

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2020 13 (1)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2020 13(1)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *Е.С.Кравчук*. Редактор *И.А.Вейсиг*. Корректор *С.В.Хазаржан*.
Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 1. 28.03.2020. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства: 660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, оф. 32-03.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 14.03.2020. Формат 84х108/16. Усл. печ. л. 10,0.

Уч.-изд. л. 9,5. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 11245.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Joseph Gitelzon, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Corresponding Member of RAS, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Akira Osawa, Kyoto University, Kyoto, Japan
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Olga V. Churakova (Sidorova), Marina V. Fonti, Alexander V. Kirdyanov, Vladimir S. Myglan, Valentin V. Barinov, Irina V. Sviderskaya, Oksana V. Naumova, Dmitriy V. Ovchinnikov, Alexander V. Shashkin, Matthias Saurer, Sébastien Guillet, Christophe Corona, Patrick Fonti, Irina P. Panyushkina, Ulf Büntgen, Malcolm K. Hughes, Rolf T.W. Siegwolf, Markus Stoffel and Eugene A. Vaganov Eco-Physiological Response of Conifers from High-Latitude and -Altitude Eurasian Regions to Stratospheric Volcanic Eruptions	5
Nina V. Klimova, Natalia A. Chernova, Art'em N. Nikiforov and Anatoliy G. Dyukarev The Features of Floristic Composition and Community Structure of the Birch Forests in the Forest-to-Bog Ecotones in the South of the Vasyugan Plain.....	25
Georgy S. Taran Poplar Forests of the Charysh, Biya and Katun Rivers, Altai Territory, Russia.....	44
Georgy S. Taran and Alexander P. Dyachenko Poplar Forests of the Ob River near the Town of Kolpashevo, Tomsk Region, Russia	62
Denis V. Sandanov Rare Legumes (Fabaceae Lindl.) in Buryatia: Geographic Distribution, Eco-Coenotic Confinement, Population Diversity, and Conservation Challenges	81
Vera A. Cheryomushkina and Irina N. Barsukova Rhythm of Seasonal Development and Minor Life Cycle of <i>Prunella vulgaris</i> L. (Lamiaceae) in Khakasia.....	94
Alexander P. Chevychelov and Peter I. Sobakin The Contents and Distributions of Natural Radionuclides ²³⁸ U, ²³² Th, ⁴⁰ K in Permafrost Soils of Central Yakutia	109

СОДЕРЖАНИЕ

О.В. Чуракова (Сидорова), М.В. Фонти, А.В. Кирдянов, В.С. Мыглан, В.В. Баринов, И.В. Свидерская, О.В. Наумова, Д.В. Овчинников, А.В. Шашкин, М. Саурер, С. Гуле, К. Корона, П. Фонти, И.П. Панюшкина, У. Бюнтген, М.К. Хьюс, Р. Т.В. Сиегвольф, М. Стоффель, Е.А. Ваганов Экофизиологический отклик хвойных из высокоширотных и высокогорных районов Евразии на стратосферные извержения вулканов.....	5
Н.В. Климова, Н.А. Чернова, А.Н. Никифоров, А.Г. Дюкарев Особенности флористического состава и ценотической структуры березовых лесов в экотоне лес-болото на юге Васюганской равнины	25
Г.С. Таран Топольевые леса Чарыша, Бии и Катунь (Алтайский край, Россия)	44
Г.С. Таран, А.П. Дьяченко Топольевые леса реки Оби у города Колпашево (Томская область, Россия).....	62
Д.В. Санданов Редкие бобовые (Fabaceae Lindl.) Бурятии: географическое распространение, эколого-ценотическая приуроченность, популяционное разнообразие и вопросы охраны.....	81
В.А. Черемушкина, И.Н. Барсукова Ритм сезонного развития и малый жизненный цикл <i>Prunella vulgaris</i> L. (Lamiaceae) в Хакасии.....	94
А.П. Чевычелов, П.И. Собакин Содержание и распределение естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K в мерзлотных почвах Центральной Якутии	109

DOI 10.17516/1997-1389-0313

УДК 581.526.426.2

Eco-Physiological Response of Conifers from High-Latitude and -Altitude Eurasian Regions to Stratospheric Volcanic Eruptions

**Olga V. Churakova (Sidorova)^{a,b,c,*}, Marina V. Fonti^{a,c},
Alexander V. Kirdyanov^{a,d,e}, Vladimir S. Myglan^a,
Valentin V. Barinov^a, Irina V. Sviderskaya^a, Oksana V. Naumova^a,
Dmitriy V. Ovchinnikov^d, Alexander V. Shashkin^d, Matthias Saurer^{c,f},
Sébastien Guillet^b, Christophe Corona^g, Patrick Fonti^c,
Irina P. Panyushkina^h, Ulf Büntgen^{c,e}, Malcolm K. Hughes^h,
Rolf T.W. Siegwolf^f, Markus Stoffel^b and Eugene A. Vaganov^{a,d}**

^a*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*University of Geneva*

Geneva, Switzerland

^c*Swiss Federal Research Institute for Forest,*

Snow and Landscape WSL

Birmensdorf, Switzerland

^d*Sukachev Institute of Forest SB RAS*

FRC "Krasnoyarsk Science Center SB RAS"

Krasnoyarsk, Russian Federation

^e*University of Cambridge*

Cambridge, England

^f*Paul Scherrer Institute*

Villigen – PSI, Switzerland

^g*Université Blaise Pascal*

Clermont-Ferrand, France

^h*University of Arizona*

Tucson, USA

Received 22.01.2019, received in revised form 22.04.2019, accepted 15.07.2019

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ochurakova@sfu-kras.ru

ORCID: 0000-0002-1687-1201 (Churakova O.); 0000-0002-2415-8019 (Fonti M.); 0000-0002-3954-3534 (Saurer M.); 0000-0002-7645-6157 (Corona Ch.); 0000-0002-7070-3292 (Fonti P.); 0000-0002-5268-653X (Myglan V.); 0000-0002-6797-4964 (Kirdyanov A.); 0000-0001-8854-2637 (Panyushkina I.); 0000-0002-3821-0818 (Büntgen U.); 0000-0003-1062-3167 (Hughes M.); 0000-0001-9168-1152 (Vaganov E.); 0000-0002-0249-0651 (Siegwolf R.); 0000-0003-0816-1303 (Stoffel M.)

Abstract. Stratospheric volcanic eruptions have had significant impacts on the radiation budget, atmospheric and surface temperatures, precipitation and regional weather patterns, resulting in global climatic changes. The changes associated with such eruptions most commonly result in cooling during several years after events. This study aimed to reveal eco-physiological response of larch trees from northeastern Yakutia (YAK), eastern Taimyr (TAY) and Altai (ALT) regions to climatic anomalies after major volcanic eruptions CE 535, 540, 1257, 1641, 1815 and 1991 using new multiple tree-ring parameters: tree-ring width (TRW), maximum latewood density (MXD), cell wall thicknesses (CWT), $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in tree-ring cellulose. This investigation showed that TRW, CWT, MXD and $\delta^{18}\text{O}$ chronologies recorded temperature signal, while information about precipitation and vapor pressure deficit was captured by $\delta^{13}\text{C}$ chronologies. Sunshine duration was well recorded in $\delta^{18}\text{O}$ from YAK and ALT. Tree-ring parameters recorded cold, wet and cloudy summer anomalies during the 6th and 13th centuries. However, significant summer anomalies after Tambora (1815) and Pinatubo (1991) eruptions were not captured by any tree-ring parameters.

Keywords: $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in tree-ring cellulose, tree-ring width, maximum latewood density, cell wall thickness, air temperature, precipitation, sunshine duration, vapor pressure deficit

Citation: Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Kirdeyanov A.V., Myglan V.S., Barinov V.V., Sviderskaya I.V., Naumova O.V., Ovchinnikov D.V., Shashkin A., Saurer M., Guillet S., Corona C., Fonti P., Panyushkina I., Büntgen U., Hughes M.K., Siegwolf R.T.W., Stoffel M., Vaganov E.A. Eco-physiological response of conifers from high-latitude and -altitude Eurasian regions to stratospheric volcanic eruptions. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2020, 13(1), 5-24. DOI: 10.17516/1997-1389-0313

Экофизиологический отклик хвойных из высокоширотных и высокогорных районов Евразии на стратосферные извержения вулканов

О.В. Чуракова (Сидорова)^{а,б,в}, М.В. Фонти^{а,в}, А.В. Кирдянов^{а,г,д},
В.С. Мыглан^а, В.В. Баринов^а, И.В. Свидерская^а, О.В. Наумова^а,
Д.В. Овчинников^г, А.В. Шашкин^г, М. Саурер^{в,е}, С. Гуле^б,
К. Корона^ж, П. Фонти^в, И.П. Панюшкина^з, У. Бюнтген^{в,д},
М.К. Хьюс^з, Р. Т.В. Снегвольф^{в,е}, М. Стоффель^б, Е.А. Ваганов^{а,г}

^аСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

^бУниверситет Женевы

Швейцария, Женева

^вШвейцарский федеральный институт леса, снега и ландшафта

Швейцария, Бирменсдорф

^гИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^дКембриджский университет

Англия, Кембридж

^еИнститут Пауля Шеррера

Швейцария, Филлиген – PSI

^жУниверситет Блеза Паскаля

Франция, Клемон-Ферранд

^зУниверситет Аризоны

США, Тусон

Аннотация. Стратосферные вулканические извержения вызывают значительные изменения радиационного баланса, атмосферных температур и региональных погодных условий, что в свою очередь оказывает влияние на состояние глобальной циркуляции атмосферы. Данные изменения, ассоциированные с такими извержениями, в большинстве случаев приводят к глобальному похолоданию в течение нескольких лет после событий. Целью исследования стало выявление экофизиологического отклика деревьев лиственницы на северо-востоке Якутии (YAK), востоке Таймыра (TAY) и Алтае (ALT) на климатические аномалии, вызванные мощными вулканическими извержениями 535, 540, 1257, 1640, 1815 и 1991 годов н.э. с использованием разных параметров годичных колец деревьев: ширина годичного кольца (TRW), максимальная плотность поздней древесины (MXD), толщина клеточной стенки (CWT), соотношение стабильных изотопов углерода и кислорода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) в целлюлозе годичных колец. Данное исследование показало, что хронологии по TRW, CWT, MXD и $\delta^{18}\text{O}$ -хронологии содержат температурный сигнал, в то время как информация об осадках и дефиците упругости водяного пара зафиксирована в хронологиях $\delta^{13}\text{C}$. Информация о продолжительности солнечного сияния хорошо отразилась в хронологии $\delta^{18}\text{O}$ регионов YAK

и ALT. Параметры годовых колец деревьев зафиксировали информацию о холодных, влажных и облачных летних погодных аномалиях в течение VI и XIII вв. Однако аномалий погодных условий в Сибири в летний период после извержений Тамбора (1815) и Пинатубо (1991) исходя из параметров годовых колец деревьев выявлено не было.

Ключевые слова: $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе, ширина годового кольца, максимальная плотность поздней древесины, толщина клеточной стенки, температура воздуха, осадки, продолжительность солнечного сияния, дефицит упругости водяного пара.

Цитирование: Чуракова (Сидорова), О.В. Экофизиологический отклик хвойных из высокоширотных и высокогорных районов Евразии на стратосферные извержения вулканов / О.В. Чуракова (Сидорова), М.В. Фонт, А.В. Кирдянов, В.С. Мыглан, В.В. Барин, И.В. Свидерская, О.В. Наумова, Д.В. Овчинников, А.В. Шашкин, М. Саурер, С. Гуле, К. Корона, П. Фонт, И.П. Панюшкина, У. Бюнтген, М.К. Хьюс, Р.Т.В. Сиегвольф, М. Стоффель, Е.А. Ваганов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 5-24. DOI: 10.17516/1997-1389-0313

Введение

Глобальные климатические изменения, связанные с вулканическими извержениями, чаще всего приводят к понижению температуры приземного слоя атмосферы на 0,6–1,3 °C в течение нескольких лет после события (Robock, 2000). В результате мощных стратосферных вулканических извержений ($\text{VEI} \geq 4$) продукты извержения (в частности, SO_4^{2-}) попадают в стратосферу, где могут оставаться несколько лет. Длительное нахождение в стратосфере пылевой завесы приводит к снижению солнечной радиации, “блокингу” глобальной атмосферной циркуляции (Robock, 2000). В то же время по данным климатических моделей в Европе и Сибири было выявлено уменьшение количества атмосферных осадков после мощных стратосферных извержений (Robock, Liu, 1994; Iles, Hegerl, 2014; Wegmann et al., 2014; Gillett et al., 2004). Более того, стратосферные извержения вулканов могут также приводить к зимнему потеплению на северных континентах (Kelly et al., 1996; Robock, Mao, 1992) вследствие положительной фазы арктической (АО) и Северо-Атлантической (NAO) циркуляций (Groisman, 1992; Robock, Mao, 1992).

Архивные исторические документы могут предоставить ценную информацию об извержениях вулканов и последующих климатических изменениях (Stothers, 2000). Кроме того, анализ содержания частиц пыли и кислоты в слоях ледниковых кернов дает возможность для точной датировки вулканических извержений и описания их воздействия на климат (Zielinski et al., 1994). Точные календарные датировки годовых колец деревьев обеспечивают прочную основу для их использования в качестве палеоклиматических архивов, содержащих информацию о мощных вулканических извержениях (LaMarche, Hirschboeck, 1984; Lough, Fritts, 1987; Briffa et al., 1998; Hughes et al., 1999; D’Arrigo et al., 2001; Krakauer, Randerson, 2003; Sidorova et al., 2005; Salzer, Hughes, 2007; Churakova (Sidorova) et al., 2014, 2016, 2019; Barinov et al., 2018).

Уникальным архивом данных о ежегодных изменениях климата, в том числе климатических аномалиях, является структура годовых колец деревьев (Schweingruber, 1996). Изменения величины максимальной плотности годовых колец, а также их анатомических параметров, например толщины клеточной стенки, содержат информацию об

изменениях климата, вызванных мощными стратосферными вулканическими извержениями. Интерпретация этой информации основана на том факте, что ширина и плотность годовичных колец деревьев, произрастающих вблизи полярной или верхней границы леса, содержат значимую информацию об изменчивости летней температуры воздуха, что показано в многочисленных исследованиях (Fritts, 1976; Schweingruber, 1996; Hughes et al., 1999; Vaganov et al., 2006). Заметно меньше внимание уделялось тому, как элементный и изотопный состав древесины годовичных колец изменялся в те периоды, когда они могли подвергаться влиянию удаленных вулканических извержений. Тем не менее в нескольких исследованиях установлено, что по элементному составу годовичных колец возможно выявить отклик деревьев как на локальные, так и пространственно удаленные извержения (Pearson et al., 2009). Стоит также отметить, что в некоторых исследованиях, использующих изотопные сигналы в годовичных кольцах деревьев средних широт (Battipaglia et al., 2007) и субарктических районов Канады (Gennaretti et al., 2017), также было выявлено влияние извержений вулканов.

Исследование отклика деревьев лиственницы, произрастающих в высокоширотных и высокогорных районах Евразии, на мощные стратосферные вулканические извержения с привлечением многопараметрического подхода, использующего данные по ширине годовичных колец деревьев (TRW), максимальной плотности поздней древесины (MXD), толщине клеточной стенки трахеид (CWT), соотношению стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) в целлюлозе годовичных колец является уникальным как для российского, так и для мирового уровня (Churakova (Sidorova) et al., 2014; 2019). Данный подход с использованием нескольких параметров

древесных колец позволит расширить наши знания и понимание об изменении климата и условий окружающей среды после мощных вулканических извержений. Сравнение климатического сигнала между параметрами годовичного кольца и изотопной композиции углерода и кислорода в целлюлозе годовичных колец деревьев лиственниц, произрастающих в высокоширотных и высокогорных районах Евразии, даст возможность выявить вариацию во времени, продолжительности вулканических событий, их интенсивности, а также однородности либо неоднородности сигнала, зафиксированного деревьями для этих районов исследования.

Материалы и методы исследования

Основываясь на ранее построенных длительных древесно-кольцевых хронологиях для северо-востока Якутии (YAK) (Hughes et al., 1999; Сидорова, Наурзбаев, 2002), востока Таймыра (TAY) (Naurzbaev et al., 2002) и Алтая (ALT) (Myglan et al., 2008), были выбраны периоды, характеризующиеся проявлением вулканической активности с известными и неизвестными стратосферными вулканическими извержениями: 516-560, 1242-1286, 1625-1675, 1790-1835 и 1950-2000 гг. н.э. (табл. 1).

Были измерены и проанализированы максимальная плотность поздней древесины (MXD), толщина клеточной стенки трахеид (CWT), соотношение стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и кислорода ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) в целлюлозе годовичных колец деревьев. Репликация образцов для каждого из параметров годовичного кольца является стандартной и качественно подтверждена в ранее опубликованных работах (Loader et al., 1997; Panyushkina et al., 2003; Sidorova et al., 2008, 2010).

Данные MXD для периода с 1407 по 2007 г. н.э. по ALT были взяты из публикации Шнайдер и соавторов (Schneider et al., 2015), а

Таблица 1. Стратосферные вулканические извержения последних 1500 лет, исследованные в данной работе

Table 1. Summary of stratospheric volcanic eruptions over the past 1500 years investigated in this study

Год/месяц/день извержения	Название вулкана	Индекс вулканической активности (VEI)	Оптическая глубина, τ	Координаты	Литература
535/?/?	Неизвестно	6+?	?	Неизвестно	Stothers, 1984a, 1999
540/?/?	Неизвестно	?	?	Неизвестно	Sigl et al., 2013, 2015; Toohey, Sigl, 2017
1257/09/?	Самалас	7	0,39	Индонезия	Stothers, 2000; Sigl et al., 2015
1640/12/?	Паркер	5	0,18	Филлипины, 6° с. ш., 124° в. д.	Zielinski et al., 1994
1815/04/10	Тамбора	7	0,20	Индонезия, 8° ю. ш., 118° в. д.	Stothers, 1984b; Zielinski et al., 1994
1991/06/12	Пинатубо	6	0,12	Филлипины, 15° с. ш., 120° в. д.	Zielinski et al., 1994; Sigl et al., 2015

для YAK с 1790 по 2004 г. – из работы Сидоровой и соавторов (Sidorova et al., 2010). Для других периодов были проведены измерения плотности древесины для как минимум шести образцов (Schweingruber, 1996). Для периода с 520 по 560 г. н.э. было использовано только четыре образца, так как в остальных образцах кольца 536 и 537 г. н.э. отсутствовали. Измерения максимальной плотности годовичных колец проводили в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН и Швейцарском Институте снега, леса и ландшафта по широко апробированной методике, подробно описанной Швайнгрубером в 1996 г. (Schweingruber, 1996).

Данные по толщине клеточной стенки трахеид (CWT) для ALT в периоды с 1790 по 1835 и с 1950 по 2000 г. н.э. были взяты из ранее опубликованных исследований (Sidorova et al., 2012; Fonti et al., 2013) и для YAK в период с 1600 по 1980 г. н.э. – данные, опубликованные Панюшкиной с соавторами (Panyushkina et al., 2003). Получение клеточных хронологий ($n = 4$) для других периодов и их анализ были проведены в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН.

Анализ изотопного соотношения углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и кислорода ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) или величины ($\delta^{13}\text{C}$) и ($\delta^{18}\text{O}$) в целлюлозе годовичных колец деревьев был осуществлен в Институте Пауля Шеррера (PSI, Швейцария) для всех периодов исследования (Sidorova et al., 2008, 2010, 2012, 2013; Churakova (Sidorova) et al., 2014). Для каждого периода исследования было использовано четыре древесных образца (6-8 фрагментов древесного диска).

При анализе реакции древесных колец на изменения условий роста после вулканических извержений был использован метод наложенных эпох (± 15 лет до и после извержения) (Panofsky, Brier, 1958). Он был применен для всех параметров годовичного кольца и для каждого вулканического извержения (535, 1257, 1640, 1815, 1991 гг.) для северо-востока Якутии (YAK), востока Таймыра (TAY) и Алтая (ALT). Все вычисления выполнены в программе R Core Team 2016 (R Core Team, 2016).

Для выявления климатических факторов, определяющих изменчивость того или иного древесно-кольцевого параметра, были рассчитаны коэффициенты корреляции с клима-

Таблица 2. Характеристики исследуемых участков и местоположения метеорологических станций

Table 2. Statistics for locations of study sites and weather stations

Координаты	Вид хвойных	Метео станция	Период наблюдений				Длина вегетационного периода	Глубина сезонного оттаивания мерзлоты, см	Среднегодовая температура воздуха, °C	Среднегодовое количество осадков, мм
			Температура	Осадки	Продолжительность солнечного сияния июля, час	Дефицит упругости водяного пара				
YAK 69° с.ш. 148° в.д.	<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	Чокурдах 62° с.ш. 147° в.д. 61 м над у.м.	1950-2000	1966-2000	1961-2000	1950-2000	50-70*	20-50*	-14,7	205
TAY 70° с.ш. 103° в.д.	<i>Larix gmelinii</i> Rupr.	Хатанга 71° с.ш. 102° в.д. 33 м над у.м.	1950-2000	1966-2000	1961-2000	1950-2000	90**	40-60**	-13,2	269
ALT 50° с.ш. 89° в.д.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Мугур-Аксы 50° с.ш. 90° в.д. 1850 м над у.м.	1963-2000	1966-2000	н.д.	н.д.	90-120***	80-100***	-2,7	153

Примечание: *Абаимов и др., 1997; Hughes et al., 1999; Churakova (Sidorova) et al., 2016; **Naurzbaev et al., 2002; ***Sidorova et al., 2012.

тическими данными (табл. 2), полученными с ближайших метеорологических станций. При расчетах использован метод вероятностных распределений, основанных на многократной генерации выборок методом Монте-Карло на базе имеющейся выборки.

Результаты и обсуждение

Аномалии, зафиксированные параметрами годовых колец деревьев и стабильными изотопами после вулканических извержений

В результате анализа с использованием метода наложенных эпох выявлено, что значимые изменения параметров колец наблюдались для хронологий, полученных по толщине клеточной стенки трахеид. Причем у деревьев лиственницы, росших в Якутии и на Таймыре, эти изменения происходили сразу же после извержений, а на Алтае – двумя годами позже (рис. 1). В Якутии величина соотношения изотопов кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) в цел-

люлозе годовых колец существенно уменьшалась в первый год после извержений, тогда как у деревьев на полуострове Таймыр и горном Алтае – в течение последующих двух лет. Изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовых колец в 536 г. н.э. происходили немедленно после извержения и не имеют аналогов за последние 1500 лет.

Стратосферные извержения вулкана 535 и 541 гг. н.э.

Исследования, нацеленные на понимание зафиксированных в годовых кольцах деревьев последствий извержений вулканов, проводимые с использованием нескольких параметров древесных колец, особенно необходимы, так как годовые кольца деревьев позволяют с точностью до года определить календарную дату, что затруднительно для других палеоклиматических косвенных источников информации (ледниковые и озерные керны или споро-пыльцевые спектры). Мно-

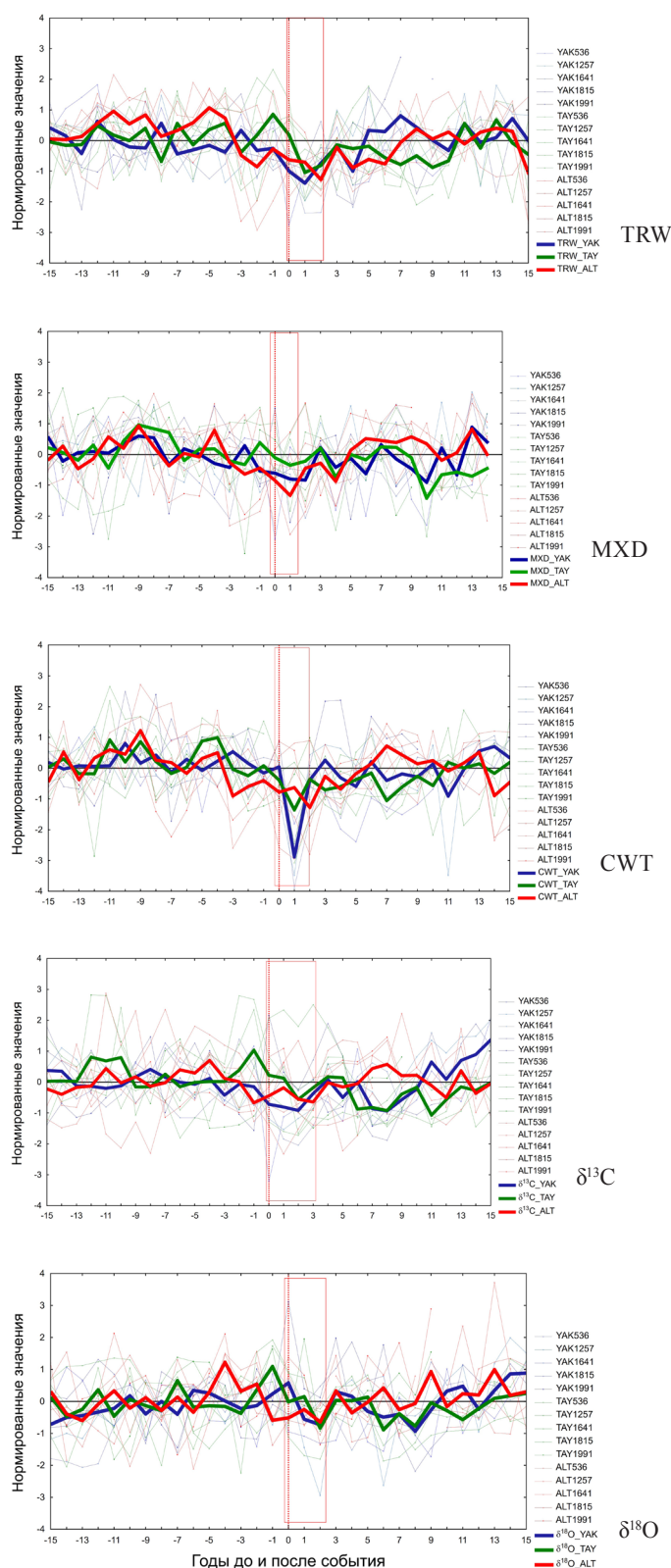


Рис. 1. Нормированные значения (z-score) для параметров годичного кольца (TRW, MXD, CWT, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) для каждого вулканического извержения (536 г., 1257 г., 1641 г., 1815 г., 1991 г.), рассчитанные методом наложенных эпох (± 15 лет до и после извержения – относительно 0) для северо-востока Якутии (YAK, синяя линия), востока Таймыра (TAY, зеленая линия) и Алтая (ALT, красная линия). Периоды пост-вулканических событий обозначены прямоугольниками.

Fig. 1. Z-score of tree-ring parameters for volcanic eruptions: AD 536, 1257 1641, 1815, and 1991, computed with the Superposed Epoch Analysis (± 15 years before and after the event – relative to the zero) from the northeastern Yakutia (YAK, blue line), the eastern Taimyr (TAY, green line) and the Altai (ALT, red line). The post-volcanic periods are marked by rectangles.

гие работы посвящены исследованию пылевой завесы 536 г. н.э., появившейся вследствие неизвестного события (Baillie, 1994; Zielinski et al., 1994; Briffa et al., 1998; Stothers, 1999; D'Arrigo et al., 2001; Rigby et al., 2004). Это один из наиболее холодных периодов в Северном полушарии за последние два тысячелетия, по данным древесно-кольцевых хронологий и исторических источников (Stothers, 1999; Briffa et al., 1998; Larsen et al., 2008; Churakova (Sidorova) et al., 2014; Büntgen et al., 2016). Химический анализ ледниковых кернов Гренландии указывает на увеличение сульфатов в 535 г. н.э. (Plummer et al., 2012). Предполагается, что сухие вулканические туманы и равномерно распределенные частицы пыли в атмосфере, порожденные событиями 530-540-х гг., в частности вследствие извержений 536 и 541 гг. н.э., привели к охлаждению приземного слоя атмосферы, задерживая солнечный свет и нарушая характер атмосферной циркуляции. Исторические документы дают информацию об эпидемиологических последствиях этих сухих вулканических туманов, наблюдавшихся в Европе и на Ближнем Востоке (Stothers, 1999). Данные, полученные из исторических документов, согласуются с данными по древесным кольцам и измерениям кислотности полярного льда (Stothers, 1999; Larsen et al., 2008; Guillet et al., 2017). Стоверс (Stothers, 1999) приписал эти события «неизвестному» вулкану, извержение которого, как считается, произошло в марте 536 г. где-то в северных широтах. В европейских хронологиях ширины годовых колец деревьев отмечается замедление роста деревьев в течение по меньшей мере 10 лет после события 536 г. (Stothers, 1999; Baillie, 1994; Büntgen et al., 2016). Альтернативная гипотеза предполагает, что вторжение космического тела (астероида или кометы) в атмосферу могло стать причиной климатических изменений

в это время (Rigby et al., 2004). Полученная ранее хронология по содержанию сульфатов в ледниковом керне Гренландии имеет пробел в этот период и показывает увеличение концентрации только в предполагаемом 529 г. (Zielinski et al., 1994). Однако недавние исследования показали (Gao et al., 2008; Larsen et al., 2008; Sigl et al., 2015) большую концентрацию вулканической серной кислоты в ледниковых кернах Гренландии и Антарктики для события 536 г., что поддерживает изначальную гипотезу извержения вулканов. Современные исследования кислотности в ледниковых кернах из Гренландии и Антарктики указывают, что за несколько лет до 536 г. произошло два или, возможно, даже три вулканических извержения (Plummer et al., 2012; Sigl et al., 2015). В частности, Сигл с соавторами (Sigl et al., 2013), анализируя ледниковые керны, выявили несколько событий в Антарктиде/Гренландии (528,7/529,8; 531,2/532,5; 530,2/531,5 и 534,6/535,0), что свидетельствует о глобальном характере влияния на климат этой серии извержений. В обоих рядах отмечается более высокое осаждение вулканического сульфата в Гренландии по сравнению с Антарктидой. Обозначим их «извержениями, произошедшими в 532 и 536 гг.», сравнивая с событиями, зафиксированными параметрами годовых колец, с целью календарного датирования вулканического извержения. Сигл и соавторы (Sigl et al., 2013) также сообщают о третьем событии с меньшим осаждением вулканического сульфата, признаки которого присутствуют только в ледниковом керне из Гренландии, начиная с 539,5 и заканчивая 541 г. н.э. Мы будем называть это «извержением 541 г.», также делая предварительную ссылку на данные, полученные для высокоширотных районов Евразии (Churakova (Sidorova) et al., 2014). Очевидные улучшения в датировке ледниковых кернов (Larsen et al., 2008; Plummer et al.,

2012; Sigl et al., 2013, 2015) и точности хронологии по осаждению вулканической серы и, следовательно, вулканических лет, позволили произвести пересмотр роли так называемого глобального катастрофического события 536 г. н.э. Третье извержение, по-видимому, закончилось пять лет спустя, в 541 г. н.э.

Предположим, что кластер вулканических событий, центрированный в 536 г. н.э., привел к понижению радиального роста деревьев из-за совместного влияния таких факторов, как уменьшение солнечного излучения, снижение температуры и снижение упругости водяного пара для высокоширотных (Якутия, Таймыр) и высокогорных (Алтай) районов Евразии.

С использованием древесно-кольцевых хронологий (TRW), полученных для YAK, TAY и ALT, был выбран период с 520 по 560 г. и проанализирован для других параметров: максимальной плотности поздней древесины, толщины клеточной стенки трахеид и стабильных изотопов углерода и кислорода (рис. 1). Во время процедуры перекрестного датирования было обнаружено, что в большинстве образцов из YAK и TAY отсутствовало кольцо 536 г. Четыре древесных образца из YAK, которые содержали узкое кольцо 536 г., были использованы в анализе для построения хронологий по TRW и толщине клеточной стенки, а также полу-

чения данных по соотношению стабильных изотопов углерода и кислорода. Для YAK и TAY наблюдали отклонения (-2σ) относительно среднего значения прироста деревьев (TRW) для 536 и 541 гг. н.э. Хронология TRW для ALT имеет относительно широкие кольца (до 0,90 мм) в начале периода. После 532 г. TRW для ALT резко снизилась до $\sim 0,40$ мм и снова после 536 г. до 0,16 мм с наименьшим значением в 539 г. ($-1,9\sigma$). TRW хронологии для ALT показывают выраженное снижение радиального роста в течение 24 лет по сравнению с TRW для TAY (17 лет) и YAK (11 лет) (рис. 1).

Фотографии образцов с поврежденными клеточными структурами в кольце 536 г. представлены на рис. 2. К сожалению, оставшиеся образцы сегментов деревьев с полуострова Таймыр, которые не использовали для анализа стабильных изотопов, были повреждены во время транспортировки. Таким образом, получить четкое изображение кольца 536 г. было невозможно. В результате данные о нарушениях структуры в кольце 536 г. для деревьев с участка TAY отсутствуют. В образцах из YAK и ALT хорошо видны очень узкие кольца, состоящие из одной-четырех клеток в радиальном файле, и характерные нарушения в клеточной структуре, так называемые морозобойные кольца, связанные с вулканическим извержением 535 г. н.э. (рис. 2). Ана-

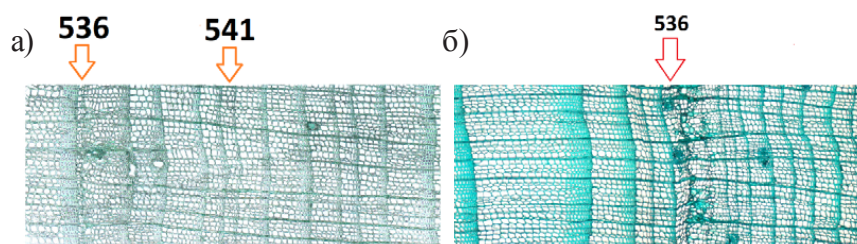


Рис. 2. Фотографии анатомических срезов древесины для 536 и 541 гг. н.э. для северо-востока Якутии (YAK) (а) и Алтая (ALT) (б)

Fig. 2. Anatomical micro sections for 536 and 541 AD from the northeastern Yakutia (YAK) (a) and Altai (ALT) (b)

лиз изображений анатомической структуры годичного кольца показал, что деревья значимо реагируют на экстремально холодные климатические условия, образуя всего лишь две клетки в вегетационный период, в случае YAK (рис. 2а), или образуя морозобойные кольца как в образцах лиственницы сибирской ALT (рис. 2б).

Хронологии CWT были построены на основе анализа четырех образцов деревьев из каждого района исследования. У образцов, отобранных на участке YAK, CWT показывает снижение (до $-2,1 \sigma$) в 536 и 541 гг., в то время как среднее квадратическое отклонение для CWT у образцов из района ALT составило $-2,9 \sigma$. Хронология CWT не выявила увеличения толщины клеточных стенок до 541 г. На участке ALT зарегистрированы самые низкие средние, минимальные и максимальные значения толщины клеточных стенок за период 520-560 гг. н.э. (и, в частности, для 536 г. н.э.).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе участков YAK и TAY демонстрируют значимое снижение в 536 г. ($-3,3$ и $-1,7 \sigma$ соответственно). Значения $\delta^{13}\text{C}$ для участка YAK показывают дальнейшее снижение и в 537 г. н.э. с небольшим провалом в 541 г. Значения $\delta^{13}\text{C}$ для участка TAY оставались на низком уровне более десяти лет с минимумом в 538 г. н.э. Хронологии $\delta^{13}\text{C}$, полученные для всех трех участков YAK, TAY и ALT, установили различия в средних значениях до $2,6 \text{ ‰}$. Аномально низкие значения соотношения изотопов кислорода $\delta^{18}\text{O}$ для 536 г. н.э. регистрировались на высокогорном Алтае (ALT) с разностью 8 ‰ и стандартным отклонением $-4,8 \sigma$ относительно среднего значения для периода с 516-560 гг. н.э. (рис. 1). Низкие значения были обнаружены и для других районов исследования, включая участок TAY ($-1,9 \sigma$) и YAK ($-1,7 \sigma$).

Все параметры древесного кольца для участков YAK, TAY и ALT достоверно кор-

релируют друг с другом ($r = 0,7-0,9$; $p < 0,01$). Большинство из них продемонстрировали значительную сопряженность между участками, удаленными на расстоянии от 1400 до 3500 км друг от друга, что свидетельствует о глобальном характере события, проявившемся на территории обширного региона Сибири в 536 г. н.э.

Стратосферное извержение вулкана Самалас в 1257 г. н.э.

Извержение вулкана Самалас произошло в Индонезии в 1257 г. (Stothers, 2000; Lavigne et al., 2013; Guillet et al., 2017) и относится к числу крупнейших вулканических извержений в течение позднего голоцена с осаждением серы в ледниковых кернах в концентрациях, в два раза превышающих значения, зарегистрированные при извержении вулкана Тамборы в 1815 г. (Sigl et al., 2015). Анализ стратиграфии и отложений в ледниковых кернах Гренландии подтверждает высокую активность извержения вулкана Самалас (индекс вулканической активности $\text{VEI} = 7$) с выбросом магмы $\geq 40 \text{ км}^3$ (Lavigne et al., 2013). Более того, климатический отклик на событие Самалас активно обсуждается для включения в климатические модели поколения GCM-CMIP6 (Stoffel et al., 2015). По данным обобщенных древесно-кольцевых хронологий для Северного полушария было выявлено, что 1258 и 1259 гг. н.э. были самыми холодными годами прошлого тысячелетия (Sidorova et al., 2005; Stoffel et al., 2015). Сообщается, что извержение вулкана Самалас обострило социально-экономический кризис в Японии и Англии (Guillet et al., 2017). Однако похолодание в Северном полушарии было пространственно-неоднородным. Предполагается, что в Северной Америке климат модулировался Эль-Ниньо и Южным осцилляциями. Однако в Сибирских хронологиях

извержение отразилось в снижении прироста в 1258 г. для YAK и ALT и в 1259 г. для TAY (рис. 1). В хронологии Nadim, построенной на севере Западной Сибири, также наблюдается сильное снижение прироста и формирование аномалий структуры годичных колец в 1259 г. (Omurova et al., 2018).

Стратосферные извержения вулканов XVII, XIX и XX столетий н.э.

Исторические и природные климатические архивы зарегистрировали в 1640 г. мощное извержение вулкана Паркер (табл. 1). В Сибирских хронологиях данное событие нашло отклик на 2 года позже, в 1642 г. (рис. 1).

Извержению вулкана Тамбора в 1815 г. н.э., приведшему к так называемому году без лета, посвящено большое число исследований. По историческим данным, вулкан Тамбора стал причиной низкого урожая и эпидемий, повлекших гибель более чем 200000 человек по всему миру (Brönnimann, Krämer, 2016). Модели атмосферной циркуляции показывают уменьшение количества осадков в 1816 г. в Африке, Северной Америке, восточной, центральной и западной частях Азии. Климатические реконструкции демонстрируют холодное и дождливое лето в западной части Европы.

Клеточные хронологии деревьев из Якутии зафиксировали извержение Тамборы уже в структуре кольца 1816 г. Заметное изменение изотопного состава углерода в целлюлозе деревьев в горах Алтая отмечается на год позже, в 1817 г. н.э. (рис. 1).

Стратосферное извержение вулкана Пинатубо в 1991 г. н.э. (табл. 1) достаточно хорошо изучено и описано в литературе. В результате извержения вулкана Пинатубо на 10 % снизилось поступление солнечной радиации, а среднегодовая глобальная температура воздуха уменьшилась на 0,5–0,6 °C.

Одновременно с понижением температуры воздуха произошло нагревание стратосферы на несколько градусов выше средних значений вследствие абсорбции радиации аэрозолями. Стратосферные вулканические облака сохранялись в атмосфере в течение трех лет после извержения. Несмотря на глобальный климатический эффект, извержение Пинатубо не оказало значительного влияния на рост и структуру годичных колец деревьев из высокоширотных и высокогорных территорий Евразии.

Таким образом, экстремальные явления 536 и 541 гг. н.э. характеризуются аномальными изменениями толщины клеточной стенки (CWT) для YAK и ALT. Существенные изменения были зафиксированы для $\delta^{18}\text{O}$ хронологии, построенной для ALT. 1258 г. очень экстремальный для CWT и TRW для всех районов исследования, в то время как аномалии 1259 г. зафиксированы в TRW, MXD и $\delta^{13}\text{C}$. 1642 г. н.э. классифицировался как очень экстремальный для YAK и TAY, но не для ALT. На хронологии YAK для кольца 1992 г. зафиксированы аномальные значения MXD и CWT. На хронологии ALT для кольца 1993 г. н.э. выявлены аномальные значения CWT и $\delta^{18}\text{O}$ (рис. 1).

Климатические функции отклика между метеорологическими данными и параметрами годичного кольца

Температурный сигнал

Корреляционный анализ позволил выявить значимые связи ($p < 0,05$) для ALT между TRW ($r = 0,52$), MXD ($r = 0,57$), $\delta^{13}\text{C}$ ($r = 0,38$), CWT ($r = 0,28$) и температурой воздуха июня. В то же время температура июля значимо отражается в изменчивости всех параметров годичного кольца всех районов исследования с диапазоном значения коэффициента корреляции от $r = 0,28$ до $r = 0,60$, за

исключением хронологии TAY по $\delta^{18}\text{O}$. Температура августа оказывает влияние на изменчивость MXD и CWT для YAK ($r = 0,34$ и $r = 0,40$ соответственно); $\delta^{18}\text{O}$ ($r = 0,48$), $\delta^{13}\text{C}$ ($r = 0,33$) и CWT ($r = 0,28$) для ALT. Наряду с общим для всех параметров положительным влиянием летних температур была выявлена статистически значимая связь между температурой воздуха февраля и $\delta^{18}\text{O}$ целлюлозы для YAK и ALT ($r = 0,25$ и $r = 0,26$ соответственно). Для хронологии TAY по $\delta^{18}\text{O}$ выявлены значимые связи с температурой воздуха весенних месяцев марта и мая ($r = 0,30$ и $r = 0,35$ соответственно). Такие параметры годовичных колец, как TRW, MXD и CWT, свидетельствуют о наличии летних температурных аномалий в течение 536, 541, 542, 1258, 1259 гг. н.э. для всех районов исследования. После XIII в. снижение температуры после мощных стратосферных вулканических извержений не столь выражено по данным всех параметров годовичных колец. Например, снижение летней температуры воздуха в 1641 г. было зафиксировано в изменчивости CWT для ALT, а в 1642 г. – для TRW хронологии из YAK.

Однако 1643 г. зафиксировали как экстремально холодный для TAY, базируясь на данных по TRW и CWT; 1816 г. был холодным для YAK, по данным хронологии CWT. Холодный 1992 г. после извержения вулкана Пинатубо был зафиксирован в хронологиях MXD и CWT для YAK; 1993 г. был холодным для ALT по сравнению с 1992 г., по данным CWT и $\delta^{18}\text{O}$ хронологий.

Сопоставление хронологий, полученных по различным параметрам годовичных колец лиственницы из высокоширотных и высокогорных районов исследования, указывает на различные климатические сигналы, зафиксированные деревьями лиственниц после мощных стратосферных извержений. Длительный

период с низкими летними температурами вызвал снижение фотосинтетической активности, что привело к формированию узких годовичных колец в 536, 541 и 1258, 1259 гг. н.э. Исключительной особенностью за последние 1500 лет является формирование очень малого числа клеток в 536-538 гг. н.э. Так, в случае образцов из YAK для 537 г. было найдено всего 2 клетки, что существенно меньше среднего числа трахеид в кольце, в среднем изменяющегося в диапазоне 12-17 клеток для высокоширотных районов и до 30 клеток для высокогорного ALT.

Значительное уменьшение значений по $\delta^{18}\text{O}$ в 536 г. ($-4,8\sigma$) относительно периода с 516 по 560 г. для ALT может быть объяснено экстремально низкими температурами в течение лета и формированием морозобойных колец (Mygland et al., 2008; Churakova (Sidorova) et al., 2014). Извержение вулкана Паркер в 1640 г. отразилось в Сибирских хронологиях на два года позже. Современное извержение вулкана Пинатубо в год извержения 1991 г. не отразилось на анализируемых хронологиях, и только на следующий 1992 г. было зафиксировано данное событие в YAK и в 1993 г. на ALT. Такого рода аномалии с запаздыванием в один год или несколько лет могут быть объяснены разницей распределения пылевой завесы после извержения и нарушением атмосферной циркуляции воздуха, приводящих к повышенной облачности (Brönnimann, Krämer, 2016).

Зимние и весенние аномальные потепления после извержения вулкана Пинатубо (Robock, Mao, 1992) согласуются с хронологией по $\delta^{18}\text{O}$ для TAY и ALT. Однако длительного влияния похолодания или аномальных изменений в клеточных стенках трахеид годовичных колец, как это нашли для 536, 541 гг. н.э. (Churakova (Sidorova) et al., 2014, 2019), обнаружено не было.

Сигнал на осадки (дефицит влажности воздуха)

Были выявлены статистически значимые негативные связи между осадками июля и соотношением стабильных изотопов кислорода $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовичных колец ($r = -0,34$; $p < 0,05$) для YAK. Осадки июля значимо коррелируют также с хронологиями $\delta^{13}\text{C}$ для TAY ($r = -0,51$; $p < 0,05$) и ALT ($r = -0,54$; $p < 0,05$). Значимые корреляции были выявлены между данными по осадкам августа и изотопным соотношением $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе лиственницы для ALT ($r = -0,29$; $p < 0,05$). Напротив, для этого участка положительные значимые связи были обнаружены между осадками марта и TRW ($r = 0,37$; $p < 0,05$), MXD ($r = 0,32$; $p < 0,05$), а также CWT ($r = 0,34$; $p < 0,05$).

Изменения среднемесячных значений дефицита влажности воздуха июня, июля и августа значимо влияют на $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовичных колец для ALT ($r = 0,67$, $r = 0,55$ и $r = 0,46$) для периода с 1950 по 2000 г. Изотопные соотношения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе YAK значимо коррелируют с дефицитом упругости водяного пара (VPD) июля ($r = 0,69$ и $r = 0,31$ соответственно). Значительного влияния VPD на хронологии, полученные для TAY, выявлено не было.

Наличие воды выступает важным условием для лиственницы, произрастающей в экстремально холодных климатических условиях в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты, которая может рассматриваться в качестве резервуара и дополнительного источника воды в засушливые периоды (Sugimoto et al., 2002; Boike et al., 2013; Saurer et al., 2016; Churakova (Sidorova) et al., 2016). Однако на северо-востоке Якутии (YAK) (Churakova (Sidorova) et al., 2016) талая мерзлотная вода не всегда может быть использована корнями произрастающих там деревьев вследствие физиологической струк-

туры корневой системы (поверхностные корни) или низкой температуры воды (Churakova (Sidorova) et al., 2016).

Изменения количества осадков июля предполагают изменения в изотопном составе углерода в целлюлозе годовичных колец, который содержит сигнал об изменении относительной влажности воздуха и доступности почвенной влаги. Значимые отрицательные статистические связи между осадками июля и $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе объясняются ухудшением условий увлажнения для современного периода по сравнению с VI или XIII в. н.э. Распространение пылевой завесы после мощных стратосферных извержений вулканов приводит к уменьшению приходящей солнечной радиации, что ведет в свою очередь к понижению температуры воздуха, снижению VPD и снижению фотосинтетической активности. Данный эффект зафиксирован в снижении $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе годовичных колец.

Выявлено отсутствие значимых климатических аномалий после извержения вулкана Тамбора в течение 1815 и 1816 гг. в высокоширотных районах Азии, в то время как холодные и влажные условия были выявлены для ALT в течение лета 1817 г. По данным хронологий, полученных по стабильным изотопам углерода и кислорода, лето 1992 г. было влажным на ALT по сравнению с сухим 1991 г. Положительные связи между VPD и $\delta^{18}\text{O}$ для YAK и ALT свидетельствуют, что увеличение температуры ведет к увеличению эвапотранспирации.

Влияние облачности на изотопную композицию кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) в целлюлозе годовичных колец после стратосферных извержений вулканов

Значимое влияние продолжительности солнечного сияния в июле было зафиксировано в $\delta^{18}\text{O}$ целлюлозы для YAK ($r = 0,73$;

$p < 0,05$) и ALT ($r = 0,51$; $p < 0,05$) для периода с 1961 по 2000 г. Инструментальные измерения длительности солнечного сияния для современного периода для YAK и ALT показывают значимую связь с $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовичных колец. По данным изотопной композиции $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе, продолжительность солнечного сияния значительно уменьшилась в 536, 541, 542, 1258 и 1259 гг. для YAK и 536 г. для ALT. Однако лето 1991 г. (извержение вулкана Пинатубо) в YAK было солнечным.

Хронология по изотопной композиции ($\delta^{18}\text{O}$) для YAK и ALT отражает низкий уровень продолжительности летнего солнечного сияния в течение VI и XIII вв. и низкие значения летних температур. Лето 1991 г. было достаточно солнечным в сибирских районах исследования. В год извержения вулкана Пинатубо его влияние на продолжительность солнечного сияния в летний период не зафиксировано, но отмечается спустя 1 год для YAK и TAY, в то время как для ALT двумя годами позже.

Заключение

Многopараметрический подход, используемый в данной работе, позволил получить информацию об изменении осадков, дефицита влажности воздуха и облачности после крупных стратосферных извержений вулканов, т. е. факторах, которые невозможно было выявить, используя только ширину годовичного

кольца. Анализ изменчивости ширины древесных колец, максимальной плотности поздней древесины, толщины клеточной стенки трахеид, и $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовичных колец деревьев дал возможность выявить синхронность холодных и сухих летних аномалий с уменьшением суммарной продолжительности солнечного сияния в течение 1258 и 1259 гг. н.э. для высокоширотных и высокогорных районов Сибири. Однако, после стратосферных извержений вулканов 535 и 540 гг. н.э. отмечалось повышение влажности в высокоширотных районах. Стратосферные вулканические извержения последних пяти столетий не оказали существенного влияния на лесные экосистемы высокоширотных и высокогорных районов Сибири по сравнению с вулканическими извержениями первого тысячелетия (540, 1257 гг. н.э.). После XIII в. снижение температуры после мощных стратосферных вулканических извержений не фиксировалось одновременно всеми исследованными параметрами годовичных колец и в большинстве случаев отдельные параметры реагировали на эти события спустя год или два. Выявлено, что не все стратосферные вулканические извержения приводят к интенсивному похолоданию и уменьшению осадков в субарктических районах Сибири, экосистемы которых наиболее чувствительны к изменениям климата как на региональном, так и в глобальном масштабах.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена при поддержке РФФИ 16-55-76012 Эра_а («Влияние крупных извержений вулканов на климат и общество Евразии: свидетельства прошлого и прогнозирование будущего», анализ вулканических извержений по данным ширины годовичных колец деревьев для субарктики Евразии), EraNet Rus Plus SNF IZRPZ0_16473 («Effects of Large Volcanic eruptions on Eurasian Climate and Societies: unravelling past evidence to predict future impacts», анализ вулканических извержений по данным стабильных изотопов углерода и кислорода в целлюлозе годовичных колец деревьев для субарктики Евразии), РФФИ 19-14-00028 («Экстремальные (катастрофические) засухи на юге Сибири за последнее тысячелетие», выполнение

анализа стабильных изотопов углерода и кислорода, измерение анатомических параметров для экстремальных лет, характеризующихся засушливыми условиями в Алтае-Саянском регионе), программы Мария Кюри EU_ISOTREC 235122, 909122 («Climatic and environmental changes in the Eurasian Subarctic inferred from tree-ring and stable isotope chronologies for the past and recent periods»), измерение ширины годовых колец и изотопной композиции углерода и кислорода в целлюлозе годовых колец деревьев для субарктических районов Евразии), а также проекта РФФИ 18-45-240001-р_а («Прогноз регионально-специфичных откликов бореальных лесов горных районов Сибири на глобальные изменения природной среды и траекторий эволюции ландшафтов для снижения экологических рисков и эффективно-го долгосрочного планирования деятельности различных отраслей экономики»), анализ и оценка изменения климата в субарктических районах Сибири после аномальных событий глобального масштаба).

Авторы признательны рецензентам данной статьи за рекомендации и ценные советы.

This work was supported by the RFBI 16-55-76012 Era_a granted to E.A. Vaganov to perform analysis of volcanic eruptions based on tree/ring width from Eurasian subarctic and EraNet Rus Plus SNF IZRPZ0_16473, granted to M. Stoffel (“Effects of Large Volcanic eruptions on Eurasian Climate and Societies: unravelling past evidence to predict future impacts”, to perform analysis of volcanic eruptions based on stable carbon and oxygen isotopes in tree-ring cellulose for Eurasian Subarctic), Russian Science Foundation RSF 19-14-00028 granted to V.S. Myglan (“Extreme (catastrophic) droughts in the south of Siberia over the past thousand years” for performing stable carbon and oxygen isotope analyses, measurements of wood anatomical parameters for extreme years, characterized by dry conditions in the Altai-Sayan Mountain region); Marie-Curie Individual Fellowship granted to O.V. Churakova (Sidorova) within EU_ISOTREC 235122, 909122 (“Climatic and environmental changes in the Eurasian Subarctic inferred from tree-ring and stable isotope chronologies for the past and recent periods” for revealing climatic and environmental changes after major volcanic eruptions in Eurasian Subarctic); and RFBR 18-45-240001-p_a (“Prognosis of region-specific responses of Siberian mountain forests to global environmental changes and of the landscape development trajectories for mitigation of environmental risks and an effective long-term planning in various economic sectors”, for analysis and estimation of climate in Siberian subarctic regions after global anomaly events).

The authors are grateful to anonymous reviewers for comments and valuable suggestions.

Список литературы / References

- Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. (1997) *Леса Красноярского Заполярья*. Новосибирск, Наука, 207 с. [Abaimov A.P., Bondarev A.I., Yzranova O.V., Shitova S.A. (1997) *Polar forests of Krasnoyarsk region*. Novosibirsk, Nauka, 207 p. (in Russian)]
- Сидорова О.В., Наурзбаев М.М. (2002) Реакция на климатические изменения лиственницы Каяндера на верхней границе леса и в долине реки Индигирки. *Лесоведение*, 2: 73-75 [Sidorova O.V., Naurzbaev M.M. (2002) Response of *Larix cajanderi* to climatic changes at the upper timberline and in the Indigirka River valley. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 2: 73-75 (in Russian)]
- Baillie M.G.L. (1994) Dendrochronology raises questions about the nature of the AD 536 dust-veil event. *Holocene*, 4(2): 212-217

Barinov V.V., Myglan V.S., Taynik A.V., Ojdupaa O.Ch., Agatova A.R., Churakova (Sidorova) O.V. (2018) Extreme climatic events in Altai-Sayan region as indicator of major volcanic eruptions. *Geophysical Processes and Biosphere*, 17: 45-61

Battipaglia G., Cherubini P., Saurer M., Siegwolf R.T.W., Strumia S., Cotrufo M.F. (2007) Volcanic explosive eruptions of the Vesuvio decrease tree-ring growth but not photosynthetic rates in the surrounding forests. *Global Change Biology*, 13(6): 1122-1137

Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Chetverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoof G., Westermann S., Wischniewski K., Wille C., Hubberten H.-W. (2013) Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998-2011). *Biogeosciences*, 10(3): 2105-2128

Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H., Osborn T.J. (1998) Influence of volcanic eruptions on Northern Hemisphere summer temperature over the past 600 years. *Nature*, 393(6684): 450-455

Brönnimann S., Krämer D. (2016) *Tambora and the «Year Without a Summer» of 1816. A perspective on earth and human systems science*. Geographica Bernensia G90, 48 p.

Büntgen U., Myglan V.S., Ljungqvist F.C., McCormick M., Di Cosmo N., Sigl M., Jungclauss J., Wagner S., Krusic P.J., Esper J., Kaplan J.O., de Vaan M.A.C., Luterbacher J., Wacker L., Tegel W., Kirdyanov A.V. (2016) Cooling and societal change during the Late Antique Little Ice Age from 536 to around 660 AD. *Nature Geoscience*, 9(3): 231-236

Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Saurer M., Guillet S., Corona C., Fonti P., Myglan V.S., Kirdyanov A.V., Naumova O.V., Ovchinnikov D.V., Shashkin A.V., Panyushkina I.P., Büntgen U., Hughes M.K., Vaganov E.A., Siegwolf R.T.W., Stoffel M. (2019) Siberian tree-ring and stable isotope proxies as indicators of temperature and moisture changes after major stratospheric volcanic eruptions *Climate of the Past*, 15(2): 685-700

Churakova (Sidorova) O.V., Bryukhanova M.V., Saurer M., Boettger T., Naurzbaev M.M., Myglan V.S., Vaganov E.A., Hughes M.K., Siegwolf R.T.W. (2014) A cluster of stratospheric volcanic eruptions in the AD 530s recorded in Siberian tree rings. *Global and Planetary Change*, 122: 140-150

Churakova (Sidorova) O.V., Shashkin A.V., Siegwolf R.T.W., Spahni R., Launois T., Saurer M., Bryukhanova M.V., Benkova A.V., Kuptsova A.V., Peylin P., Vaganov E.A., Masson-Delmotte V., Roden J. (2016) Application of eco-physiological models to the climatic interpretation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ measured in Siberian larch tree-rings. *Dendrochronologia*, 39: 51-59

D'Arrigo R., Jacoby G., Frank D., Pederson N., Cook E., Buckley B., Nachin B., Mijiddorj R., Dugarjav C. (2001) 1738-years of Mongolian temperature variability inferred from a tree-ring width chronology of Siberian pine. *Geophysycal Research Letters*, 28(3): 543-546

Fonti P., Bryukhanova M.V., Myglan V.S., Kirdyanov A.V., Naumova O.V., Vaganov E.A. (2013) Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from Russian Altay. *American Journal of Botany*, 100(7): 1332-1343

Fritts H.C. (1976) *Tree-rings and climate*. Academic Press, 582 p.

Gao C., Robock A., Ammann C. (2008) Volcanic forcing of climate over the past 1500 years: An improved ice core-based index for climate models. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 113(D23): D23111

- Gennaretti F., Huard D., Naulier M., Savard M., Bégin C., Arseneault D., Guiot J. (2017) Bayesian multiproxy temperature reconstruction with black spruce ring widths and stable isotopes from the northern Quebec taiga. *Climate Dynamics*, 49(11-12): 4107-4119
- Gillett N.P., Weaver A.J., Zwiers F.W., Wehner M.F. (2004) Detection of volcanic influence on global precipitation. *Geophysical Research Letters*, 31(12): L12217
- Groisman P.Y. (1992) Possible regional climate consequences of the Pinatubo eruption. *Geophysical Research Letters*, 19(15): 1603–1606
- Guillet S., Corona C., Stoffel M., Khodri M., Lavigne F., Ortega P., Eckert N., Sielenou P.D., Daux V., Churakova (Sidorova) O.V., Davi N., Edouard J.L., Zhang Y., Luckman B.H., Myglan V.S., Guiot J., Beniston M., Masson-Delmotte V., Oppenheimer C. (2017) Climate response to the Samalas volcanic eruption in 1257 revealed by proxy records. *Nature Geoscience*, 10(2): 123-128
- Hughes M.K., Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Touchan R., Funkhouser G. (1999) Twentieth-century summer warmth in northern Yakutia in a 600-year context. *Holocene*, 9(5): 629-634
- Iles C.E., Hegerl G.C. (2014) The global precipitation response to volcanic eruptions in the CMIP5 models. *Environmental Research Letters*, 9(10): 104012
- Kelly P.M., Jones P.D., Pengqun J. (1996) The spatial response of the climate system to explosive volcanic eruptions. *International Journal of Climatology*, 16(5): 537-550
- Krakauer N.Y., Randerson J.T. (2003) Do volcanic eruptions enhance or diminish net primary production? Evidence from tree rings. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(4): 1118
- LaMarche V.C., Hirschboeck K.K. (1984) Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions. *Nature*, 307(5947): 121-126
- Larsen L.B., Vinther B.M., Briffa K.R., Melvin T.M., Clausen H.B., Jones P.D., Siggaard-Andersen M.-L., Hammer C.U., Eronen M., Grudd H., Gunnarson B.E., Hantemirov R.M., Naurzbaev M.M., Nicolussi K. (2008) New ice core evidence for a volcanic cause of the A.D. 536 dust veil. *Geophysical Research Letters*, 35(4): L04708
- Lavigne F., Degeai J.-P., Komorowski J.-C., Guillet S., Robert V., Lahitte P., Oppenheimer C., Stoffel M., Vidal C.M., Surono, Pratomo I., Wassmer P., Hajdas I., Hadmoko D.S., Belizal E. (2013) Source of the great A.D. 1257 mystery eruption unveiled, Samalas volcano, Rinjani Volcanic Complex, Indonesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(42): 16742–16747
- Loader N.J., Robertson I., Barker A.C., Switsur V.R., Waterhouse J.S. (1997) Improved technique for the batch processing of small wholewood samples to alpha-cellulose. *Chemical Geology*, 136(3-4): 313-317
- Lough J.M., Fritts H.C. (1987) An assessment of the possible effects of volcanic eruptions on North American climate using tree-ring data, 1602 to 1900 A.D. *Climate Change*, 10(3): 219-239
- Myglan V.S., Oidupaa O.C., Kirilyanov A.V., Vaganov E.A. (2008) 1929-year tree-ring chronology for the Altai-Sayan region (Western Tuva). *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 36(4): 25-31
- Naurzbaev M.M., Vaganov E.A., Sidorova O.V., Schweingruber F.H. (2002) Summer temperatures in eastern Taimyr inferred from a 2427-year late-Holocene tree-ring chronology and earlier floating series. *Holocene*, 12(6): 727-736

Omurova G.T., Barinov V.V., Kardash O.V., Vaganov E.A., Myglan V.S. (2018) Reconstruction of extreme paleoclimatic events in northwestern Siberia using ancient wood from Fort Nadym. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 3: 32-40

Panofsky H.A., Brier G.W. (1958) *Some applications of statistics to meteorology*. University Park, PA. Mineral industries extension services, college of mineral industries, Pennsylvania State University, 224 p.

Panyushkina I.P., Hughes M.K., Vaganov E.A., Munro M.A.R. (2003) Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheid dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi*. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10): 1905-1914

Pearson C.L., Dale D.S., Brewer P.W., Kuniholm P.I., Lipton J., Manning S.W. (2009) Dendrochemical analysis of a tree-ring growth anomaly associated with the Late Bronze Age eruption of Thera. *Journal of Archaeological Science*, 36(6): 1206-1214

Plummer C.T., Curran M.A.J., van Ommen T.D., Rasmussen S.O., Moy A.D., Vance T.R., Clausen H.B., Vinther B.M., Mayewski P.A. (2012) An independently dated 2000-yr volcanic record from Law Dome, East Antarctica, including a new perspective on the dating of the 1450s CE eruption of Kuwae, Vanuatu. *Climate of the Past*, 8(6): 1929-1940

R Core Team. R (2016) *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria

Rigby E., Symonds M., Ward-Thompson D. (2004) A comet impact in AD 536? *Astronomy & Geophysics*, 45(1): 1.23-1.26

Robock A. (2000) Volcanic eruptions and climate. *Reviews of Geophysics*, 38(2): 191-219

Robock A., Liu Y. (1994) The volcanic signal in Goddard Institute for Space Studies three-dimensional model simulations. *Journal of Climate*, 7(1): 44-55

Robock A., Mao J. (1992) Winter warming from large volcanic eruptions. *Geophysical Research Letters*, 19(24): 2405-2408

Salzer M.W., Hughes M.K. (2007) Bristlecone pine tree rings and volcanic eruptions over the last 5000 yr. *Quaternary Research*, 67(1): 57-68

Saurer M., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Rinne K.T., Siegwolf R.T.W. (2016) The impact of an inverse climate-isotope relationship in soil water on the oxygen-isotope composition of *Larix gmelinii* in Siberia. *New Phytologist*, 209(3): 955-964

Schneider L., Smerdon J.E., Büntgen U., Wilson R.J.S., Myglan V.S., Kirdyanov A.V., Esper J. (2015) Revising mid-latitude summer temperatures back to A.D. 600 based on a wood density network. *Geophysical Research Letters*, 42(11): 4556-4562

Schweingruber F.H. (1996) *Tree rings and environment dendroecology*. Paul Haupt Publ Bern, Stuttgart, Vienna, 609 p.

Sidorova O.V., Naurzbaev M.M., Vaganov E.A. (2005) Response of tree-ring chronologies growing on the Northern Eurasia to powerful volcanic eruptions. *Problems of Ecological Monitoring and Ecosystem Modeling*, 20: 60-72 (in Russian)

Sidorova O.V., Saurer M., Myglan V.S., Eichler A., Schwikowski M., Kirdyanov A.V., Bryukhanova M.V., Gerasimova O.V., Kalugin I.A., Daryin A.V., Siegwolf R.T.W. (2012) A multi-proxy approach for revealing recent climatic changes in the Russian Altai. *Climate Dynamics*, 38 (1-2): 175-188

- Sidorova O.V., Siegwolf R.T.W., Myglan V.S., Ovchinnikov D.V., Shishov V.V., Helle G., Loader N.J., Saurer M. (2013) The application of tree-rings and stable isotopes for reconstructions of climate conditions in the Russian Altai. *Climatic Change*, 120(1-2): 153-167
- Sidorova O.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Naurzbaev M.M., Shashkin A.V., Vaganov E.A. (2010) Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree-ring parameters and stable isotopes. *Global Change Biology*, 16(3): 1003-1018
- Sidorova O.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Naurzbaev M.M., Vaganov E.A. (2008) Isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) in wood and cellulose of Siberian larch trees for early Medieval and recent periods. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 113(G2): G02019
- Sigl M., McConnell J.R., Layman L., Maselli O., McGwire K., Pasteris D., Dahl-Jensen D., Steffensen J.P., Vinther B., Edwards R., Mulvaney R., Kipfstuhl S. (2013) A new bipolar ice core record of volcanism from WAIS Divide and NEEM and implications for climate forcing of the last 2000 years. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 118(3): 1151-1169
- Sigl M., Winstrup M., McConnell J.R., Welten K.C., Plunkett G., Ludlow F., Buettgen U., Caffee M., Chellman N., Dahl-Jensen D., Fischer H., Kipfstuhl S., Kostick C., Maselli O.J., Mekhaldi F., Mulvaney R., Muscheler R., Pasteris D.R., Pilcher J.R., Salzer M., Schuepbach S., Steffensen J.P., Vinther B.M., Woodruff T.E. (2015) Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2,500 years. *Nature*, 523(7562): 543-549
- Stoffel M., Khodri M., Corona C., Guillet S., Poulain V., Bekki S., Guiot J., Luckman B.H., Oppenheimer C., Lebas N., Beniston M., Masson-Delmotte V. (2015) Estimates of volcanic-induced cooling in the Northern Hemisphere over the past 1,500 years. *Nature Geoscience*, 8(10): 784-788
- Stothers R.B. (1984a) Mystery cloud of AD 536. *Nature*, 307(5949): 344-345
- Stothers R.B. (1984b) The great Tambora eruption in 1815 and its aftermath. *Science*, 224(4654): 1191-1198
- Stothers R.B. (1999) Volcanic dry fogs, climate cooling and Plague pandemics in Europe and the Middle East. *Climatic Change*, 42(4): 713-723
- Stothers R.B. (2000) Climatic and demographic consequences of the massive volcanic eruption of 1258. *Climatic Change*, 45(2): 361-374
- Sugimoto A., Yanagisawa N., Naito D., Fujita N., Maximov T.C. (2002) Importance of permafrost as a source of water for plants in east Siberian taiga. *Ecological Research*, 17(4): 493-503
- Toohey M., Sigl M. (2017) Volcanic stratospheric sulphur injections and aerosol optical depth from 500 BCE to 1900 CE. *Earth System Science Data*, 9(2): 809-831
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. (2006) *Growth dynamics of conifer tree rings*. Springer Verlag, Berlin, 353 p.
- Zielinski G.A., Mayewski P.A., Meeker L.D., Whitlow S., Twickler M.S., Morrison M., Meese D.A., Gow A.J., Alley R.B. (1994) Record of volcanism since 7000 BC from the GISP2 Greenland ice core implications for the volcano-climate system. *Science*, 264 (5161): 948-952
- Wegmann M., Brönnimann S., Bhend J., Franke J., Folini D., Wild M., Luterbacher J. (2014) Volcanic influence on European summer precipitation through monsoons: Possible cause for “years without summer”. *Journal of Climate*, 27(10): 3683-3691

DOI 10.17516/1997-1389-0314

УДК 582.632.1

The Features of Floristic Composition and Community Structure of the Birch Forests in the Forest-to-Bog Ecotones in the South of the Vasyugan Plain

**Nina V. Klimova*, Natalia A. Chernova,
Art'em N. Nikiforov and Anatoliy G. Dyukarev**
*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
Tomsk, Russian Federation*

Received 04.07.2018, received in revised form 13.11.2018, accepted 25.01.2019

Abstract. The present study addresses the floristic composition and ecological and community structure of paludified birch forests (peat depth reaching 30 cm) in the southern taiga. The growing conditions were evaluated based on the indicator values of plants and soil chemical properties. The study plots were located on transects directed from upland forests through peripheral wetland forests to bogs, which are situated in topographic lows, at the North-East edge of the Great Vasyugan mire. The sites of the forest-to-bog ecotone that are transformed to various degrees by the bog water regime are considered as successive stages of paludification. Because of the high carbonate content of the soil-forming rocks dominated by heavy clay particles and waterlogging by ground-mire waters, wet green forests without a developed moss cover form here on rich peat-humus soils at the initial stages of hydromorphic transformation of the plant community. This is in contrast to typical plant successions, which develop on carbonate-free sediments and whose development is associated with the effect of acid bog waters. Reed grass (*Calamagrostis phragmitoides* C. Hartman) dominates the ground vegetation, which also includes sedges (*Carex canescens* L., *C. vaginata* Tausch., *C. disperma* Dew.). The high contents of mineral nutrients in organics-accumulating dark humus soils determines the high floristic diversity of paludified birch forests, comparable with the diversity of upland communities. A significant part of the ground cover of these forests (25% of the species composition, up to 50% of the projective cover) is represented by nutrient-demanding forest- and meadow-swamp plant species, which commonly occur in eutrophic boreal forested swamps of West Siberia with groundwater input. These species are absent in the mesotrophic paludified taiga forests. At a later stage of hydromorphic transformation, pine-birch shrub-moss forests form on peat-humus-

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: klimnin@sibmail.com

ORCID: 0000-0002-3253-1493 (Klimova N.); 0000-0003-1951-7192 (Chernova N.)

gley and peat-gley soils. As the nutrient availability of soils declines, the number of plant species decreases, and plant species with lower nutrient requirements begin to predominate. This leads to the ecological restructuring of wet communities and makes them similar to paludified forests on carbonate-free sediments; peat accumulation begins with the deposition of mesotrophic peat. Thus, a more substantial change occurs in the ecological structure of plant communities on high-carbonate clays during their hydromorphic transformation compared to the typical mesotrophic paludification of dark-coniferous forests on loams.

Keywords: paludified forests, forest-to-bog ecotones, floristic diversity, ecological structure, community structure, indicator values of plants, phyto-indication, West Siberia.

Citation: Klimova N.V., Chernova N.A., Nikiforov A.N., Dyukarev A.G. The features of floristic composition and community structure of the birch forests in the forest-to-bog ecotones in the South of the Vasyugan plain. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 25-43. DOI: 10.17516/1997-1389-0314

Особенности флористического состава и ценотической структуры березовых лесов в экотоне лес-болото на юге Васюганской равнины

**Н.В. Климова, Н.А. Чернова,
А.Н. Никифоров, А.Г. Дюкарев**
*Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
Российская Федерация, Томск*

Аннотация. Приведены результаты изучения флористического состава, экологической и ценотической структуры, оценки лесорастительных условий в заболоченных березовых лесах (мощность торфа до 30 см) южной тайги. Исследования проведены на периферии небольших олиготрофных болот, приуроченных к понижениям рельефа в приболотном поясе на северо-востоке Большого Васюганского болота. Здесь при высокой карбонатности почвообразующих пород тяжелого гранулометрического состава и подтоплении грунтово-болотными водами на начальных стадиях гидроморфной трансформации формируются богатые торфянисто-перегнойные почвы с сырыми травяными лесами без развитого мохового покрова в отличие от типичных смен растительности, развивающихся под влиянием кислых болотных вод на бескарбонатных отложениях. Участки переходных полос между лесом и болотом, в разной степени трансформированные под влиянием водного режима торфяника, рассматриваются нами как последовательные стадии заболачивания. На ранней стадии развития процесса на органо-аккумулятивных темно-гумусовых и перегнойно-темно-гумусовых почвах формируются заболоченные осиново-березовые леса с доминированием вейника *Calamagrostis phragmitoides* C. Hartman и участием осок (*Carex canescens* L., *C. vaginata* Tausch., *C. disperma* Dew.). Богатство

почв элементами минерального питания определяет их высокое флористическое разнообразие, сравнимое с разнообразием автоморфных сообществ. Значительную часть напочвенного покрова этих лесов (25 % видового состава, до 50 % проективного покрытия) составляют требовательные к трофности лесо- и лугово-болотные виды, характерные для эвтрофных лесных болот (согр) с питанием грунтовыми водами, отсутствующие при мезотрофном заболачивании таежных лесов. На более поздней стадии гидроморфной трансформации на торфяно-перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых почвах формируются сосново-березовые кустарничково-моховые леса. На фоне снижения трофности почв уменьшается число слагающих фитоценозы видов, среди них начинают преобладать менее требовательные к почвенному богатству. Это ведет к перестройке экологической структуры сообществ и сближает их с заболоченными лесами на бескарбонатных отложениях. Торфонакопление начинается с отложения переходного торфа. Таким образом, по сравнению с типичным мезотрофным заболачиванием темных хвойных таежных лесов на суглинках, на высококарбонатных глинах Васюганской равнины в процессе гидроморфной трансформации сообществ происходит более значительная перестройка их экологической структуры.

Ключевые слова: заболоченные леса, лесоболотные экотоны, флористическое разнообразие, экологическая структура, ценотическая структура, экологические шкалы, фитоиндикация, Западная Сибирь.

Цитирование: Климова, Н.В. Особенности флористического состава и ценотической структуры березовых лесов в экотоне лес-болото на юге Васюганской равнины / Н.В. Климова, Н.А. Чернова, А.Н. Никифоров, А.Г. Дюкарева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 25-43. DOI: 10.17516/1997-1389-0314

Введение

Заболачивание лесов — один из ключевых процессов на территории лесной зоны Западно-Сибирской равнины, где площади заболоченных лесов для среднетаежной подзоны составляют 7 %, для южнетаежной — 4 % (Глебов, Ускова, 1984), а локально, в частности на Васюганской равнине, увеличиваются до 13–30 % (Васильев, Перегон, 2003).

Заболоченные леса являются неотъемлемой частью болотных массивов, оказывая большое влияние на их функционирование (Paradis et al., 2015) и на круговорот воды и углерода в целом (Ефремов и др., 2012). Важная особенность экосистем заболоченных лесов в том, что они переходные между лесом и болотом и обладают повышенной чувствительностью к изменениям окружающей сре-

ды и климата (Ratcliffe et al., 2017), их состояние может служить надежным индикатором протекающих в природе процессов. Недостаточная изученность заболоченных лесов во многом обусловлена переходным (экотонным) характером этих экосистем и связанным с ним высоким разнообразием условий и факторов заболачивания (Васильев, Перегон, 2003; Пологова, Дюкарев, 2012 и др.). Высокая неоднородность и континуальность лесоболотных экотонов затрудняет их классификацию и последующую хозяйственную оценку заболоченных лесов (Ефремов и др., 2012; Bohn et al., 2015). Поэтому при их исследовании важно понимать и учитывать многофакторность системы и разнонаправленность процесса развития заболоченных лесных ландшафтов.

На юге таежной зоны наибольшие площади заболоченных лесов сосредоточены на периферии крупных водораздельных болотных массивов, что связано с подтоплением окружающих лесных ландшафтов олиготрофными болотными водами (Лапшина и др., 2000). Как правило, в таких условиях формируются сообщества травяно-сфагновой группы типов (Кутенков, Кузнецов, 2013). Однако при наличии дополнительного подпитывания грунтовыми водами, карбонатности почвообразующих пород и богатства почв болотный процесс развивается по эвтрофному типу, – малораспространенное явление, отмеченное Н.И. Пьявченко, в частности, на юге Западной Сибири (Пьявченко, 1985). Особенности формирования и строения заболоченных сообществ, связанные с богатством почвообразующих пород, выявлены и в лесоболотных экотонах южных окраин Большого Васюганского болота (Васильев, Перегон, 2003). Здесь, на богатых торфянисто-перегнойных почвах, что связано с высокой карбонатностью почвообразующих пород, слагающих Васюганскую равнину (Dyukarev, Pologova, 2011; Пологова, Дюкарев, 2012), на переходе от леса к болоту формируются сырые травяные леса со слабо развитым моховым покровом (Храмов, Валуцкий, 1977; Горожанкина, Константинов, 1978; Лапшина, 2010). В то же время на северных окраинах болота, сложенных бескарбонатными отложениями, заболачивание развивается под влиянием кислых болотных вод с типичной для Западной Сибири сменой растительности (Горожанкина, Константинов, 1976; Dyukarev, Pologova, 2011). Для выявления особенностей заболачивания лесов на карбонатных почвообразующих породах мы изучали их флористический состав, экологическую и ценотическую структуру, а также провели оценку лесорастительных условий в переходных лесоболотных полосах северо-восточной

периферии Большого Васюганского болота. Поскольку коренные леса после пожаров начала прошлого века и современных рубок здесь до сих пор не восстановились (Данченко, Бех, 2010), исследования осуществлены в заболоченных березовых лесах.

Объекты и методы

Район исследований – юго-восточная часть Васюганской аккумулятивной равнины в левобережье Оби (бассейн р. Чая) (рис. 1), входящая в южнотаежную подзону лесной зоны Западной Сибири (Природно-ресурсное ..., 1997). Климат холодный, континентальный. По данным ближайшей метеостанции Бакчар, среднегодовая температура воздуха минус 0,3 °С, средняя температура самого холодного месяца – января минус 19,3 °С, самого теплого месяца – июля – 18,1 °С¹. Длительность периода с температурами выше 10 °С 100–105 дней, сумма температур – 1573 °С. Среднегодовое количество осадков – 483 мм, с максимумом в летний период. Равнина сложена карбонатными глинами и тяжелыми суглинками (Природно-ресурсное ..., 1997). В условиях плоского рельефа, превышения количества осадков над испарением, низкой водопроницаемости почвообразующих пород, слабой дренирующей способности рек почвенно-грунтовые и грунтовые воды повсеместно встречаются на глубине не более 3 м и постоянно подпитываются водами, стекающими с обширных водораздельных болот (Ружанский, 1972). Это благоприятствует развитию болотообразовательного процесса и заболачиванию лесов (Караваева, 1982; Пьявченко, 1985; Лапшина и др., 2000). Минерализация грунтовых вод, относящихся к гидрокарбонатно-кальциевому типу, не пре-

¹ Климат России: научно-прикладной справочник [электронный ресурс]. – URL: <http://aisori.meteo.ru/ClspR>, дата обращения 27.04.18.

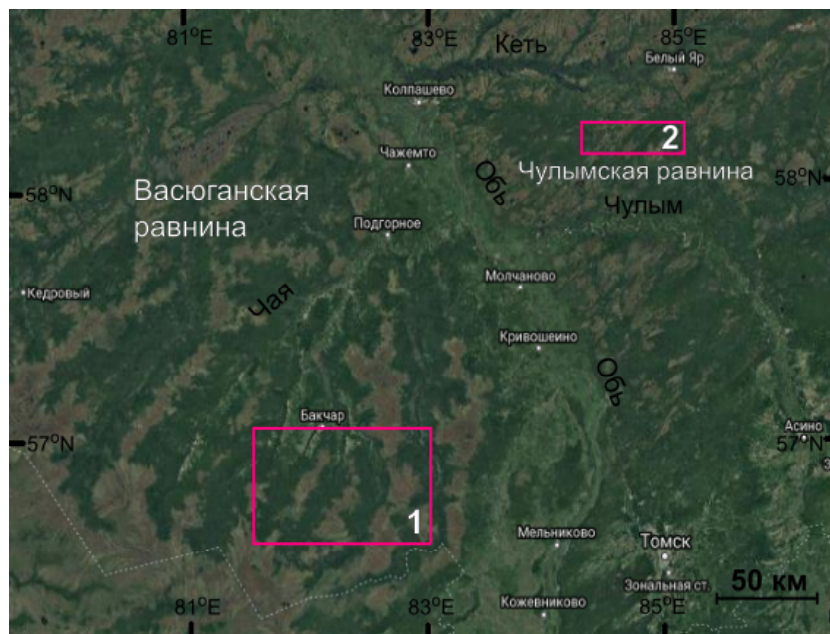


Рис. 1. Район исследований: 1 – Васюганская равнина; 2 – Чулымская равнина. Использован фрагмент космоснимка с сайта <https://www.google.com/maps>

Fig. 1. Study area: 1 – Vasyugan plain; 2 – Chulym plain. A satellite imagery fragment was used from <https://www.google.com/maps>

вышает 1 г/л (Ружанский, 1972). В почвенном покрове при высоком богатстве почвообразующих пород и нарастающем увлажнении формируется ряд органо-аккумулятивных почв, включающий дерновые оподзоленные, дерновые, темно-гумусовые, перегнойно-темно-гумусовые органо-аккумулятивные, торфяно-перегнойные остаточные гумусовые и торфяные почвы.

В автоморфных положениях наибольшие площади в настоящее время занимают осиново-березовые разнотравно-осочковые леса (Храмов, Валуцкий, 1977), формирующиеся на органо-аккумулятивных дерновых оподзоленных и дерновых остаточных гумусовых почвах (Dyukarev, Pologova, 2011). «Зональные» темнохвойные леса в начале прошлого века выгорели на значительной части территории (Данченко, Бех, 2010). Восстановление их на богатых почвах при постоянном достаточном увлажнении под пологом

лиственных лесов с густым травяным покровом идет очень медленно: в приболотном поясе отмечен редкий подрост ели и кедра, а на наиболее дренированных участках – слабое возобновление пихты. Вероятно, эти леса следует относить к длительно-производным или даже условно-коренным и связывать это с эколого-историческими причинами. Подобные явления уже отмечались на юге лесной зоны (Лашинский, 2009). Болота на выбранной территории разнообразны (Храмов, Валуцкий, 1977; Лапшина, 2010). Нами исследованы периферические участки небольших верховых болот (всего 11), представленных сосновыми кустарничково-сфагновыми сообществами и приуроченных к локальным понижениям в приболотном поясе на северо-востоке Большого Васюганского болота. На трансектах, заложенных от дренированных участков к центру понижений с болотом, в переходной лесоболотной полосе

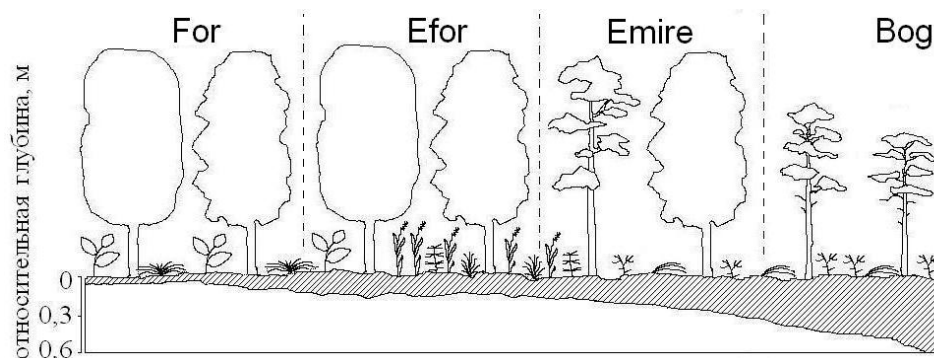


Рис. 2. Схема пространственной структуры лесоболотного экотона. For – автоморфные леса (осиново-березовые разнотравно-осоковые), Efor – лесная часть экотона (осиново-березовые осоково-вейниковые), Emire – болотная часть экотона (сосново-березовые кустарничково-моховые), Bog – верховое болото (сосново-кустарничково-сфагновое). Штриховкой показана мощность подстилки, торфа

Fig. 2. Scheme of the spatial structure of the forest-to-bog ecotone. For – upland forests (aspen-birch mixed herbaceous communities), Efor – forest part of ecotone (aspen-birch sedge-reed grass communities), Emire – mire part of ecotone (pine-birch shrub-moss communities), Bog – bog (pine-shrub-sphagnum moss communities). Hatching shows the thickness of the litter and peat

(рис. 2) выделены: 1) лесная часть экотона с осиново-березовыми осоково-вейниковыми лесами на периодически увлажняемых органо-аккумулятивных темно-гумусовых и перегнойно-темно-гумусовых почвах (forest part of ecotone, Efor); 2) болотная часть экотона с сосново-березовыми кустарничково-моховыми лесами на переувлажненных торфяно-перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых почвах (mire part of ecotone, Emire) (Пологова, Дюкарев, 2012). С точки зрения функционирования лесоболотного экотона как ландшафтной единицы (Пологова, 2001) мы рассматриваем выделенные в нем части как стадии, последовательно сменяющие друг друга при развитии заболачивания под влиянием водного режима болота. По классификации Н.И. Пьявченко (1985), фитоценозы и лесной и болотной частей экотона относятся к категории заболоченных лесов с мощностью торфа до 30 см. При этом осиново-березовые осоково-вейниковые леса занимают влажные и слабо заболоченные биотопы, а сосново-березовые кустарничково-моховые – умеренно и сильно заболоченные.

Флористическое разнообразие растительных сообществ анализировали на основе геоботанических описаний. Всего выполнено 21 описание в автоморфных березовых травяных лесах (For), 25 – в осиново-березовых осоково-вейниковых (Efor), 23 – в сосново-березовых кустарничково-моховых (Emire) и 23 – в сосновых кустарничково-сфагновых болотных сообществах (Bog). Для сравнения мы использовали также описания заболоченных темнохвойных лесов на суглинках (Пологова и др., 2013), слагающих ряд мезотрофного заболачивания (рис. 1). Альфа- и гамма-разнообразие оценивали через видовое богатство (общее число видов в группе геоботанических описаний, относящихся к одному типу сообщества) и видовую насыщенность (среднее число видов на площадке 25 x 25 м), рассчитанные в программе EstimateS (Colwell, 2013) по данным присутствия/отсутствия видов. Получаемая видовая аккумулятивная кривая позволяет корректно сравнивать сообщества по выборкам разного объема (Смирнов и др., 2014). Бета-разнообразие оценивали с помощью коэффициентов сходства Жакка-

ра (K_1), принимающих значения от 0 до 1, в соответствии с рекомендациями (Magurran, 2004). Для анализа ценотической структуры сообществ использовали ценотические и экологические группы видов, предложенные Е.Д. Лапшиной (2003).

Условия местообитаний оценивали фитоиндикационным методом с применением экологических шкал (Методические ..., 1978) на основе полных флористических списков. Расчеты статусов фитоценозов по основным факторам – увлажнению и богатству почв – сделаны согласно рекомендациям А.А. Зверева: с учетом индикационной значимости видов, а также их обилия (Зверев, Бабешина, 2009). Кроме того, использован ряд показателей химических свойств почв (содержание гумуса, состав почвенного поглощающего комплекса, рН водный, содержание карбонатов), определенных общепринятыми в почвоведении методами.

Результаты и обсуждение

Анализ флористического состава, экологической и ценотической структуры заболоченных лесов, объединяющих сообщества разных стадий гидроморфной трансформа-

ции в переходных лесоболотных полосах на юге Васюганской равнины, позволил выявить ряд особенностей, отличающих их как от лесов, составляющих мезотрофную серию заболачивания, так и от пойменных сообществ эвтрофной серии. Данные по флористическому составу исследованных лесов сведены в таблицу (табл. 1), приведены виды со встречаемостью 40 % и более в каком-либо из фитоценозов. Названия сосудистых растений даны по: (Конспект ..., 2005), мохообразных – (Игнатов, Афолина, 1992).

В осиново-березовых осоково-вейниковых лесах, находящихся на ранней стадии гидроморфной трансформации (Efor), микрорельеф кочково-западинный, образованный приствольными повышениями 20–30 см высотой и до 1,5–2 м в диаметре, замшелыми пнями, валежинами и мелкими вейниковыми и осоковыми кочками (10–20 см высотой), изредка встречаются более крупные (до 50 см) кочки *Carex cespitosa* L. Вода стоит на поверхности микропонижений, мертвопокровных или с разреженным напочвенным покровом. Древостой, как и в лесах автоморфных положений (For), из березы и осины, высотой (18)20–22 м, сомкнутость крон 0,5–0,6.

Таблица 1. Растительные сообщества лесоболотных экотон

Table 1. Plant communities of forest-to-bog ecotones

Фитоценоз Число описаний			For 21	Efor 25	Emire 23	Bog 23
Вид	ярус	ЦГ				
1	2	3	4	5	6	7
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	a1		II	I	III ¹	II
<i>Betula alba</i> L.	a1		V ²	V ³	V ³	III ⁺
<i>Populus tremula</i> L.	a1		V ³	IV ²	+	
<i>Pinus sylvestris</i> L.	a1		I	III ¹	V ²	V ²
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	a3		II	IV ⁺	V ¹	V ⁺
<i>Betula alba</i> L.	a3		IV ⁺	V ¹	V ¹	V ¹
<i>Populus tremula</i> L.	a3		V ¹	III ⁺	II	

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Pinus sylvestris</i> L.	a3		+	IV ⁺	V ¹	V ¹
<i>Padus avium</i> Miller	b	fl-for	IV ¹	I	r	
<i>Rubus idaeus</i> L.	b	for	IV ¹	II	r	
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	b	for	IV ²	III ⁺	r	
<i>Rosa acicularis</i> Lindley	b	for	IV ¹	III ⁺	r	
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	b	for	IV ⁺	IV ⁺	I	
<i>Salix caprea</i> L.	b	for	II	III ¹		r
<i>Ribes nigrum</i> L.	b	fl-for	III ⁺	III ⁺	r	
<i>Carex macroura</i> Meinsh.	c	for	IV ²			
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	c	for	IV ²	I		
<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.	c	for	V ²	I		
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	c	for	V ¹	II		
<i>Rubus saxatilis</i> L.	c	for	V ¹	II		
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	c	for	III ¹	+		
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	c	for	IV ¹	I		
<i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.	c	for	IV ¹	I		
<i>Paris quadrifolia</i> L.	c	for	IV ⁺	I		
<i>Vicia sylvatica</i> L.	c	for	IV ⁺	I		
<i>Galium boreale</i> L.	c	mead	IV ⁺	I		
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	c	mead	III ⁺	I		
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	c	for	IV ⁺	r		
<i>Crepis sibirica</i> L.	c	for	III ¹			
<i>Milium effusum</i> L.	c	for	III ¹			
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	c	for	III ⁺			
<i>Melica nutans</i> L.	c	for	III ⁺	r		
<i>Thalictrum minus</i> L.	c	for	III ¹	r		
<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	c	for	IV ⁺	I		
<i>Vicia sepium</i> L.	c	for	IV ⁺	III ⁺	r	
<i>Angelica sylvestris</i> L.	c	for	IV ⁺	II	r	
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	c	for	IV ¹	II	r	
<i>Cacalia hastata</i> L.	c	for	IV ⁺	II	r	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	c	for	III ⁺	III ⁺	+	
<i>Oxalis acetosella</i> L.	c	for	III ¹	I	r	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	c	for	III ¹	IV ⁺		
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	c	for	IV ⁺	V ¹	II	
<i>Rubus arcticus</i> L.	c	for	IV ⁺	V ¹	II	
<i>Trientalis europaea</i> L.	c	for	IV ⁺	V ⁺	III ⁺	
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	c	for	II	III ⁺	II	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	c	for	IV ¹	V ²	V ¹	II
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	c	mead-sw	IV ¹	III ¹		

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartman	c	mead-sw	II	V ²	II	
<i>Carex vaginata</i> Tausch.	c	for-sw	II	IV ¹	+	
<i>Carex canescens</i> L.	c	for-sw		III ¹	r	
<i>Carex disperma</i> Dew.	c	for-sw	I	III ⁺	r	
<i>Ranunculus repens</i> L.	c	mead-sw	II	III ⁺	r	
<i>Epilobium palustre</i> L.	c	mire	+	III ⁺		
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	c	mire	r	III ⁺	r	
<i>Equisetum palustre</i> L.	c	mire	I	III ⁺	I	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	c	for	II	IV ¹	V ¹	V ¹
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	c	for	+	II	III ¹	III ¹
<i>Ledum palustre</i> L.	c	bog	I	IV ⁺	V ²	V ²
<i>Carex globularis</i> L.	c	bog	I	V ²	V ²	V ¹
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	c	bog		II	V ¹	V ²
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	c	bog		+	III ⁺	V ⁺
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	c	bog			+	III ⁺
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	d	for	III ¹	V ¹	V ¹	V ²
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	d	for	II	II	IV ⁺	IV ⁺
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	d	for	r	III ⁺	II	III ⁺
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	d	for	II	III ⁺	II	III ⁺
<i>Brachythecium oedipodium</i> (Mitt.) Jaeg.	d	for	III ⁺	III ⁺	III ⁺	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.Kop.	d	for	III ⁺	III ⁺	r	
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.	d	for	+	III ⁺	I	
<i>Brachythecium</i> sp.	d	for	III ⁺	II	I	III ⁺
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.Kop.	d	for-sw	III ¹	IV ¹	r	r
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr.	d	for-sw	II	III ¹	+	
<i>Helodium blandowii</i> (Web. et Mohr) Warnst.	d	for-sw		IV ⁺	I	
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	d	for-sw	r	III ¹	II	
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	d	for-sw		III ¹	II	
<i>Sphagnum centrale</i> C.Jens ex H.Arnell et C.Jens.	d	mire		III ⁺	II	r
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	d	mire	II	IV ⁺	V ⁺	V ⁺
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	d	bog		II	III ¹	V ¹
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	d	bog	r	II	IV ⁺	IV ⁺
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ. ex Russ.) C.Jens	d	bog		III ⁺	V ²	V ³
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	d	bog		II	IV ¹	V ²
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	d	bog			I	III ¹

Примечание. Обозначения фитоценозов как на рис. 2. Ярус: a1 – древесный, a3 – подрост, b – подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – мохово-лишайниковый. ЦГ – ценотическая группа (приуроченность к фитоценозу): mead – луговые, for – лесные, fl-for – пойменно-лесные, for-sw – лесоболотные, mead-sw – лугово-болотные, mire – болотные (мезотрофы), bog – болотные (мезоолиготрофы и олиготрофы). Римскими цифрами обозначены классы встречаемости, %: V – от 81 до 100; IV – от 61 до 80; III – от 41 до 60; II – от 21 до 40; I – от 10 до 20; + – до 10; r – единично. Надстрочные индексы показывают обилие в баллах: 3 – от 26 до 50 % проективного покрытия; 2 – от 6 до 25 %; 1 – от 1 до 5 %; + – менее 1 %. Пустые ячейки означают отсутствие вида.

Подлесок редкий (1–5(10) %). Травяной покров хорошо развит (45–70(80) %), но в отличие от автоморфных березняков, где доминируют лесные мезофиты, наибольшее проективное покрытие у более влаголюбивых видов из разных ценотических групп (лугово-болотного *Calamagrostis phragmitoides* (15–40(50) %), лесного *Equisetum sylvaticum* (3–15(25) %) и болотного *Carex globularis* (1–15(20) %)). Моховой покров (3–30 %) представлен небольшими дернинами лесоболотных мхов из родов *Plagiomnium*, *Climacium*, *Calliergon*, *Sphagnum*. На микроповышениях в небольшом обилии произрастают лесные кустарнички, мелкотравье, лесные зеленые мхи.

В сосново-березовых кустарничково-моховых фитоценозах (Emire), соответствующих следующей стадии гидроморфной трансформации, микрорельеф хорошо выраженный, образованный приствольными повышениями, замшелыми пнями и валежинами, иногда кочками пушицы. Относительный перепад высот варьирует в широких пределах – 10–50(70) см. Вода стоит на поверхности микропонижений, большей частью мертвopoкpовных. Древостой наряду с березой слагает сосна, его высота 16–20 м, сомкнутость крон 0,5–0,6. По сравнению с болотом сосна лучше развита (лесной, а не болотной формы). Напочвенный покров из-за переменного в течение вегетационного сезона увлажнения разреженный. Основу его составляют кустарнички (15–40(50) %), осока шароплодная *Carex globularis* (5–15(25) %) и мхи (5–60(80) %). Последние представлены небольшими дернинами лесоболотных видов, а на границе с болотом – мелкими и крупными (до 1–1,5 м) дернинами-пятнами болотных сфагнов, на микроповышениях встречаются лесные зеленые мхи.

По сравнению с заболоченными кустарничково-осоково-зеленомошно-

сфагновыми лесами мезотрофной серии заболачивания (Пологова и др., 2013) березняки осоково-вейниковые отличаются лучшим развитием травяного покрова и очень слабым развитием мхов. В сосново-березовых кустарничково-моховых сообществах, как и в кустарничково-осоково-сфагновых лесах мезотрофной серии, моховой покров развит лучше и представлен лесоболотными и болотными видами.

Видовое богатство березняков осоково-вейниковых (Efor) сопоставимо (различия не значимы при $p > 0,05$) с богатством автоморфных сообществ (For), где выявлено максимальное число видов (рис. 3). В сосново-березовых кустарничково-моховых фитоценозах (Emire) видовое богатство меньше. В болотных фитоценозах (рослых рямах) (Bog) обнаружено минимальное число видов. Сходные результаты получены при сопоставлении видовой насыщенности (25x25 м) фитоценозов (рис. 3, для одного описания). По числу видов заболоченные березняки Васюганской равнины богаче, чем леса соответствующих стадий мезотрофной серии заболачивания (рис. 3). Меньшее число видов для автоморфных и заболоченных мезотрофных лесов отмечается и в более ранних публикациях по южнотаежной подзоне Западной Сибири (128 и 137 видов – в хорошо дренированных травяных и мелкотравно-зеленомошных темнохвойных лесах, 32 и 33 описания, соответственно (Лашинский, Королук, 2015); 122 вида – в хорошо дренированных травяных пихтовых лесах, 103 вида – в заболоченных сфагновых кедровниках (Горожанкина, Константинов, 1978)). С другой стороны, исследованные нами леса уступают по числу видов пойменным эвтрофным лесным болотам (335 видов – в темнохвойно-березовых сограх, 43 описания (Лапшина, 2010).

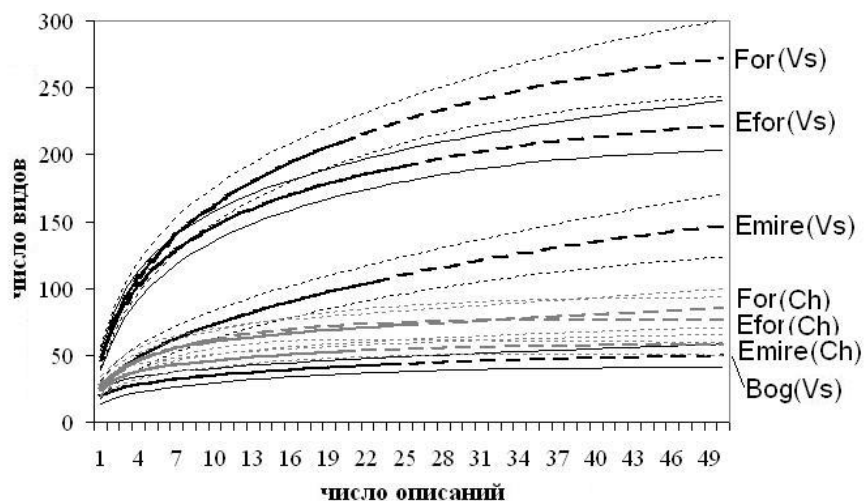


Рис. 3. Видовые аккумулятивные кривые фитоценозов лесоболотных экотонов. Обозначения фитоценозов как на рис. 2 (Vs – Васюганская равнина, Ch – Чулымская равнина). Сплошная линия – интерполяционная часть, пунктирная – экстраполяционная часть кривой, тонкие линии ограничивают области 95 %-ных доверительных интервалов

Fig. 3. Species accumulation curves for the plant communities of forest-to-bog ecotones. Notations as in Fig. 2 (Vs – Vasyugan plain, Ch – Chulym plain). Thick solid line is interpolated part and thick dashed line is extrapolated part of the curves. Thin lines limit the confidence area (95 %)

Таблица 2. Сравнение фитоценозов лесоболотных экотонов с помощью коэффициента Жаккара

Table 2. Comparison of plant communities of forest-to-bog ecotones using Jaccard index

	For-Efor	Efor-Emire	Emire-Bog
Васюганская равнина	0,45	0,43	0,36
Чулымская равнина	0,67	0,62	0,39

Примечание. Обозначения как на рис. 2.

Помимо повышенного богатства видами, березняки осоково-вейниковые (Efor) характеризуются и специфичностью флористического состава. С одной стороны, они заметно отличаются как от лесов автоморфных местообитаний, так и от сосново-березовых лесов следующей стадии гидроморфной трансформации Васюганской равнины (табл. 2), в обоих случаях общих видов меньше половины. В сообществах, слагающих мезотрофную серию заболачивания, смена видов по мере развития болотного процесса не так интенсивна (табл. 2, Чулымская равнина). С другой

стороны, невысоко их сходство и с мезотрофными заболоченными фитоценозами (Efor) ($K_J=0,25$); при попарном сравнении лесов следующей стадии гидроморфной трансформации (Emire) оно выше ($K_J=0,36$). Это также указывает на своеобразие флористического состава березняков на ранней стадии гидроморфной трансформации, которое в значительной мере сглаживается в процессе заболачивания (рис. 4).

Анализ экологических и ценологических свойств видов, слагающих гидроморфные фитоценозы Васюганской равнины, показал,

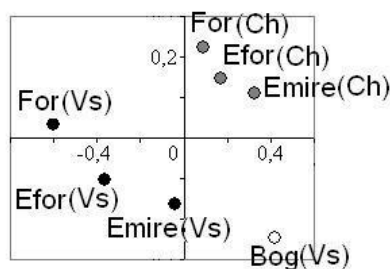


Рис. 4. Взаиморасположение фитоценозов лесоболотных экотонов в абстрактном пространстве NMDS с коэффициентом Жаккара в качестве меры расстояния. Обозначения как на рис. 2

Fig. 4. Interdependence of plant communities of forest-to-bog ecotones in the abstract NMDS space, with Jaccard index as a measure of distance. Notations of plant communities as in Fig. 2

что своеобразие флористического состава березняков осоково-вейниковых во многом определяется повышенной долей лесо- и лугово-болотных видов (трав и мхов), составляющих в них 48 видов и 30 % обилия и отсутствующих (за исключением 1–2 видов) в заболоченных лесах мезотрофной серии (рис. 5). Большинство этих видов – типичные представители эвтрофных лесных болот (согр), развивающихся в условиях подпитки богатыми грунтовыми водами (порядок *Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae* класса *Alnetea glutinosae* (Лапшина, 2010): травы – *Filipendula ulmaria*, *Carex canescens*, *C. disperma*, *C. vaginata*, *C. cespitosa*, мхи – *Calliergon cordifolium*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum squarrosum* и др. Эти виды преимущественно требовательны к трофности – мезотрофы, эвмезотрофы, в отличие от мезоолиготрофных видов, слагающих напочвенный покров заболоченных лесов Чулымской равнины.

В сосново-березовых лесах (Emire) доля лесо- и лугово-болотных видов меньше и по составу, и по обилию. Основу напочвенного покрова составляют болотные олиготрофы (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum angustifolium*). Наряду с ними постоянно встречаются мезоолиготрофы (*Carex globularis*, *Sphagnum russowii*), проективное

покрытие и встречаемость которых в прилегающем болоте ниже. Близкое соотношение видов наблюдается в заболоченных лесах мезотрофной серии (рис. 5) и, согласно утверждению Е.Д. Лапшиной (2010), характерно для сообществ периферии верховых болот, переходных от заболоченных сосняков класса *Vaccinio-Piceetea* к сообществам типичных верховых болот класса *Oxycocco-Sphagneteta*.

Выявленные особенности флористического состава березняков Васюганской равнины хорошо согласуются с фитоиндикационной оценкой экотопов, физико-химическими свойствами почв. В сравнении с фитоценозами мезотрофной серии местообитания заболоченных березняков вейниковых при близких значениях увлажнения отличаются по трофности (различия значимые, $p=0,05$) (рис. 6) – почвы в них в среднем на 0,9 ступеней богаче. В лесах более поздней стадии развития заболачивания (Emire) различия меньше (0,4 ступени).

Богатство почв осоково-вейниковых березняков связано с высокой карбонатностью почвообразующих пород, высокой гумусированностью профиля и устойчивым увлажнением почв (рис. 7). Так, фоновыми являются дерновые, в различной степени оподзоленные почвы с признаками более высокой реликтовой гумусированности [Ay-(Ael)-Ah-AB-

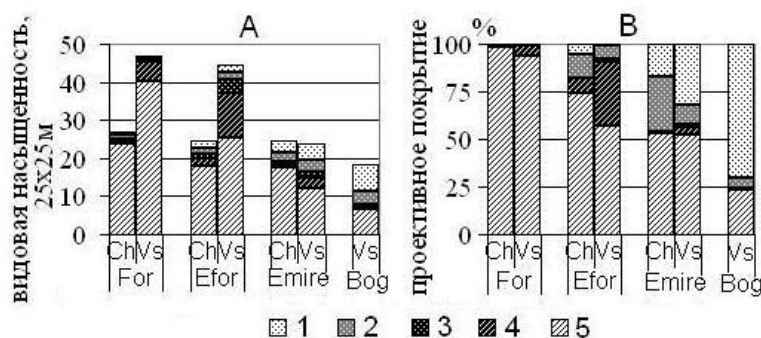


Рис. 5. Ценоотические спектры фитоценозов лесоболотных экотонных по видовой насыщенности (А) и по проективному покрытию (В). Обозначения как на рис. 2. Ценоотические группы видов: 1 – болотные (олиготрофы); 2 – болотные (мезоолиготрофы); 3 – болотные (мезотрофы); 4 – лесо- и лугово-болотные (мезотрофы и мезоэвтрофы), 5 – лесные (мезотрофы)

Fig. 5. Structural spectra of plant communities of forest-to-bog ecotones in accordance with species number per plot 25x25m (A) and with species cover (B). Notations of plant communities are as in Fig. 2. Groups of species: 1 – bog (oligotrophic); 2 – bog (mesooligotrophic); 3 – mire (mesotrophic); 4 – forest- and meadow-swamp (mesotrophic and mesoeutrophic); 5 – forest (mesotrophic)

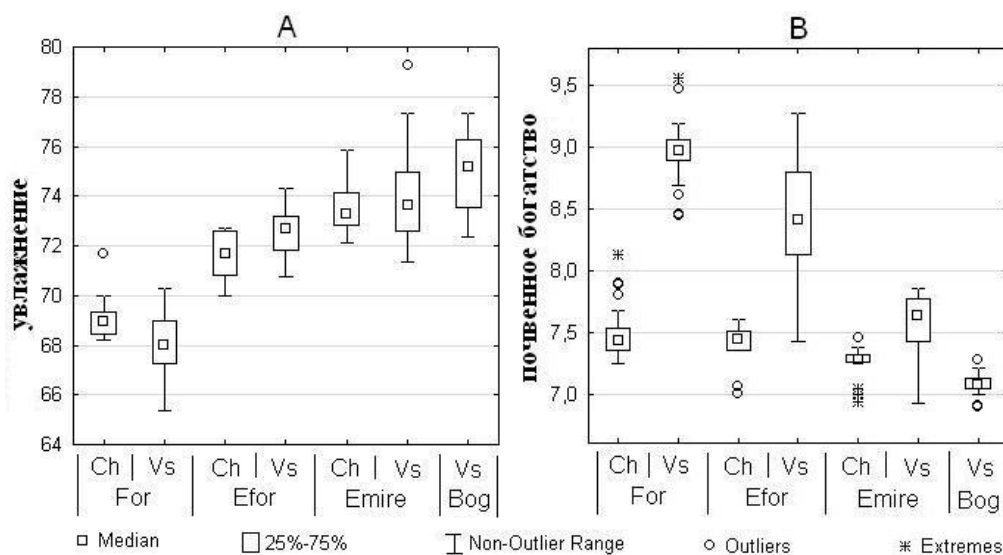


Рис. 6. Фитоиндикационная оценка экотопов в лесоболотных экотонах по фактору увлажнения (А), почвенного богатства (В). Обозначения как на рис. 2. Различия между средними значениями статусов фитоценозов, оцененные критерием Манн-Уитни, значимы ($p < 0.05$) во всех случаях кроме двух: 1) по фактору увлажнения “Emire(Vs) – Emire(Ch)” $p = 0.80$; 2) по фактору почвенного богатства “For(Ch) – Efor(Ch)” $p = 0.56$, что, вероятно, связано с недостаточным числом описаний для Efor(Ch)

Fig. 6. Evaluation of ecotopes in forest-to-bog ecotones with indicator values of plants by the factor of wetness (A) and nutrient availability (B). Notations of plant communities are as in Fig. 2. The differences between the mean values of the status of plant communities, estimated by the Mann-Whitney criterion, are significant ($p < 0.05$) in all cases except for two: 1) by the factor of wetness “Emire(Vs) – Emire(Ch)” $p = 0.80$; 2) by the factor of nutrient availability “For(Ch) – Efor(Ch)” $p = 0.56$, which is probably due to the insufficient number of vegetation relevés for Efor(Ch)

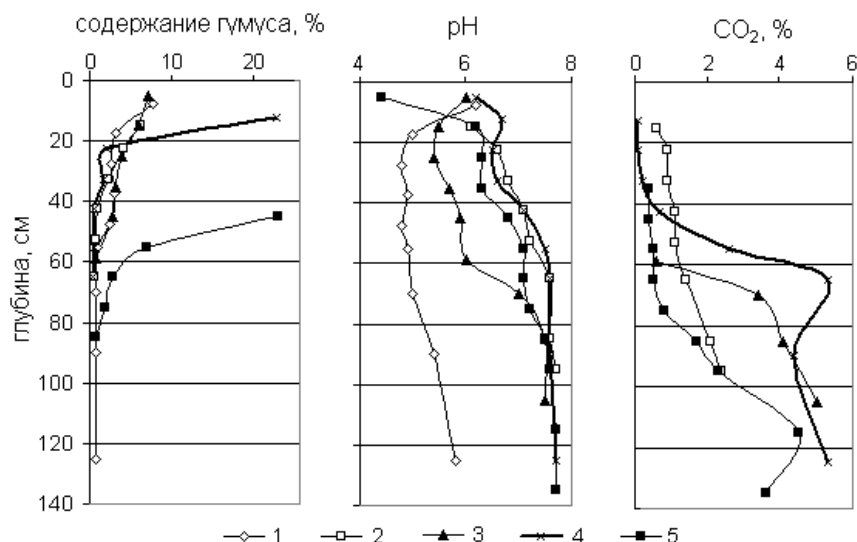


Рис. 7. Химические свойства почв в лесоболотных экотонах Васюганской равнины. CO₂ – содержание карбонатов. Почвы: 1 – органо-аккумулятивная дерновая оподзоленная (лес, наиболее дренированная часть трансекта (For), разрез 334); 2 – органо-аккумулятивная дерновая (лес (For), разрез 294); 3 – органо-аккумулятивная темно-гумусовая высококовскипающая (лесная часть экотона (Efor) на границе с лесом (For), разрез 386); 4 – органо-аккумулятивная перегнойно-темно-гумусовая (лесная часть экотона (Efor) на границе с болотной частью экотона (Emire), разрез 339); 5 – торфяно-перегнойно-глеевая (болотная часть экотона (Emire), разрез 351)

Fig. 7. Chemical properties of soils in forest-to-bog ecotones on Vasyugan plain. CO₂ – carbonate content. Soils: 1 – podzolized organo-accumulative soddy (upland forest (For), the most drained site, pedon 334); 2 – organo-accumulative soddy (upland forest (For), pedon 294); 3 – organo-accumulative dark-humus (forest part of ecotone (Efor) on the border with upland forest (For), pedon 386); 4 – organo-accumulative mucky-dark-humus (forest part of ecotone (Efor) on the border with mire part of it (Emire), pedon 339); 5 – peaty-mucky-gley (mire part of ecotone (Emire), pedon 351)

В-ВССа-Сса]. Мощность гумусовой толщи (включая Ah) 40–50 см. Содержание гумуса как в современном, так и в реликтовом горизонтах составляет 2,5–3,5 %. Карбонаты в виде сплошной пропитки обнаруживаются с глубины 90–100 см. Органо-аккумулятивные темно-гумусовые почвы [Au-Ah-AB-Вса-ВССа-Сса] формируются на следующей ступени усиления гидроморфизма и при сравнимой мощности гумусовой толщи отличаются от дерновых более интенсивной прокраской гумусового горизонта, более высоким (до 7 % в современной и 3–4 % в реликтовой части) содержанием гумуса. Карбонаты часто встречаются уже с глубины 50–60 см. С развитием гидроморфизма на поверхности почв форми-

руется перегнойный горизонт мощностью до 20 см, под которым длительное время сохраняется темно-гумусовый. Содержание гумуса несколько снижается (рис. 7). Карбонаты в приболотной части встречаются уже в нижней части гумусового горизонта или сразу под ним. С ростом болота на поверхности перегнойного формируются различной мощности торфяные горизонты. Все почвы характеризуются высокой насыщенностью основаниями, что определяется карбонатностью пород. Поэтому в составе поглощенных оснований преобладает Са. Практически повсеместно отмечается присутствие в почвенном поглощающем комплексе органо-аккумулятивных почв одновалентных катионов Na и K. Со-

держание их невелико и редко превышает 4 % от суммы оснований. По этому признаку К.А. Уфимцева (1974) отнесла большую группу почв южной тайги Западной Сибири к остаточному осолоделым. Присутствие Na и K в почвенном поглощающем комплексе указывает на засоленность пород, что является сдерживающим фактором развития лесной растительности.

Почвы березняков осоково-вейниковых в значительной степени отличаются от «зональных» подзолистых и подзолисто-глеевых почв мезотрофной серии с характерными для них грубогумусной подстилкой, невысоким содержанием гумуса (3–5 %), кислой реакцией (рН водный 4,0–4,5), значительной насыщенностью основаниями, достигающей 80 % (Караваяева, 1982; Федорчук и др., 2005), и оказываются ближе к заболоченным мезоэвтрофным березнякам (Efremova et al., 2010), хорошо разложившиеся подстилки которых имеют высокую зольность (14–16 %), насыщенность основаниями (53–55 %) на фоне слабокислой реакции среды (рН водный 5,0) и сравнительно невысокую гидролитическую кислотность. С повышенным почвенным богатством, вероятно, связано и отмеченное выше сходство флористического состава заболоченных лесов Васюганской равнины с эвтрофными лесными болотами более южных территорий. Хотя осоково-вейниковые березняки и уступают им по этому показателю; по материалам О.Ю. Писаренко с соавт. (Pisarenko et al., 2011), статус богатства почв темнохвойных согр по экологическим шкалам (Методические ..., 1978) 10,5.

Рассмотренные особенности экотопов ранних этапов гидроморфной трансформации на Васюганской равнине во многом определяются составом почвообразующих пород. Низкая водопроницаемость глин обуславливает повышенную увлажненность почв, а карбо-

натность сдерживает развитие глеевых процессов и определяет повышенную трофность местобитаний (Dyukarev, Pologova, 2011). Существенное влияние оказывает и береза в качестве лесообразующего вида, «улучшая» лесорастительные условия, по сравнению с темнохвойными, что связано с осветлением, большей прогреваемостью экотопов, большей биомассой богатого кальцием лесного опада и накоплением «мягкого» гумуса (Дюкарев, 2005).

В сосново-березовых лесах, соответствующих следующей стадии гидроморфной трансформации, вследствие ухудшения условий для разложения и минерализации растительных остатков, вызванного изменением гидрологического режима в сторону большей обводненности, на поверхности перегнойного горизонта начинает формироваться торф. Формирование торфяного горизонта приводит к повышению кислотности и снижению богатства почв, закономерной перестройке экологической структуры фитоценозов в сторону преобладания мало требовательных к трофности видов и в конечном итоге обуславливает переходный тип торфонакопления с отложением осоково-древесного торфа. Это сближает сосново-березовые кустарничково-моховые сообщества Васюганской равнины с кустарничково-осоково-сфагновыми лесами мезотрофной серии, развитыми на бескарбонатных суглинках Чулымской равнины (Горожанкина, Константинов, 1976; Пологова и др., 2013), где также отлагается переходный кустарничково-сфагново-древесный торф.

Отмеченное выше увеличение видового богатства в заболоченных березняках Васюганской равнины, по нашему мнению, также связано с повышенным богатством почв. Прямая зависимость между числом видов и трофностью экотопов болотных лесов отмечалась и ранее (Кутенков, Кузнецов, 2013).

Заключение

Особенности заболачивания березовых лесов на юге Васюганской равнины тесно связаны с исходной повышенной трофностью местообитаний, определяемой биогеохимическим фоном – карбонатностью почвообразующих пород и богатством почв, что в условиях подпитки грунтово-болотными водами с прилегающих болотных массивов приводит и к замене темнохвойных лесообразующих видов на березу. Это обуславливает более значительную перестройку сообществ в процессе их гидроморфной трансформации по сравнению с типичным мезотрофным заболачиванием темнохвойных таежных лесов на суглинках.

На ранней стадии развития процесса на органо-аккумулятивных темно-гумусовых и перегнойно-темно-гумусовых почвах формируются заболоченные осиново-березовые леса с доминированием вейника *Calamagrostis phragmitoides* и участием осок (*Carex canescens*, *C. vaginata*, *C. disperma*). В соответствии с богатством почв элемен-

тами минерального питания они характеризуются высоким флористическим разнообразием, сравнимым с разнообразием автоморфных сообществ. Значительную часть напочвенного покрова этих лесов составляют требовательные к трофности лесо- и лугово-болотные виды, характерные для эвтрофных лесных болот (согр) с питанием грунтовыми водами, отсутствующее при мезотрофном заболачивании таежных лесов.

На более поздней стадии гидроморфной трансформации на торфяно-перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых почвах формируются сосново-березовые кустарничково-моховые леса. На фоне снижения трофности почв уменьшается число слагающих фитоценозы видов, среди них начинают преобладать менее требовательные к почвенному богатству. Это ведет к перестройке экологической структуры сообществ и сближает их с заболоченными лесами мезотрофной серии. Торфонакопление начинается с отложения переходного торфа.

Список литературы / References

- Васильев С.В., Перегон А.М. (2003) Среднемасштабное ландшафтное картографирование болотных и заболоченных территорий (на примере Васюганского болотного комплекса). *Вестник Томского государственного университета. Приложение № 7 – Комплексные экологические исследования ландшафтов Сибири*. Томск, с. 38–48 [Vasilyev S.V., Peregon A.M. (2003) Medium-scale landscape mapping of wetlands (a case study of Vasyugan swamp complex). *Tomsk State University Journal. Annex 7–Integrated ecological studies of the Siberian landscapes*. Tomsk, p. 38–48 (in Russian)]
- Глебов Ф.З., Ускова Л.М. (1984) Пространственные взаимоотношения леса и болота в таежной зоне Западно-Сибирской равнины. *Ботанический журнал*, 12: 1634–1640 [Glebov F.Z., Uskova L.M. (1984) Spatial relationships of forest and mire in the taiga zone of the West-Siberia plain. *Botanical Journal* [Botanicheskiy zhurnal], 12: 1634–1640 (in Russian)]
- Горожанкина С.М., Константинов В.Д. (1976) Заболоченные темнохвойные леса среднего Приобья. *Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации*. Красноярск, с. 19–36 [Gorozhankina S.M., Konstantinov V.D. (1976) Swampy coniferous forests of the middle Ob region. *Theory and practice of forest swamp studies and hydroforestmelioration*. Krasnoyarsk, p. 19–36 (in Russian)]

Горожанкина С.М., Константинов В.Д. (1978) *География тайги Западной Сибири*. Новосибирск, Наука, 191 с. [Gorozhankina S.M., Konstantinov V.D. (1978) *Geography of taiga in Western Siberia*. Novosibirsk, Nauka, 191 p. (in Russian)]

Данченко А.М., Бех И.А. (2010) *Кедровые леса Западной Сибири*. Томск, Томский государственный университет, 424 с. [Danchenko A.M., Bekh I.A. (2010) *Pinus sibirica forests of West Siberia*. Tomsk, Tomsk State University, 424 p. (in Russian)]

Дюкарев А.Г. (2005) *Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири*. Томск, Изд-во НТЛ, 284 с. [Dyukarev A.G. (2005) *Landscape-dynamical aspects of soil formation in the taiga of West Siberia*. Tomsk, Scientific and technical literature, 284 p. (in Russian)]

Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Назимова Д.И., Кошкарлова В.Л., Пименов А.В., Седельникова Т.С., Андреева Н.М., Царегородцев В.Г. (2012) Динамика лесных и болотных экосистем юга Сибири. *Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Книга 1*. Исаев А.С. (ред.) М., Товарищество научных изданий КМК, с. 173–226 [Efremov S.P., Efremova T.T., Nazimova D.I., Koshkarova V.L., Pimenov A.V., Sedelnikova T.S., Andreeva N.M., Tsaregorodtsev V.G. (2012) Dynamics of south Siberia forest and bog ecosystems. *Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia. Book 1*. Isaev A.S. (ed.) Moscow, KMK, p. 173–226 (in Russian)]

Зверев А.А., Бабешина Л.Г. (2009) Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: объекты, материалы и методические основы. *Вестник Томского государственного университета*, 325: 167–173 [Zverev A.A., Babeshina L.G. (2009) The estimate of the conditions of habitats of Sphagnum mosses in West Siberian plain by the key environmental factors: objects, data and methodical basis. *Tomsk State University Journal* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 325: 167–173 (in Russian)]

Игнатов М.С., Афонина О.М. (1992) Список мхов территории бывшего СССР. *Arctoa*, 1: 1–85 [Ignatov M.S., Afonina O.M. (1992) Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa*, 1: 1–85 (in Russian)]

Караваева Н.А. (1982) *Заболачивание и эволюция почв*. М., Наука, 296 с. [Karavaeva N.A. (1982) *Bogging and the evolution of soils*. Moscow, Nauka, 296 p. (in Russian)]

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения (2005) Новосибирск, Наука, 362 с. [A list of flora in Siberia: Vascular plants (2005) Novosibirsk, Nauka, 362 p. (in Russian)]

Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. (2013) Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов европейского севера России. *Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Книга 2*. Исаев А.С. (ред.) М., Товарищество научных изданий КМК, с. 152–204 [Kutenkov S.A., Kuznetsov O.L. (2013) Diversity and dynamics of forested mires and paludified forests on the European North of Russia. *Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia. Book 2*. Isaev A.S. (ed.) Moscow, KMK, p. 152–204 (in Russian)]

Лапшина Е.Д. (2003) *Флора болот юго-востока Западной Сибири*. Томск, Изд-во Том. ун-та, 296 с. [Lapshina E.D. (2003) *Flora of the marshes of the South-East of West Siberia*. Tomsk, Tomsk State University, 296 p. (in Russian)]

Лапшина Е.Д. (2010) *Растительность болот юго-востока Западной Сибири*. Новосибирск, 186 с. [Lapshina E.D. (2010) *The vegetation of wetlands of the South-East of West Siberia*. Novosibirsk, 186 p. (in Russian)]

Лапшина Е.Д., Пологова Н.Н., Мульдияров Е.Я. (2000) Болота водораздельных равнин юга лесной зоны Западной Сибири. *Krylovia*, 2(1): 38–43 [Lapshina E.D., Pologova N.N., Mouldiyarov E.Ya. (2000) The watershed plain wetlands in south of forest zone of West Siberia. *Krylovia*, 2(1): 38–43 (in Russian)]

Лашчинский Н.Н. (2009) *Растительность Салаирского кряжа*. Новосибирск, Гео, 263 с. [Lashchinskyi N.N. (2009) *Vegetation of the Salair ridge*. Novosibirsk, Geo, 263 p. (in Russian)]

Лашчинский Н.Н., Королук А.Ю. (2015) Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области. *Растительность России*, 26: 85–107 [Lashchinsky N.N., Korolyuk A.Yu. (2015) Syntaxonomy of zonal dark-coniferous forests of southern taiga of the West Siberian plain and of humid low-mountains of the Altai-Sayan mountain region. *Vegetation of Russia* [Rastitel'nost' Rossii], 26: 85–107 (in Russian)]

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову (1978) М., 302 с. [Guidelines for ecological assessment of forage lands of the tundra and forest zones of Siberia and the Far East based on vegetation cover (1978) Moscow, 302 p. (in Russian)]

Пологова Н.Н. (2001) Лесоболотные экотоны в болотообразовательном процессе. *Сибирский экологический журнал*, 8(6): 675–681 [Pologova N.N. (2001) Forest-swamp ecotones in the swamp formation process. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal], 8(6): 675–681 (in Russian)]

Пологова Н.Н., Дюкарев А.Г. (2012) Структура и динамика лесоболотных экотонов. *Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота*. Кабанов М.В. (ред.) Новосибирск, Изд-во СО РАН, с. 214–230 [Pologova N.N., Dyukarev A.G. (2012) Structure and dynamics of forest-bog ecotones. *Research of natural and climatic processes on the Great Vasyugan mire*. Kabanov M.V. (ed.) Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, p. 214–230 (in Russian)]

Пологова Н.Н., Чернова Н.А., Климова Н.В., Дюкарев А.Г. (2013) Разнообразие кедровых лесов в связи с условиями местообитаний. *Лесоведение*, 4: 32–42 [Pologova N.N., Chernova N.A., Klimova N.W., Dyukarev A.G. (2013) Diversity of siberian pine forests related to their habitat. *Forestry studies* [Lesovedenie], 4: 32–42 (in Russian)]

Природно-ресурсное районирование Томской области (1997) Томск, Спектр, 40 с. [Natural resource zoning of Tomsk region (1997) Tomsk, Spectr, 40 p. (in Russian)]

Пьявченко Н.И. (1985) *Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение*. М., Наука, 152 с. [Pyavchenko N.I. (1985) *Peat bogs, their natural and economic value*. Moscow, Nauka, 152 p. (in Russian)]

Ружанский В.В. (1972) Гидрогеологические условия. *Природные условия освоения междуречья Обь–Иртыш*. Жуков В.М., Занин Г.В., Нейштадт М.И. (ред.) М., с. 32–36 [Ruzhanskii V.V. (1972) Hydrogeological conditions. *Natural conditions of development of the Ob–Irtys interfluvium*. Zhukov V.M., Zanin G.V., Neistadt M.I. (eds.) Moscow, p. 32–36 (in Russian)]

Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. (2014) Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника «Калужские засеки»). *Вестник Томского государственного универси-*

мета. *Биология*, 4(28): 70–87 [Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V. (2014) Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the “Kaluzhskie zaseki” State Nature Reserve). *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya], 4(28): 70–87 (in Russian)]

Уфимцева К.А. (1974) *Почвы южной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины*. М., Колос, 206 с. [Ufimtseva K.A. (1974) *Soils of the southern part of the taiga zone of the West Siberian Plain*. Moscow, Kolos, 206 p. (in Russian)]

Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. (2005). *Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности*. СПб., 382 с. [Fedorchuk V.N., Neshatayev V.Yu., Kuznetsova M.L. (2005) *Forest ecosystems of the North-Western regions of Russia: Typology, dynamics, forest management features*. St-Petersburg, 382 p. (in Russian)]

Храмов А.А., Валуцкий В.И. (1977) *Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья*. Новосибирск, Наука, 222 с. [Khramov A.A., Valutskii V.I. (1977) *Forest and swamp plant communities of the Eastern Vasyugan land*. Novosibirsk, Nauka, 222 p. (in Russian)]

Bohn T.J., Melton J.R., Ito A., Kleinen T., Spahni R., Stocker B.D., Zhang B., Zhu X., Schroeder R., Glagolev M.V., Maksyutov S.S., Brovkin V., Chen G., Denisov S.N., Eliseev A.V., Gallego-Sala A., McDonald K.C., Rawlins M.A., Riley W.J., Subin Z.M., Tian H., Zhuang Q., Kaplan J.O. (2015) WETCHIMP-WSL: intercomparison of wetland methane emissions models over West Siberia. *Biogeosciences*, 12(11): 3321–3349

Colwell R.K. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.2013. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

Dyukarev A.G., Pologova N.N. (2011) Soils with complex organic profiles on the Vasyugan Plain. *Eurasian Soil Science*, 44(5): 480–492

Efremova T.T., Efremov S.P., Avrova A.F. (2010) Correlation between the morphogenetic types of litter and their properties in bog birch forests. *Eurasian Soil Science*, 43(8): 858–866

Magurran A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 256 p.

Paradis E., Rochefort L., Langlois M. (2015) The lagg ecotone: an integrative part of bog ecosystems in North America. *Plant Ecology*, 216(7): 999–1018

Pisarenko O.Y., Lapshina E.D., Mul'diyarov E.Y. (2011) Cenotic positions and ecological amplitudes of mosses in the vegetation of the Great Vasyugan Swamp. *Contemporary Problems of Ecology*, 4(3): 283–295

Ratcliffe J.L., Creevy A., Andersen R., Zarov E., Gaffney P.P.J., Taggart M.A., Mazei Y., Tsyganov A.N., Rowson J.G., Lapshina E.D., Payne R.J. (2017) Ecological and environmental transition across the forested-to-open bog ecotone in a west siberian peatland. *Science of the Total Environment*, 607–608: 816–828

DOI: 10.17516/1997-1389-0016

УДК 581.526.42:551.435.122(571.15)

Poplar Forests of the Charysh, Biya and Katun Rivers, Altai Territory, Russia

Georgy S. Taran*

West-Siberian Division

of V.N. Sukachev Institute of Forest of SB RAS

Novosibirsk, Russian Federation

Received 10.11.2016, received in revised form 11.11.2016, accepted 10.12.2016, online first 08.05.2017

Abstract. On a base of Braun-Blanquet vegetation classification, natural poplar (*Populus laurifolia*, *Populus nigra*) forests of the Charysh, Biya and Katun Rivers are defined. The forests are located in areas where the rivers exit from the Altai Mountains to Prealtai plain. The middle Charysh poplar forests known as association *Populetum laurifolio-nigrae* Taran (1997) 2015 were studied near Trusovo (51°42'30" N, 82°29'10" E) and Ozerki (51°48'07" N, 82°24'18" E) villages, the lower Biya ones (ass. *Viburno opuli-Populetum laurifoliae* Taran 1997) were studied near Stan-Bekhtemir village (52°36'40" N, 85°39'00" E), the lower Katun ones (subass. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae violetesum irinae* Taran 1997) were studied near Talitsa village (52°23'36" N, 85°40'30" E). The forests species composition, phytocenotic structure, and habitat conditions are detailed defined. The review of the literature about forests dominated by *Populus laurifolia* is given. Poplar (*Populus laurifolia*, *P. nigra*) forests of the Ob River mountain tributaries form alliance *Populion laurifolio-nigrae* Taran 2015 (*Salicetalia purpureae* Moor 1958, *Salicetea purpureae* Moor 1958). The alliance areal envelopes mountain and piedmont reaches of river floodplains located on the north and west macroslopes of the Altai Mountains and also the Tom River upper course.

Keywords: syntaxonomy, alluvial forests, *Populus laurifolia*, *Populus nigra*, steppe zone.

Citation: Taran G.S. Poplar forests of the Charysh, Biya and Katun rivers, Altai territory, Russia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 44-61. DOI: 10.17516/1997-1389-0016

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: gtaran@mail.ru

Топольевые леса Чарыша, Бии и Катунь (Алтайский край, Россия)

Г.С. Таран

Западно-Сибирское отделение Института леса
им. В.Н. Сукачева СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск

Аннотация. На основе классификации растительности методом Браун-Бланке охарактеризованы топольевые (*Populus laurifolia*, *Populus nigra*) леса Чарыша, Бии и Катунь, распространенные в местах выхода этих рек с Алтайских гор на Предалтайскую равнину. Топольники среднего Чарыша, известные как ассоциация *Populetum laurifolio-nigrae* Taran (1997) 2015, обследованы у сел Трусово (51°42'30" с. ш., 82°29'10" в. д.) и Озерки (51°48'07" с. ш., 82°24'18" в. д.), топольники нижней Бии (асс. *Viburno opuli-Populetum laurifoliae* Taran 1997) – у с. Стан-Бехтемир (52°36'40" с. ш., 85°39'00" в. д.), топольники нижней Катунь (субассоциация *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae violetosum irinae* Taran 1997) – у с. Талица (52°23'36" с. ш., 85°40'30" в. д.). Детально охарактеризованы видовой состав, фитоценотическая структура и условия произрастания этих лесов. Дан обзор литературы по лесам с доминированием *Populus laurifolia*. Топольевые (*Populus laurifolia*, *P. nigra*) леса горных притоков Оби образуют союз *Populion laurifolio-nigrae* Taran 2015 (*Salicetalia purpureae* Moog 1958, *Salicetea purpureae* Moog 1958). Ареал союза – горные и предгорные отрезки речных пойм, пересекающих северный и западный макросклоны Алтайских гор, а также верхнее течение р. Томи.

Ключевые слова: синтаксономия, аллювиальные леса, *Populus laurifolia*, *Populus nigra*, степная зона.

Цитирование: Таран, Г.С. Топольевые леса Чарыша, Бии и Катунь (Алтайский край, Россия) / Г.С. Таран // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 44-61. DOI: 10.17516/1997-1389-0016

Введение

В галечных поймах притоков Оби, стекающих со склонов Алтайских гор, распространены оригинальные топольевые леса, которые заметно отличаются от равнинных аналогов. В отличие от обских топольевых лесов (Алехина, 1970, 1971, 1976; Таран и др., 2004; Таран, Тюрин, 2006; Таран, 2014) горные и предгорные топольники Алтая в синтаксономическом отношении остаются малоизвестными. Они скупо освещались только в двух обзорных работах (Таран, 1997, 2015). Цель настоящей статьи – дать детальную экологи-

флористическую характеристику топольевым лесам среднего течения Чарыша, нижнего течения Бии и Катунь.

Материалы и методы

Материал собран в 1993–1994 гг. в окрестностях сел Трусово Курьинского р-на, Озерки Шипуновского р-на, Стан-Бехтемир Бийского р-на и Талица Советского р-на Алтайского края. Эти села расположены в местах выхода Чарыша, Бии и Катунь с Алтайских гор на Предалтайскую равнину (Алтайский..., 2006). Согласно схеме природного райони-

рования (Ильина и др., 1985) обследованные участки находятся в пределах степной зоны Западной Сибири.

Геоботанические описания (оп.) выполнялись на учетных площадках (УП) размером от 100 до 300 м², участие видов в сложении фитоценозов указывалось в процентах проективного покрытия (ПП). Для представления в статье проценты ПП переведены в баллы: «г» – не более 0,01 %; «+» – более 0,01, но менее 1 %; «1» – 2–5 %; «2» – 6–12 %; «3» – 13–25 %; «4» – 26–50 %; «5» – 51–75 %; «6» – 76–100 %.

Состав и высота древостоя оценивались визуально, сплошного обмера диаметра стволов на УП не проводилось. Отдельно для каждой породы замерялся диаметр дерева средней толщины, выбранного глазомерно. При указании состава древостоя используются следующие обозначения: Т_л – тополь лавролистный (*Populus laurifolia*); Т_ч – тополь черный, или осокорь (*Populus nigra*); Т_б – тополь белый (*Populus alba*); И_б – ива белая, или ветла (*Salix alba*); И_п – ива прутовидная (*Salix viminalis*), Б – береза повислая (*Betula pendula*).

Периодизация возрастного развития топольников дана по А.Ф. Алехиной (1971) и В.Т. Бакулину (2007). Согласно этим авторам в возрастной динамике топольников можно выделить 6 стадий: заселения (первые три года), чащи (4–16 лет), жердняка (17–30 лет), приспевания (31–45 лет), спелости (45–75 лет) и распада (после 75 лет). Возраст насаждений на стадии чащи и жердняка устанавливался путем рубки тополей и подсчета годовых колец, принадлежность к последующим стадиям определялась по данным литературы с учетом высот и средних диаметров тополевых древостоев, указанных в описаниях. При этом ориентиром служили таблицы хода роста топольников и характеристики проб-

ных площадей, приведенные В.Т. Бакулиным (2004, 2007).

Автор всех описаний – Г.С. Таран. Сделано 17 оп. топольников: 10 – в пойме Чарыша, 2 – в пойме Бии, 5 – в пойме Катун. Все они приводятся в данной статье. Идентификация изученных сообществ осуществлена на основе эколого-флористической классификации (Weber et al., 2000). При обработке описаний использовалась интегрированная ботаническая информационная система IBIS (Зверев, 2007). Виды сосудистых указываются по С.К. Черепанову (1995), виды, описанные после 1995 г. (*Gagea shmakoviana*, *Sanicula uralensis*), – по первоисточникам (Левичев, 2001; Камелин и др., 2002).

Результаты

Топольевые леса среднего Чарыша (табл. 1, оп. 1–10) относятся к ассоциации *Populetum laurifolio-nigrae* Taran (1997)2015 (Таран, 2015). Синоним (*synonym*) – субассоциация *Viburno opuli-Populetum laurifoliae aconitetosum septentrionalis* Taran 1997 (Таран, 1997). Диагностические виды ассоциации – *Populus laurifolia* (доминант либо вид высокопостоянства), *Aconitum septentrionale*, *Adoxa moschatellina*, *Anthriscus sylvestris*, *Dentaria sibirica*. Номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 2* в табл. 1: оп. 703, 05.06.1994, Алтайский край, Шипуновский р-н, окрестности с. Озерки, крупный остров в пойме р. Чарыша. Сообщества ассоциации изучены у сел Трусово (51°42'30" с. ш., 82°29'10" в. д.) и Озерки (51°48'07" с. ш., 82°24'18" в. д.), которые располагаются в 12 км друг от друга.

Среднечарышские топольники представлены двумя фациями: лавротопольевой (*facies populosum laurifoliae*, оп. 1–5) и осокоревой (*facies populosum nigrae*, оп. 6–10).

Лавротопольники на обследованном отрезке Чарыша преобладают по площади; они

Таблица 1. Тополевые леса среднего Чарыша, нижней Бии и нижней Катунь

Table 1. Poplar forests of the middle Charysh, lower Biya and lower Katun

Порядковый номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12*	13	14	15	16*	17
Ближайшее село	Тр	Оз	Оз	Оз	Оз	Тр	Тр	Оз	Оз	Оз	СБ	СБ	Та	Та	Та	Та	Та
Площадь описания, ×10 м ²	30	25	20	25	10	20	20	30	25	30	15	25	10	10	20	25	15
ОПП древостоя, %	60	50	60	60	65	50	60	45	45	60	60	65	50	50	70	60	60
Высота древостоя, м	24	25	26	25	20	25	24	29	27	30	22	24	5	9	26	23	26
ОПП древостоя А1, %	55	50	60	60	60	50	50	37	35	60	50	55	—	—	65	60	55
ОПП древостоя А2, %	5	—	3	—	10	—	10	13	10	3	10	10	50	50	18	—	7
Высота Т _з , А1, м	24	25	26	25	20	24	—	25	—	—	22	24	—	—	26	23	—
Высота Т _з , А2, м	14	—	12	—	12	—	18	15	18	8	10	12	5	12	10	—	—
Высота Т _ч , А1, м	25	25	25	—	25	25	24	30	27	30	—	—	—	—	26	23	27
Высота Т _ч , А2, м	—	—	—	—	—	—	12	15	15	15	—	—	5	9	11	—	—
Высота Т _б , А1, м	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	25
Высота Т _б , А2, м	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	10	—	16
Средний Ø Т _з , А1, см	45	41	47	40	30	25	—	45	—	—	45	37	—	—	35	29	—
Средний Ø Т _з , А2, см	15	—	22	—	17	—	24	20	16	нд	17	20	2	14	15	—	—
Средний Ø Т _ч , А1, см	37	52	55	—	38	29	38	81	51	59	—	—	—	—	40	38	60
Средний Ø Т _ч , А2, см	—	—	—	—	—	—	нд	25	21	25	—	—	2	8	17	—	—
Средний Ø Т _б , А1, см	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	48	31
Средний Ø Т _б , А2, см	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	13	—	17
ОПП подлеска, %	35	35	30	40	50	50	25	25	35	35	12	6	0,5	12	2	8	12
ОПП травостоя, %	20	35	40	35	5	5	7	50	40	40	60	60	2	10	25	50	50
ОПП злаков, %	+	+	+	+	+	г	+	+	+	+	+	1	0,5	2	1	3	+
ОПП осок, %	0,5	+	—	—	+	+	+	—	г	—	+	1	+	0,5	1	+	г
ОПП бобовых, %	+	—	—	—	—	—	г	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+
ОПП разнотравья, %	20	35	40	35	5	5	7	50	40	40	60	60	1,5	8	25	50	50
Число видов	53	51	31	39	33	45	57	37	66	45	45	60	38	71	71	80	68
Виды тополей																	
А1 <i>Populus laurifolia</i>	4	4	5	5	4	1	.	2	.	.	4	5	.	.	4	3	.
А2 <i>Populus laurifolia</i>	1	.	1	.	2	.	1	2	+	+	2	2	.	1	2	.	.
В, С <i>Populus laurifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	+ ^с	.
А1 <i>Populus nigra</i>	1	1	+	.	2	4	4	4	4	5	.	.	.	.	3	4	4
А2, В <i>Populus nigra</i>	.	.	.	.	.	1 ^В	1	1	2	1	.	.	4 ^В	4	1	.	.
В <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	1	+
А2 <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	2
А1 <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3
С <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Д.в. acc. <i>Populetum laurifolio-nigrae</i>																	
<i>Aconitum septentrionale</i>	2	3	1	1	1	+	.	3	г	г	.	.	.	.	.	.	.
<i>Adoxa moschatellina</i>	1	1	1	1	+	1	.	+	1	г	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dentaria sibirica</i>	+	+	+	1	+	+	г	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	г	+	+	.	1	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Д.в. acc. <i>Viburno opuli-Populetum laurifoliae</i>																	
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2	.	.	+	+	+
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	4	.	.	1	1	.
<i>Festuca gigantea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

Порядковый номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12*	13	14	15	16*	17
Д.в. асс. <i>Equiseto hyemalis-Populetum nigrae</i>																	
<i>Equisetum hyemale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	+	+	+
A1, B <i>Betula pendula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ ^B	.	3	1
Д.в. стадии чащи и стадии жердняка																	
B <i>Salix viminalis</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.
B <i>Hippophae rhamnoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.
B <i>Myricaria bracteata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Д.в. субасс. <i>Equiseto hyemalis-Populetum nigrae violetosum irinae</i>																	
<i>Hypericum hirsutum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	+	+
<i>Sanicula uralensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
<i>Viola prionantha</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
Д.в. союза <i>Populion laurifolio-nigrae</i>																	
<i>Geum aleppicum</i>	+	+	+	1	+	r	+	+	+	+	+	+	.	+	+	r	+
<i>Stellaria bungeana</i>	1	1	3	3	+	+	+	3	3	1	1	1	.	.	1	3	.
<i>Pulmonaria mollis</i>	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	1	.	.	1	+	.
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	.	+	+	r	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+
<i>Viola hirta</i>	+	+	.	+	1	r	+	.	+	+	.	+	.	+	+	+	r
<i>Scrophularia nodosa</i>	.	r	.	.	.	.	.	r	+	+	+	+	r	.	+	+	.
<i>Aconitum volubile</i>	+	.	.	.	1	r	+	.	r	.	.	+	.	.	.	r	.
Д.в. союза <i>Equiseto hyemalis-Populion nigrae</i>																	
B <i>Lonicera tatarica</i>	1	1	+	1	1	3	2	1	1	1	.	.	.	.	+	.	.
B, C <i>Ribes hispidulum</i>	1	+	+	1 ^C	.	r	+	+	.	.	+	+	.	rj	+	+	.
B <i>Rosa acicularis</i>	+	+	.	+	+	+	1	+	+	+	1	.	.	.	.	1	.
B <i>Crataegus sanguinea</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	1	+
<i>Equisetum arvense</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	+	.	+	+	+	.	r
B, C <i>Rosa majalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	r ^C	+	+	+	1
B, C <i>Swida alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+ ^C	+	.	.	+
<i>Cenolophium denudatum</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	r	+
<i>Angelica decurrens</i>	.	.	.	.	.	r	+	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.
Д.в. класса <i>Salicetea purpureae</i>																	
<i>Rubus caesius</i>	r	+	.	.	+	+	+	1	1	1	1	2	+	1	3	3	4
<i>Urtica dioica</i>	1	r	3	1	.	r	+	1	1	1	1	1	.	.	.	r	+
<i>Humulus lupulus</i>	1	+	1	1	.	+	+	1	1	1	.	+	.	.	+	+	+
<i>Poa palustris</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	r
<i>Phalaroides arundinacea</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	+	+	+	+	+
A, B <i>Salix alba</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1 ^A	.	.	+	+	1 ^A	.	.
<i>Stachys palustris</i>	.	.	+	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	+	r	+
<i>Calystegia sepium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	+
Д.в. класса <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>																	
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	r	.	.	+	.	r	.	r	.	1	1	.	+	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	r	.	r
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	+	+	+	.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.
<i>Pleurospermum uralense</i>	+	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

Порядковый номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12*	13	14	15	16*	17
Прочие виды																	
<i>Glechoma hederacea</i>	1	1	1	1	+	+	+	3	2	4	1	+	+	+	1	1	+
B <i>Padus avium</i>	2	2	3	3	3	1	1	2	3	3	1	+	.	+	+	1	1
C <i>Padus avium</i>	.	1	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.
B, C <i>Frangula alnus</i>	3	1	1	1	2	+	+	2	3	3	+	+	.	+ ^c	+	+	1
B <i>Viburnum opulus</i>	1	1	+	1	+	+	+	2	+	+	1	1	.	+	+	+	+
C <i>Viburnum opulus</i>	1	4	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B, C <i>Acer negundo</i>	1	.	+	.	.	3	3	+	+	+	+	+	+ ^c	r ^c	1 ^c	+	1
<i>Arctium tomentosum</i>	r	+	+	+	.	r	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	.	.	.	.	+	r	+	+	r	+	+	+	+	.	.	+
<i>Viola elatior</i>	+	r	.	+	.	r	.	.	+	+	.	+	.	+	+	+	+
B, C <i>Rhamnus cathartica</i>	+ ^c	+ ^c	+	+	+ ^c	r ^c	+	+	+	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium boreale</i>	+	+	.	.	+	+	+	.	+	.	+	+	.	+	.	.	r
<i>Ranunculus repens</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	r	r	+	r	+	+
<i>Cacalia hastata</i>	1	r	+	+	.	.	.	1	.	.	.	+	.	.	+	r	+
<i>Polygonatum odoratum</i>	1	1	+	1	+	.	.	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.
<i>Carex praecox</i>	r	.	.	.	+	r	+	.	r	.	+	+	.	.	1	.	r
<i>Senecio nemorensis</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lamium album</i>	+	+	+	+	+	+	.	1	+	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	r	.	.	r	r	+	+	+	r
B, C <i>Ribes nigrum</i>	r ^c	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	r ^c	+	1	+	1
<i>Bromopsis inermis</i>	+	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	.	.	+	1	+
<i>Elymus caninus</i>	+	+	+	+	.	r	+	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.
<i>Equisetum pratense</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	r	+
<i>Phlomis tuberosa</i>	r	r	.	r	+	.	+	.	+	.	.	r	.	+	.	.	.
B, C <i>Caragana arborescens</i>	2	1	.	2	3	+ ^c	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	+	+	+	r	r
<i>Veronica longifolia</i>	.	.	.	.	.	r	r	.	r	.	+	.	r	+	.	.	.
<i>Vicia sepium</i>	+	.	.	.	.	.	.	+	+	r	+	+	.	.	.	.	+
<i>Cardamine impatiens</i>	.	.	r	r	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	r
<i>Circaea lutetiana</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	+	1	+	+	.	.	.	.	+
<i>Heracleum dissectum</i>	+	+	.	.	.	r	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Plantago major</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	r	.	.	.	r	r	+
<i>Senecio fluviatilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	r	+	.	+	+	1
<i>Elytrigia repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	r
<i>Vicia cracca</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	+	+	+	r	.
<i>Ranunculus auricomus</i>	1	1	.	1	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
B <i>Malus baccata</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	1
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	1	+	1	.
<i>Galium uliginosum</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	.	r	+	r
<i>Geranium sibiricum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	.	.	r	+	+
<i>Scutellaria galericulata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	+	+	r
<i>Thalictrum flavum</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	r	+	+
B <i>Sambucus sibirica</i>	.	+	1	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Crepis lyrata</i>	1	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r

Окончание табл. 1

End Table 1

Порядковый номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12*	13	14	15	16*	17
<i>Agrostis gigantea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
<i>Carex arnellii</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	+	+	+	.
<i>Melica altissima</i>	r	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Mentha arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	+	r	.	.	.	.	.
<i>Moehringia lateriflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	+	+	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+
<i>Aconogonon alpinum</i>	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Amoria repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	+	.
<i>Carduus crispus</i>	.	.	r	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex contigua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	+	.
<i>Corydalis nobilis</i>	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fragaria viridis</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	r
<i>Geranium pratense</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lysimachia nummularia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	r
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+
<i>Phleum pratense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
<i>Prunella vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.

Примечание. С невысоким постоянством отмечены: *Achillea millefolium* 12*(r), 14(+); *Alchemilla vulgaris* s.l. 14(r); *Asparagus officinalis* 17(r); *Athyrium filix-femina* 17(+); *Cynoglossum officinale* 15(+); *Bupleurum longifolium* ssp. *aureum* 2*(+); *Calamagrostis purpurea* 11(+), 15(r); B *Caragana frutex* 17(1); *Carex acuta* 13(+), 14(+); *Carex macroura* 14(+); *Carex riparia* 14(+); *Carum carvi* 7(r); *Chelidonium majus* 4(+), 9(+); *Cirsium setosum* 9(r); *Conioselinum tataricum* 10(+); *Corydalis bracteata* 1(r), 4(+); B *Cotoneaster melanocarpus* 2*(r), 4(+); *Crepis sibirica* 1(+); *Cuscuta lupuliformis* 3(r), 5(+); *Elymus sibiricus* 14(+); *Equisetum palustre* 17(r); *Erysimum cheiranthoides* 16*(r); *Festuca pratensis* 16*(+); *Festuca valesiaca* 5(+); *Gagea shmakoviana* 4(+); *Galium palustre* 13(r); *Hieracium umbellatum* 14(+); *Hylotelephium triphyllum* 9(r); *Hypericum perforatum* 14(+); *Inula helenium* 12*(r); *Inula salicina* 14(+); *Lilium pilosiusculum* 2*(+), 4(r); *Linaria vulgaris* 15(r), 16*(+); *Lithospermum officinale* 16*(r), 17(+); *Lupinaster pentaphyllus* 14(r); *Lycopus europaeus* 13(r); *Melica nutans* 14(+); *Melilotoides platycarpus* 16*(r); *Platanthera bifolia* 16*(r); *Paeonia anomala* 2*(2); *Paris quadrifolia* 2*(+), 12*(+); B *Pentaphylloides fruticosa* 14(+); *Pimpinella saxifraga* 16*(r); B *Pinus sylvestris* 14(+); *Plantago media* 15(r), 16*(r); *Plantago urvillei* 17(+); *Polemonium caeruleum* 11(+), 17(+); *Potentilla flagellaris* 14(r); *Potentilla argentea* 14(+); *Primula macrocalyx* 1(+); *Pyrola rotundifolia* 17(+); *Ranunculus grandifolius* 14(+), 16*(+); *Ranunculus polyanthemus* 12*(r); *Rumex confertus* 6(r), 7(+); B *Salix bebbiana* 14(+); B *Salix cinerea* 14(+); B *Salix dasyclados* 8(+), 10(+); *Sanguisorba officinalis* 7(r), 17(+); *Serratula wolffii* 7(+), 9(r); *Sium latifolium* 10(r); *Solanum kitagawae* 10(+); *Solidago virgaurea* 2*(+); B *Spiraea chamaedryfolia* 15(+); B *Spiraea media* 9(+), 14(+); *Stellaria graminea* 7(r); *Stellaria holostea* 16*(+); *Stellaria longifolia* 15(r); *Succisa pratensis* 15(+); *Tanacetum vulgare* 7(+), 14(+); *Thalictrum minus* 11(+); *Trifolium pratense* 15(+), 16*(+); *Erythronium sibiricum* 2*(+); *Tussilago farfara* 13(+); *Viola collina* 14(r), 16*(+); *Viola selkirkii* 15(r), 16*(+). Названия сел: Оз – Озерки, Тр – Трусово, СБ – Стан-Бехтемир, Та – Талица. Полевые номера и даты описаний: 1 – 702, 3.06.1994; 2* – 703, 5.06.1994; 3 – 706, 6.06.1994; 4 – 707, 6.06.1994; 5 – 708, 6.06.1994; 6 – 700, 2.06.1994; 7 – 701, 2.06.1994; 8 – 704, 5.06.1994; 9 – 705, 6.06.1994; 10 – 709, 5.08.1994; 11 – 712, 25.08.1994; 12* – 713, 26.08.1994; 13 – 698, 18.09.1993; 14 – 695, 18.09.1993; 15 – 697, 18.09.1993; 16* – 689, 15.09.1993; 17 – 692, 17.09.1993. В предыдущей работе (Таран, 1997) виды к оп. 16* указывались для площади 100 м², в настоящей работе – для площади 250 м², что добавило 6 видов: *Aconitum volubile*, *Equisetum pratense*, *Lysimachia nummularia*, *Plantago media*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica*. Условные обозначения: звездочками (*) помечены порядковые номера описаний-голотипов; ОПП – общее проективное покрытие; А1 и А2 – первый и второй ярусы древостоя; Т_л – тополь лавролиственный; Т_ч – осокорь; Т_б – тополь белый; Ø – диаметр на уровне груди; д. в. – диагностические виды синтаксонов; индексы В и С – ярусы подлеска и травостоя соответственно, указаны для древесных пород; индексы ^А, ^В и ^С при балле ПП указывают ярус сообщества, в котором отмечен вид; «j» – ювенильные особи.

обычны в краевых и верховых частях островов, сложенных галечным аллювием. Общая площадь лесных контуров, внутри которых выполнялись описания, отмечена в двух случаях: оп. 1 (25 а, или 2500 м²) и оп. 3 (4 а). Микрорельеф поверхности в лавротопольниках неровный (бугристый либо мелкогрядистый), что отражает работу речных вод в период сильных паводков.

Следы затопления определялись по следующим признакам: загрязненность стволов илом, пучки ветоши, висающие на кустарниках на определенной высоте, отсутствие на почве прошлогодних листьев, смытых последним паводком, наличие на почве переотложенных валиков из веточек и листьев. В 1994 г. затоплялись только две УП: оп. 2 – на 10–50 см, оп. 3 – на 30 см.

На двух УП (оп. 4 и 5) слой почвы (пойменного наила) покрывал гальку, из которой слагаются острова, слоем в 10 см. На прочих УП галечная основа залегала глубже и при сборе гербария не обнаруживалась.

Среднее общее проективное покрытие (ОПП) древостоя в ценозах лавротопольной фации – 59 %, средняя высота – 24 м. На некоторых УП имелся разреженный II ярус из тополя лавролистной высотой 12–14 м и ОПП 3–10 %. Максимальный диаметр *Populus laurifolia* (67 см) отмечен в оп. 3. В составе древостоя примесь осокоря невелика либо отсутствует: оп. 1 – 9Т_л1Т_ч; оп. 2* – 9Т_л1Т_ч; оп. 3 – 10Т_л+Т_ч; оп. 4 – 10Т_л; оп. 5 – 9Т_л1Т_ч.

Среднее ОПП подлеска – 38 %, травостоя – 27 %. Распределение подлеска и травостоя тесно связано с характером поверхности: на пологобугристых участках (оп. 1) оно равномерное, на мелкогрядистых (оп. 2*) – резко мозаичное.

На УП лавротопольной фации отмечено 74 вида сосудистых, среднее число видов в описаниях – 41,4. В оп. 4 найден гусино-

лук *Gagea shmakoviana* Levichev (Левичев, 2001), эндем Алтайской горной страны (Шерин, Шмаков, 2011). Это второе местонахождение *Gagea shmakoviana* на Алтае, отстоящее от *locus classicus* у с. Сентелек на 150 км вниз по течению Чарыша (115 км по прямой).

Осокорники (оп. 6–10) в пойме среднего Чарыша имеют вид крупных куртин или небольших рощиц и тяготеют к внутренним частям крупных островов, где отлагаются более мелкие фракции аллювия (пески, супеси). Характерные местообитания осокоревых рощиц – прирусловые валы внутриостровных протоков, внутриостровные стыки элементарных островных сегментов, скопления которых и составляют более крупные острова. Микрорельеф под осокорниками бугристый либо волнистый. Общая площадь фитоценоза (3 а) отмечена только в оп. 7. В среднем осокорники занимают более низкие уровни, чем лавротопольники. Следы половодья не обнаружены только в оп. 6. На двух УП выявлена глубина затопления: оп. 8 – 40–60 см, оп. 9 – до 15 см.

Среднее ОПП древостоя в ценозах осокоревой фации – 52 %, средняя высота – 27 м. На большинстве УП наблюдался разреженный II ярус из тополя лавролистной и осокоря; высота его – от 12 до 18 м, ОПП – от 3 до 13 %. Максимальный диаметр осокоря (105 см) зафиксирован в оп. 10. В осокоревой фации примесь тополя лавролистной может достигать трех единиц, но чаще невелика: оп. 6 – 10Т_ч+Т_л; оп. 7 – 10Т_ч+Т_л; оп. 8 – 7Т_ч3Т_л; оп. 9 – 10Т_ч+Т_л; оп. 10 – 10Т_ч+И_б.

Среднее ОПП подлеска – 34 %, травостоя – 28 %. Травостой и особенно подлесок в осокорниках нередко распределены мозаично: кустарники и наименее гигрофильные травы тяготеют к верхним частям бугристых микроповышений. В ценозах осокоревой фа-

ции зарегистрировано 95 видов сосудистых; среднее число видов в описаниях – 50.

В типологическом отношении (Алехина, 1976) ценозы обеих фаций можно отнести к лавротопольникам и осокорникам кустарниково-разнотравным.

Лавротопольные леса нижней Бии выделены в асс. *Viburno opuli-Populetum laurifoliae* Taran 1997 (Таран, 1997). Диагностические виды – *Populus laurifolia* (доминант), *Matteuccia struthiopteris*, *Aegopodium podagraria*, *Festuca gigantea*. Номенклатурный тип (*holotypus*) ассоциации – оп. 12* в табл. 1: оп. 713, 26.08.1994, Алтайский край, Бийский р-н, пойма р. Бии, крупный остров (52°36'40" с. ш., 85°39'00" в. д.) у с. Стан-Бехтемир.

Для нижнего течения Бии характерно образование небольших (элементарных) галечных островов, которые затем объединяются в более крупные островные массивы. Лавротопольники занимают наиболее возвышенные участки элементарных островов. Обе УП (оп. 11, 12*) располагались в границах двух рощ, каждая размером 30×40 м. Следов затопления не обнаружено. Состав древостоя на обеих УП – 10Т_л, под пологом I яруса выражен разреженный II тополевый ярус. Максимальный диаметр *Populus laurifolia* (83 см) отмечен в роще с оп. 12*.

На двух УП выявлено 72 вида сосудистых, в том числе 2 вида одноствольных и 2 вида кустовидных (Серебряков, 1964) деревьев, 8 видов кустарников и 59 видов трав. В типологическом отношении (Алехина, 1976) изученные ценозы принадлежат к лавротопольникам разнотравным. На соседних островах наблюдались и осоковые ценозы, которые, вероятно, относятся к данной ассоциации в ранге осоковой фации.

Топольные леса нижней Катун изучались на ее левом берегу в окрестностях с. Талица Советского р-на Алтайского края:

52°23'36" с. ш., 85°40'30" в. д. Они входят в асс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae* Taran 1997 и субасс. *E.h.-P.n. violetosum irinae* Taran 1997 (Таран, 1997). Диагностические виды ассоциации и типичной субассоциации – *Populus nigra* (доминант либо постоянный вид), *Equisetum hyemale*, *Betula pendula*. Диагностические виды субасс. *E.h.-P.n. violetosum irinae* – *Hypericum hirsutum*, *Sanicula uralensis*, *Viola prionantha* (*V. irinae*). Номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 16* в табл. 1: оп. 689, 15.09.1993, левый берег Катун у с. Талица.

При выходе из гор на Предалтайскую равнину скорость течения Катун резко падает, что приводит к интенсивному осаждению крупных фракций аллювия и образованию многочисленных мелких островов, которые объединяются в более обширные массивы и со временем причленяются к берегам. По сравнению с вышеописанными участками Чарыша и Бии галечный аллювий нижней Катун содержит большую примесь песка. Такой субстрат благоприятен для поселения осокоря, тополя белого и даже березы, тогда как участие тополя лавролистного в сложении древостоев снижается. На многочисленных быстро перестраивающихся мелких островах нетрудно найти топольники на разных стадиях развития. Помимо зрелых топольников, описанных на берегу Катун (оп. 15–17), в материалах представлены молодняки на стадии чащи (оп. 13) и жердняка (оп. 14), найденные на островах.

Площадь отдельных ценозов невелика. Наименьшие размеры (2,5 а) из всех изученных насаждений имел лавротопольник (оп. 15). Он тянулся вдоль берега полосой 5×50 м. Поверхность почвы в топольниках нижней Катун достаточно ровная. Только на стадии чащи (оп. 13) отмечен микрорельеф в виде борозд и валиков песка, направленных по течению

реки. Бугристый микрорельеф наблюдался и в одном спелом насаждении (оп. 16*).

В топольниках нижней Катуні зарегистрировано 136 видов, в том числе 7 видов одноствольных и 4 вида кустовидных деревьев, 16 видов кустарников, 1 полукустарник и 108 видов трав. По сравнению со среднечарышскими и нижнебийскими аналогами топольники нижней Катуні богаче видами деревьев и кустарников. Показатели видовой насыщенности на Катуні также наиболее высоки, и этот уровень (71 вид на 100 м²) достигается уже на стадии жердняка (оп. 14). В зрелых топольниках внутри УП размером 150–250 м² также фиксировалось число видов на 100 м²: оп. 15 – 55, оп. 16 – 74, оп. 17 – 48 видов. Таким образом, средняя видовая насыщенность топольников нижней Катуні от стадии жердняка до стадии спелости – 62 вида на 100 м², что почти вдвое превышает таковую в подзоне средней тайги (Таран, 2014).

Имеющийся материал показывает большую разнородность зрелых топольников нижней Катуні по составу древостоя, в котором могут содоминировать от двух до четырех пород: оп. 15 – 7T_л3T_ч+И_б+T_б; оп. 16* – 5T_ч2T_л1T_б2Б; оп. 17 – 5T_ч5T_б+Б.

На стадиях чащи (оп. 13, возраст 11–12 лет, состав 1T_б7T_ч2И_н+T_л) и жердняка (оп. 14, возраст 20 лет, состав 10T_ч+T_л+И_н) удалось изучить только осокоревые ценозы. В них велика примесь ивы *Salix viminalis* (ПП 10 %), которая отмирает на следующих стадиях развития. В подлеске отмечаются характерные прирусловые виды кустарников: *Hippophaë rhamnoides* (ПП 0.5–1 %) и *Myricaria bracteata*. Три последних вида можно принять в качестве диагностических для стадий чащи и жердняка.

Сложный породный состав древостоя зрелых топольников отражает разнообразие субстратов и условий заселения в пойме

нижней Катуні. Наиболее обычен осокорь, но на галечниках преобладает тополь лавролистный. Малообильный на первых стадиях тополь белый в дальнейшем расширяет свой внутриценотический ареал, расселяясь корневыми отпрысками. Позднее, по мере ослабления аллювиальности, получает преобладание береза (*Betula pendula*). Она сменяет виды тополей на следующем этапе сукцессии лесного покрова поймы. В оп. 16* высота берез составляла 20 м при среднем диаметре 23 см (ПП 15 %), в оп. 17 – 23 м при диаметре 24 см (ПП 5 %).

В типологическом отношении (Алехина, 1976) нижнекатунские сообщества можно отнести к осокорникам (оп. 13, 14), лавротопольнику (оп. 15) и топольникам (оп. 16, 17) разнотравным.

Обсуждение результатов

Ценоареал тополя лавролистного компактен и приурочен к Алтае-Саяно-Хангайской горной стране. В Туве сосредоточено 76–78, в Хакасии – 11–12, в Монголии – около 2, на Алтае – около 1,5, в Чулымо-Енисейской котловине – около 0,5, в Канской и Минусинской котловинах – 0,4 % всех лавротопольников в пределах ареала. Типичная ландшафтная приуроченность лавротопольных лесов – место выхода горных пойм на равнинные степные пространства (Маскаев, 1987).

Лавротопольники Тувы наиболее разнообразны. Они разделяются на три группы типов леса: разнотравную, злаковую и остепенную (Маскаев, 1987). Все топольники Алтайского края, обсуждаемые в настоящей статье, относятся к разнотравной группе.

Имеется немало работ, в которых можно почерпнуть общие сведения о лавротопольниках Монголии, Тувы и Хакасии (Павлов, 1929; Смагин и др., 1957; Самулин, 1969; Пеньковская, 1971; Маскаев, 1976, 1985; Коротков,

1978; Смагин и др., 1980; Мальцева, 1982; Паршутина, 1982; Павлова и др., 1982). Среди них особо выделяется статья В.Я. Полякова (1959), в которой ярко показана динамика тополевых лесов р. Улуг-Хем. Статью В.Я. Полякова дополняет публикация С.А. Тимохиной (1978): в ней для лавротопольников Улуг-Хема приводится 112 видов сосудистых.

В эколого-флористическом отношении лавротопольные леса изучены очень слабо. Работы, включающие полные геоботанические описания или хотя бы синоптические таблицы, крайне редки. Среди них важное место занимает статья Ю.М. Маскаева (1987), в которой даны 10 оп. и хороший общий очерк формации тополя лавролистного. Три описания из поймы р. Агула (Красноярский край) опубликовал И.М. Красноборов (1965). Синоптическую таблицу из 11 оп. лавротопольников р. Эрзин (юг Тувы) приводит W. Hilbig (2000a).

Лавротопольники Монголии изучались синтаксономистами России и Германии (Миркин и др., 1980, 1986, 1992; Hilbig, 1990, 1995). Описания из Монголии, сделанные россиянами, представлены в недоступной ныне депонированной рукописи (Миркин и др., 1986). Этот материал, а также выделенные на его основе ассоциации (*Artemisio dracunculi-Populetum laurifoliae* Mirkin et al. 1986, *Caragano spinosae-Populetum laurifoliae* Mirkin et al. 1986) известны по монографиям Б.М. Миркина с соавт. (1980) и Хильбига (Hilbig, 1995), где ассоциации даны в синоптических таблицах. Собственные материалы по лавротопольникам (12 оп.) W. Hilbig опубликовал также в виде обзорных таблиц (Hilbig, 1990, 1995).

Лавро- и душистотопольные леса МНР были выделены в особый порядок *Populetales laurifoliae-suaveolentis* Mirkin et al. 1986 (Миркин и др., 1986, 1992), но

протокол порядка оказался невалидным, поскольку голотипы синтаксонов даны в депонированной рукописи, т. е. не обнародованы эффективно (Weber et al., 2000). Позднее на основе одного описания лавротопольника и одного – душистотопольника (их авторы – Н. Манибазар и Б.М. Миркин) W. Hilbig валидизировал эти синтаксоны и даже выделил новый класс тополевых лесов МНР: *Populetea laurifolia-suaveolentis* Hilbig 2000 (Hilbig, 2000b). Номенклатурный тип класса – порядок *Populetales laurifolia-suaveolentis* Mirkin et al. ex Hilbig 2000, порядка – союз *Populion laurifoliae* Mirkin et al. ex Hilbig 2000, союза – асс. *Artemisio dracunculi-Populetum laurifoliae* Mirkin et al. ex Hilbig 2000.

В качестве диагностических видов класса *Populetea laurifolia-suaveolentis* и порядка *Populetales laurifolia-suaveolentis* W. Hilbig (2000b) указал *Populus laurifolia*, *Populus suaveolens*, *Artemisia mongolica*, *Elymus sibiricus*, *Heracleum dissectum*, *Lactuca sibirica*, *Pedicularis resupinata*, *Thalictrum simplex*, *Vicia cracca*, в качестве диагностических видов союза *Populion laurifoliae* – *Populus laurifolia*, *Caragana spinosa*, *Salix ledebouriana*, *Salix viminalis*. Все описания лавротопольников МНР и юга Тувы (р. Эрзин) W. Hilbig относит к асс. *Artemisio dracunculi-Populetum laurifoliae* (Hilbig, 1990, 1995, 2000a, b).

Первые сведения о лавротопольниках верхний Обь-Иртышского бассейна появились, вероятно, в работах Переселенческого управления, опубликованных в начале XX в. (Деев, 1911; Резниченко, 1911, 1916). Топольники долин Калбинского хребта (Восточный Казахстан) П. Деев (1911: 10) характеризует следующим образом: «Тополь белый и душистый [*Populus laurifolia*. – Г.Т.] ... исключительно по речкам; хорошие то-

польники имеются по реке Б. Черновой с запасом до 20 к. с. на десятине»¹. Краткие сведения по флоре лавротопольников Восточной Калбы приводит В.В. Резниченко (1916: 136, 152).

Леса с тополем лавролистным указываются для Алкабека и Кальджира, правых притоков Черного Иртыша (Резниченко, 1911: 101): «В долинах рек рассматриваемого района как у русел, так и на внепойменных террасах наблюдается часто, особенно вблизи выхода речных долин из гор, мощное развитие древесной растительности... Древесные породы, исключительно мелколистственные, составляющие фон здешнего лесного пейзажа, таковы: *Populus laurifolia*, *Padus avium*, *Betula pendula*, *Populus alba*, *Populus tremula*».

Лавротопольники р. Чуи, притока Катунь на Юго-Восточном Алтае, охарактеризованы в работе А.В. Куминовой (1960). По набору видов-спутников (*Larix sibirica*, *Salix ledebouriana*, *Betula microphylla*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Caragana spinosa*, *Calamagrostis macilenta*) они очень близки к лавротопольникам Тувы (Hilbig, 2000a).

У с. Солдатово (Петропавловский р-н Алтайского края) в качестве очень редкого для Оби типа леса отмечен лавротопольник кустарниково-разнотравный (Алехина, 1976). Краткие сведения о тополевых (*Populus nigra*, *P. laurifolia*) лесах верхнего Чулыма, правого притока средней Оби, приводит Л.П. Паршутин (1978).

Детально изучена флора тополевых (*Populus nigra*, *P. laurifolia*) лесов верхнего и среднего течения р. Томи, где на отрезке между устьями рек Балыксу и Верхняя Терсь выявлено 252 вида сосудистых растений (Климов, 2006).

В типологическом отношении эти леса разделены на 4 ассоциации эколого-фитоценотической классификации: осокорники кустарниково-разнотравный, злаково-разнотравный, страусниково-высокотравный и лавролистный топольник страусниково-высокотравный (Климов, 2007). На основании данной автором краткой характеристики ассоциаций можно заключить, что физиономически они близки к топольникам среднего Чарыша и нижней Бии, но имеют при этом свою флористическую специфику. Вероятно, в перспективе их можно рассматривать как самостоятельную эколого-флористическую ассоциацию топольников с доминированием либо высоким постоянством тополя лавролистного.

Топольники нижней Катунь, обследованные у с. Талица (табл. 1), не могут приниматься в качестве новой ассоциации с участием тополя лавролистного, поскольку в них хорошо выражена видовая комбинация асс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae*. Высокая видовая насыщенность этих ценозов, вероятно, обусловлена наложением на ценофлору асс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae* ценофлоры лавротопольников, распространенных выше по течению Катунь.

Сравнение моих описаний (табл. 1) с материалами других авторов позволило выявить флористические особенности топольников Чарыша, Бии и Катунь, отличающие их, с одной стороны, от лавротопольников Тувы, с другой – от равнинных топольников собственно Оби. Эти особенности оказались достаточно велики для того, чтобы рассматривать топольники (*Populus laurifolia*, *P. nigra*) юга Западной Сибири в качестве особого союза эколого-флористической классификации: *Populion laurifolio-nigrae* Taran 2015 (Таран, 2015). Номенклатурный тип (*holotypus*) союза – асс. *Populetum laurifolio-nigrae* Taran

¹ Двадцать кубических сажений на десятину соответствует запасу 177 м³/га.

(1997)2015. Диагностические виды союза – *Populus laurifolia*, *Geum aleppicum*, *Dactylis glomerata*, *Stellaria bungeana*, *Pulmonaria mollis*, *Viola hirta*, *Scrophularia nodosa*, *Aconitum volubile*.

Союз объединяет разнотравные и кустарниково-разнотравные тополевые леса с доминированием либо высоким постоянством *Populus laurifolia*, распространенные на низкогорных и предгорных отрезках притоков Оби и верхнего Иртыша, стекающих с северного и западного макросклона Алтайских гор, а также в пойме верхнего течения Томи. Союз отнесен к порядку *Salicetalia purpureae* Moog 1958.

Основные флористические различия между синтаксонами союзов *Populion laurifoliae*, *Populion laurifolio-nigrae* и *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* были рассмотрены ранее в синоптической таблице (Таран, 2015).

Заключение

В статье впервые дана детальная характеристика тополевым лесам Чарыша, Бии и Катунь, произрастающим в местах выхода этих рек с Алтайских гор на Предалтайскую равнину. Эти леса относятся к трем ассоциациям, занимающим следующее положение.

Класс *Salicetea purpureae* Moog 1958 и порядок *Salicetalia purpureae* Moog 1958: пио-

нерные леса и кустарниковые заросли с доминированием аллювиальных видов ив и тополей в поймах рек Европы и Северной Азии.

Союз *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997: тополевые леса равнинных районов Обь-Иртышского бассейна в пределах лесной, лесостепной и степной зон. Асс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae* Taran 1997: тополевые леса р. Оби и нижних отрезков ее крупных притоков в пределах подтайги, лесостепи и предгорной степи. Субасс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae violetosum irinae* Taran 1997: тополевые леса нижнего течения р. Катунь.

Союз *Populion laurifolio-nigrae* Taran 2015: тополевые леса притоков Оби с доминированием либо высоким постоянством *Populus laurifolia*. Асс. *Populetum laurifolio-nigrae* Taran (1997)2015: тополевые леса среднего течения р. Чарыша. Асс. *Viburno opuli-Populetum laurifoliae* Taran 1997: тополевые леса нижнего течения р. Бии.

В типологическом отношении тополевые леса среднего Чарыша относятся к лавро-топольникам и осокорникам кустарниково-разнотравным, нижней Бии – к лавротопольникам разнотравным, нижней Катунь – к осокорникам, лавротопольникам и топольникам (*Populus nigra*, *P. laurifolia*, *P. alba*) разнотравным.

Список литературы / References

- Алехина А.Ф. (1970) Осокорники поймы р. Оби. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*, 2: 53-58 [Alekhina A.F. (1970) Black poplar forests of the Ob River floodplain. *Proceedings of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Series of Biological Sciences* [Izv. SO AN SSSR. Ser. biol. nauk], 2: 53-58 (in Russian)]
- Алехина А.Ф. (1971) *Топольники поймы реки Оби*: автореф. дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. Свердловск, 24 с. [Alekhina A.F. (1971) *Poplar forests of the Ob River floodplain*: Abstract of PhD thesis in Agricultural Sciences. Sverdlovsk, 24 p. (in Russian)]
- Алехина А.Ф. (1976) Закономерности размещения топольников в пойме Оби и повышение их хозяйственной роли. *Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири*. Новосибирск, Наука, с. 137-142 [Alekhina A.F. (1976) Patterns of distribution of poplar forests in the

Ob floodplain and upsurge of their economic role. *Upsurge of efficiency of forestry in Western Siberia*. Novosibirsk, Nauka, p. 137-142 (in Russian)]

Алтайский край: Атлас. (2006) Новосибирск, Инжгеодезия, 120 с. [*Altai Territory. Atlas*. (2006) Novosibirsk, Inzhgeodeziya, 120 p. (in Russian)]

Бакулин В.Т. (2004) *Тополь лавролистный*. Новосибирск, Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 123 с. [Bakulin V.T. (2004) *Laurel-leaf poplar*. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Branch «Geo», 123 p. (in Russian)]

Бакулин В.Т. (2007) *Тополь черный в Западной Сибири*. Новосибирск, Академическое изд-во «Гео», 121 с. [Bakulin V.T. (2007) *Black poplar in Western Siberia*. Novosibirsk, Academic Publishing House «Geo», 121 p. (in Russian)]

Деев П. (1911) Естественное-историческое, географическое и хозяйственно-экономическое описание лесных дач Устькаменогорского и Бухтарминского лесничеств Семипалатинской области. *Из казенных лесов Акмолинской и Семипалатинской областей. Вып. 1*. Омск, 23 с. [Deyev P. (1911) Natural-historical, geographical and economic description of woodlands of Ustka-menogorsk and Bukhtarminsk forestries of Semipalatinsk Region. *From fiscal forests of Akmolinsk and Semipalatinsk Regions. Iss. 1*. Omsk, 23 p. (in Russian)]

Зверев А.А. (2007) *Информационные технологии в исследованиях растительного покрова*. Томск, ТМЛ-Пресс, 304 с. [Zverev A.A. (2007) *Information technologies in investigations of vegetation cover*. Tomsk, TML-Press, 304 p. (in Russian)]

Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. (1985) *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск, Наука, 251 с. [Ilyina I.S., Lapshina Ye.I., Lavrenko N.N., Meltser L.I., Romanova Ye.A., Bogoyavlenskiy B.A., Makhno V.D. (1985) *Vegetation cover of West-Siberian plain*. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Камелин Р.В., Чубаров И.Н., Шмаков А.И. (2002) Что такое *Sanicula uralensis* Kleop.? *Turczaninowia*, 5 (2): 11-25 [Kamelin R.V., Czubarov I.N., Schmakov A.I. (2002) What is *Sanicula uralensis* Kleop.? *Turczaninowia*, 5 (2): 11-25 (in Russian)]

Климов А.В. (2006) Конспект высших сосудистых растений топольников верхнего и среднего течения реки Томи. *Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий, Вып. 2*. Кемерово, с. 19-30 [Klimov A.V. (2006) Synopsis of highest vascular plants of poplar forests of the upper and middle course of the Tom River. *Flora and vegetation of territories disturbed by man. Iss. 2*. Kemerovo, p. 19-30 (in Russian)]

Климов А.В. (2007) Разнообразие пойменных топольников верхнего и среднего течения реки Томи. *Проблемы региональной экологии*, 4: 135-137 [Klimov A.V. (2007) Diversity of floodplain poplar forests of the upper and middle course of the Tom River. *Problems of Regional Ecology* [Problemy regionalnoy ekologii], 4: 135-137 (in Russian)]

Коротков И.А. (1978) Типы леса Монгольской Народной Республики. *Леса Монгольской Народной Республики (география и типология)*. М., Наука, с. 47-121 [Korotkov I.A. (1978) Types of forest of the Mongolian People's Republic. *Forests of the Mongolian People's Republic (geography and typology)*. Moscow, Nauka, p. 47-121 (in Russian)]

Красноборов И.М. (1965) Растительность долины р. Агул (Восточный Саян). *Растительный покров Красноярского края*. Новосибирск, Наука, с. 24-48 [Krasnoborov I.M. (1965) Vegetation of

the Agul River valley (Eastern Sayan). *Vegetation cover of Krasnoyarsk Krai*. Novosibirsk, Nauka, p. 24-48 (in Russian)]

Кумина А.В. (1960) *Растительный покров Алтая*. Новосибирск, РИО СО АН СССР, 450 с. [Kuminova A.V. (1960) *Vegetation cover of Altai*. Novosibirsk, Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 450 p. (in Russian)]

Левичев И.Г. (2001) Новые виды рода *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) из западных районов Азии. *Turczaninowia*, 4 (1-2): 5-35 [Levichev I.G. (2001) New species of the genus *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) from western districts of Asia. *Turczaninowia*, 4 (1-2): 5-35 (in Russian)]

Мальцева Т.В. (1982) Растительность долины р. Улуг-Хем. *Растительные сообщества Тувы*. Новосибирск, Наука, с. 28-45 [Maltseva T.V. (1982) Vegetation of the Ulug-Khem River valley. *Plant communities of Tuva*. Novosibirsk, Nauka, p. 28-45 (in Russian)]

Маскаев Ю.М. (1976) Леса. *Растительный покров Хакасии*. Новосибирск, Наука, с. 153-216 [Maskayev Yu.M. (1976) Forests. *Vegetation cover of Khakasiya*. Novosibirsk, Nauka, p. 153-216 (in Russian)]

Маскаев Ю.М. (1985) Леса. *Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР*. Новосибирск, Наука, с. 68-106 [Maskayev Yu.M. (1985) Forests. *Vegetation cover and natural meadowlands of Tuvinian ASSR*. Novosibirsk, Nauka, p. 68-106 (in Russian)]

Маскаев Ю.М. (1987) Леса из тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.). *Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири*. Новосибирск, Наука, с. 93-104 [Maskayev Yu.M. (1987) Laurel-leaf poplar (*Populus laurifolia* Ledeb.) forests. *Geobotanical investigations in Western and Central Siberia*. Novosibirsk, Nauka, p. 93-104 (in Russian)]

Миркин Б.М., Манибазар Н., Гареева Л.М., Кашапов Р.Ш., Максимович С.В., Мухаметшина В.С., Наумова Л.Г. (1980) *Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики (опыт синтаксономического анализа с использованием флористических критериев)*. Л., Наука, 284 с. [Mirkin B.M., Manibazar N., Gareyeva L.M., Kashapov R.Sh., Maksimovich S.V., Mukhametshina V.S., Naumova L.G. (1980) *Vegetation of the Mongolian People's Republic river floodplains (experience of syntaxonomical analysis with the using floristic criteria)*. Leningrad, Nauka, 284 p. (in Russian)]

Миркин Б.М., Манибазар Н., Мухаметшина В.С., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. (1986) Второе приближение классификации растительности речных пойм МНР. XI. Порядок *Populetales laurifolio-suaveolentis* ord. nova. Деп. в ВИНТИ 09.04.86, № 2533-B86. М., 62 с. [Mirkin B.M., Manibazar N., Mukhametshina V.S., Alimbekova L.M., Onishchenko L.I. (1986) *Second approximation of vegetation classification of MPR river floodplains. XI. Ordo Populetales laurifolio-suaveolentis* ord. nova. Deposited in VINITI 09.04.86, No. 2533-B86. Moscow, 62 p. (in Russian)]

Миркин Б.М., Алимбекова Л.М., Наумова Л.Г., Онищенко Л.И. (1992) Система высших единиц синтаксономии растительности Монголии. *Биологические науки*, 4: 22-34 [Mirkin B.M., Alimbekova L.M., Naumova L.G., Onishchenko L.I. (1992) System of highest units of Mongolia vegetation syntaxonomy. *Biological Sciences* [Biologicheskiiye nauki], 4: 22-34 (in Russian)]

Паршутина Л.П. (1978) Растительность поймы верхнего отрезка р. Чулым. *Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири*. Новосибирск, Наука, с. 167-177 [Parshutina L.P. (1978) Floodplain vegetation of the upper reach of the Chulym River. *Geobotanical investigations in Western and Central Siberia*. Novosibirsk, Nauka, p. 167-177 (in Russian)]

Паршутина Л.П. (1982) Растительность долины р. Элегест. *Растительные сообщества Тувы*. Новосибирск, Наука, с. 100-109 [Parshutina L.P. (1982) Vegetation of the Elegest River valley. *Plant communities of Tuva*. Novosibirsk, Nauka, p. 100-109 (in Russian)]

Павлов Н.В. (1929) Введение в растительный покров Хангайской горной страны. *Предварительный отчет ботанической экспедиции в Северную Монголию за 1926 г. Материалы комиссии по исследованию Монгольской и Танну-Тувинской народных республик и Бурят-Монгольской АССР. Вып. 2. Л.*, с. 3-71 [Pavlov N.V. (1929) Introduction to vegetation cover of the Khangai mountain land. *Preliminary report of botanical expedition to Northern Mongolia for 1926 year. Proceedings of Commission for investigation of Mongolian and Tannu-Tuvinian People's Republics and Buryat-Mongolian ASSR. Issue 2*. Leningrad, p. 3-71 (in Russian)]

Павлова Г.Г., Ершова Э.А., Маскаев Ю.М. (1982) Растительность ключевого участка в среднем течении р. Чадан. *Растительные сообщества Тувы*. Новосибирск, Наука, с. 45-71 [Pavlova G.G., Yershova E.A., Maskayev Yu.M. (1982) Vegetation of index plot in the Chadan River middle course. *Plant communities of Tuva*. Novosibirsk, Nauka, p. 45-71 (in Russian)]

Пеньковская Е.Ф. (1971) Растительность поймы Енисея и его правых притоков в пределах Минусинской котловины. *Растительность правобережья Енисея. Южная часть Красноярского края*. Новосибирск, Наука, с. 193-205 [Penkovskaya Ye.F. (1971) Floodplain vegetation of the Yenisei River and its right tributaries within the limits of Minusinsk basin. *Vegetation of the Yenisey right bank territory. Southern part of Krasnoyarsk Krai*. Novosibirsk, Nauka, p. 193-205 (in Russian)]

Поляков В.Я. (1959) Типы тополевых лесов в бассейне реки Улу-Хема. *Леса Тувинской автономной области. Труды Сибирского технологического института. Сборник 22*. Красноярск, с. 69-79 [Polyakov V.Ya. (1959) Types of poplar forests in the Ulug-Khem River basin. *Forests of Tuvinian Autonomous Region. Transactions of Siberian Technological Institute. Collection 22*. Krasnoyarsk, p. 69-79 (in Russian)]

Резниченко В.В. (1911) *Очерк почв и растительности северо-восточной части Зайсанского плоскогорья и общих природных условий края*. СПб., Отдел Земел. Улучш., 136 с. [Reznichenko V.V. (1911) *Review of soils and vegetation of the north-eastern part of Zaysan tableland and general natural conditions of the region*. St. Petersburg, Division of Land Improvement, 136 p. (in Russian)]

Резниченко В.В. (1916) *Восточная Калба. Географический и геологический очерк части Устькаменогорского уезда Семипалатинской области*. Пг., 380 с. [Reznichenko V.V. (1916) *Eastern Kalba. Geographical and geological review of the part of the Ustkamenogorsk district of Semipalatinsk Region*. Petrograd, 380 p. (in Russian)]

Самулин И.Г. (1969) Типы лесов Восточного Танну-Ола. *Типы лесов Сибири. Вып. 2*. Красноярск, ИЛИД СО АН СССР, с. 147-166 [Samulin I.G. (1969) Types of forests of the Eastern Tannu-Ola. *Types of forests of Siberia. Iss. 2*. Krasnoyarsk, Institute of Forest and Wood, Siberian Branch of the Academy of Science of the USSR, p. 147-166 (in Russian)]

Серебряков И.Г. (1964) Жизненные формы высших растений и их изучение. *Полевая геоботаника Т. 3. Л.*, Наука, с. 146-205 [Serebryakov I.G. (1964) Life forms of vascular plants and their study. *Field Geobotany. Vol. 3*. Leningrad, Nauka, p. 146-205 (in Russian)]

Смагин В.Н., Сафронов Н.А., Ильинская С.А. (1957) К характеристике лесов и лесного хозяйства Тувы. *Природные условия Тувинской автономной области. Труды Тувинской ком-*

плексной экспедиции. Вып. 3. М., Изд-во АН СССР, с. 191-239 [Smagin V.N., Safronov N.A., Ilyinskaya S.A. (1957) To the characteristic of forests and forestry of Tuva. *Nature conditions of Tuvinian Autonomous Region. Transactions of Tuvinian complex expedition. Iss. 3.* Moscow, Academy of Science of the USSR, p. 191-239 (in Russian)]

Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. (1980) *Типы лесов гор Южной Сибири.* Новосибирск, Наука, 336 с. [Smagin V.N., Ilyinskaya S.A., Nazimova D.I., Novoseltseva I.F., Cherednikova Yu.S. (1980) *Types of forests of mountains of Southern Siberia.* Novosibirsk, Nauka, 336 p. (in Russian)]

Таран Г.С. (1997) К синтаксономии тополевых лесов Обь-Иртышского бассейна. *Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 3.* Барнаул, Изд-во АГУ, с. 70-76 [Taran G.S. (1997) On syntaxonomy of poplar forests of the Ob and Irtysh basin. *Botanical investigations of Siberia and Kazakhstan. Iss. 3.* Barnaul, Altai State University, p. 70-76 (in Russian)]

Таран Г.С. (2014) Осокорники поймы Оби на севере Томской области (Западная Сибирь, Россия). *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*, 2 (26): 74-89 [Taran G.S. (2014) Black poplar forests of the Ob River floodplain on the north of Tomsk oblast (Western Siberia, Russia). *Tomsk State University Journal of Biology [Vestnik Tom. gos. un-ta. Biologiya]*, 2 (26): 74-89 (in Russian)]

Таран Г.С. (2015) К синтаксономии лавротопольников Алтайского края. *Вестник КрасГАУ*, 7: 200-205 [Taran G.S. (2015) To the syntaxonomy of *Populus laurifolia* forests of the Altai Territory. *The Bulletin of KrasGAU [Vestnik KrasGAU]*, 7: 200-205 (in Russian)]

Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В. (2004) *Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь).* Новосибирск, Наука, 212 с. [Taran G.S., Sedelnikova N.V., Pisarenko O.Yu., Golomolzin V.V. (2004) *Flora and vegetation of Yelizarovskiy state reserve (the lower Ob).* Novosibirsk, Nauka, 212 p. (in Russian)]

Таран Г.С., Тюрин В.Н. (2006) Очерк растительности поймы Оби у города Сургута. *Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 9.* Сургут, Дефис, с. 3-54 [Taran G.S., Tyurin V.N. (2006) Review of the Ob floodplain vegetation near Surgut city. *Biological resources and nature management. Iss. 9.* Surgut, Defis, p. 3-54 (in Russian)]

Тимохина С.А. (1978) К флоре Центрально-Тувинского степного района Тувинской АССР (Улуг-Хемский степной подрайон). *Систематика и география растений Сибири.* Новосибирск, Наука, с. 28-41 [Timokhina S.A. (1978) To the flora of Central-Tuvinian steppe region of Tuva ASSR (the Ulug-Khem steppe subregion). *Systematics and geography of plants of Siberia.* Novosibirsk, Nauka, p. 28-41 (in Russian)]

Черепанов С.К. (1995) *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР).* СПб., Мир и Семья-95, 992 с. [Czerepanov S.K. (1995) *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim).* St. Petersburg, Mir i Semya-95, 992 p. (in Russian)]

Шерин И.А., Шмаков А.И. (2011) Конспект видов рода *Gagea* Salisb. Алтайской горной страны. *Изв. Алтайск. гос. ун-та*, 3-2: 69-73 [Sherin I.A., Shmakov A.I. (2011) Species synopsis of the genus *Gagea* Salisb. growing at the Altay Mountains. *Proceedings of Altai State University [Izv. Altaisk. gos. univ.]*, 3-2: 69-73 (in Russian)]

Hilbig W. (1990) Neu beschriebene Pflanzengesellschaften aus der Mongolischen Volksrepublik. *Feddes Repertorium*, 101(3-4): 189-206

Hilbig W. (1995) *The vegetation of Mongolia*. Amsterdam, SPB Academic Publishing, 258 p.

Hilbig W. (2000a) Beitrag zur Kenntnis der Vegetation im tuwinischen Teil des Uvs-nuur-Beckens (Russland). *Feddes Repertorium*, 111 (1-2): 39-74

Hilbig W. (2000b) Kommentierte Übersicht über die Pflanzengesellschaften und ihre höheren Syntaxa in der Mongolei. *Feddes Repertorium*, 111 (1-2): 75-120

Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. (2000) International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *J. Veg. Sci.*, 11(5): 739-768

DOI: 10.17516/1997-1389-0064

УДК 581.526.42(571.16)

Poplar Forests of the Ob River near the Town of Kolpashevo, Tomsk Region, Russia

Georgy S. Taran^{*a} and Alexander P. Dyachenko^b

^a*West-Siberian Division of V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS
Branch of FRC “Krasnoyarsk Scientific Center” SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*

^b*Urals State Pedagogical University
Yekaterinburg, Russian Federation*

Received 25.10.2017, received in revised form 07.12.2017, accepted 28.12.2017, published online 12.07.2018

Abstract. Natural poplar (*Populus nigra*, *Populus alba*) forests of the Ob River were studied on the northern border of south taiga subzone (vicinities of the town of Kolpashevo, Kolpashevo district of Tomsk Region, 58°18' N, 82°54' E) on the floodplain segment formed in 1890–1970. They belong to association *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993 (*Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, *Salicetalia purpureae* Moor 1958, *Salicetea purpureae* Moor 1958) and 2 subassociations: *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae typicum* Taran 1993 and *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae rubetosum saxatilis* Taran subass. nov. The poplar forests were examined from young timber stage of black poplar (*Populus nigra*) to stage of its total extinction. General direction of the poplar forest succession is expressing in a replacement of black poplar stands by birch ones. On sandy soils, black poplar stands are changed by small-sized Scotch pine ones. At the middle stages of the succession, white poplar (*Populus alba*) plays a significant role, occasionally along with *Populus* × *canescens*. However, white poplar doesn't form stable stands near the town of Kolpashevo as it grows there at the northern border of its areal in Western Siberia. In studied poplar forests, the average species saturation was 42.4 and 14.4 species per 100 m² for vascular plants and for mosses respectively. On the whole, 123 species of vascular plants and 34 species of mosses were registered in the poplar forests.

Keywords: syntaxonomy, alluvial forests, forest succession, *Populus nigra*, *Populus alba*, *Populus* × *canescens*, Kolpashevo Meander, south taiga subzone.

Citation: Taran G.S., Dyachenko A.P. Poplar forests of the Ob River near the town of Kolpashevo, Tomsk Region, Russia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 62-80. DOI: 10.17516/1997-1389-0064

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: gtaran@mail.ru

Топольевые леса реки Оби у города Колпашево (Томская область, Россия)

Г.С. Таран^а, А.П. Дьяченко^б

^аЗападно-Сибирское отделение Института леса
им. В.Н. Сукачева СО РАН –
филиал ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Новосибирск

^бУральский государственный педагогический университет
Российская Федерация, Екатеринбург

Аннотация. Естественные топольевые (*Populus nigra*, *Populus alba*) леса р. Оби изучены на северной границе подзоны южной тайги (окрестности г. Колпашево Колпашевского района Томской области, 58°18' с. ш. и 82°54' в. д.) на сегменте поймы, сформированном в 1890–1970 гг. Они относятся к ассоциации *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993 (союз *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, порядок *Salicetalia purpureae* Moog 1958, класс *Salicetea purpureae* Moog 1958) и двум субассоциациям: *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae typicum* Taran 1993 и *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae rubetosum saxatilis* Taran subass. nov. Эти леса рассмотрены от стадии приспевания осокоря (*Populus nigra*) до его полного выпадения из состава древостоя. Общее направление сукцессии топольевых лесов выражается в смене осокорников березняками. На легких песчаных грунтах осокорники замещаются мелкоконтурными сосняками. На средних стадиях сукцессии значительную роль играет тополь белый (*Populus alba*), иногда вместе с тополем сереющим (*Populus* × *canescens*). У г. Колпашево тополь белый не образует устойчивых ценозов, так как находится на северной границе своего ареала в Западной Сибири. В среднем в изученных топольевых лесах на 100 м² отмечается 42,4 вида сосудистых растений и 14,4 видов мхов. Всего в них зафиксировано 123 вида сосудистых и 34 вида мхов.

Ключевые слова: синтаксономия, аллювиальные леса, лесные сукцессии, *Populus nigra*, *Populus alba*, *Populus* × *canescens*, Колпашевская излучина, подзона южной тайги.

Цитирование: Таран, Г.С. Топольевые леса реки Оби у города Колпашево (Томская область, Россия) / Г.С. Таран, А.П. Дьяченко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 62–80. DOI: 10.17516/1997-1389-0064

Введение

Топольевые леса р. Оби в синтаксономическом отношении наиболее изучены в подзоне средней тайги, включая север Томской области (Таран, 1993, 2014, 2015а; Таран и др., 2004; Таран, Тюрин, 2006). В центральной части области об этих лесах мало что известно. Некоторые общие сведения при-

водят геоботаники и лесоведы (Львов, 1963; Алехина, 1970, 1971; Боотсма и др., 1995). В последней работе в столбце синоптической таблицы совокупно характеризуется ценофлора ветловых и осокоревых лесов (74 вида сосудистых и 2 вида мхов), произрастающих на южной границе подзоны южной тайги (с. Красный Яр Кривошеинского

р-на Томской области). Тем не менее, в этой ценофлоре не указаны многие виды, играющие важную роль в зональном различении обских топольников.

Цель настоящей статьи – дать детальную характеристику тополевым лесам р. Оби, изученным в центральной части Томской области.

Материалы и методы

В природном отношении район исследований располагается на северной границе подзоны южной тайги (Ильина и др., 1985). Материал собран в августе-сентябре 2009 г. на левом берегу Оби напротив г. Колпашево Колпашевского р-на Томской области. Ключевой полигон был заложен на вершине крупного массива, Колпашевской излучины Оби, на сегменте поймы, возникшем в 1890–1970 гг. (Zavadskii et al., 2013: рис. 2). Высокие пойменные гривы, одно из наиболее характерных местообитаний тополевых лесов, на Колпашевской излучине затопляются в среднем раз в четыре года (Николаев, 2012). Координаты центральной точки ключевого полигона – 58°17'27,8" с. ш., 82°58'03,2" в. д.

При геоботаническом описании пойменных лесов использовалось два подхода. Некоторые типичные насаждения характеризовались более детально. Общее проективное покрытие (ОПП) крон определялось как для древесного полога в целом, так и по ярусам. Высота (выс.) и состав древостоя оценивались глазомерно. Периметры деревьев на учетной площадке (УП) замерялись рулеткой и затем пересчитывались в диаметры (Ø). Поскольку УП захватывали небольшое количество стволов (стандартный размер УП – 1 а, или 100 м²), в описаниях указываются не таксационные, а средние арифметические диаметры. Количественный учет подроста деревьев в подлеске (до

высоты 6 м) не проводился. При указании состава древостоя в тексте и таблицах используются следующие обозначения: И_б – ветла (*Salix alba*); Т_ч – осокорь (*Populus nigra*); Т_б – тополь белый (*Populus alba*); Т_с – тополь сереющий (*Populus ×canescens*); Б – береза (*Betula pendula*, *B. pubescens*); С – сосна (*Pinus sylvestris*); К – кедр (*Pinus sibirica*); Ос – осина (*Populus tremula*); Ч – черемуха (*Padus avium*): когда она отмечалась не в подлеске, а во II ярусе древостоя.

УП имели квадратную либо прямоугольную форму, длина сторон отмерялась рулеткой, вершины УП фиксировались вешками. Четкое обозначение границ гарантировало, что на УП будет осмотрена каждая четверть квадратного метра поверхности. Проективное покрытие (ПП) сосудистых видов оценивалось в процентах. Низкие значения ПП указывались баллами: «г» – не более 0,01 %, «+» – более 0,01, но менее 0,3 %. Оценивалось ПП травостоя общее и по агроботаническим группам: злаки, осоки, бобовые, разнотравье. Оценивалось ОПП напочвенных мхов, проводились их детальные сборы: отдельно по ярусам D (почва, валеж, подстилка, гниющие пни, земляные муравейники) и E (стволы деревьев и кустарников, включая комлевую часть). Автор всех описаний и коллектор мхов – Г.С. Таран. Сборы мхов обработал А.П. Дьяченко (Дьяченко, Таран, 2011), образец печеночника *Aneura pinguis* (L.) Dum. определил В.А. Бакалин.

На обследованном сегменте Колпашевской излучины развернулась широкая панорама естественной сукцессии пойменных лесов, которая в топольниках начинается поселением осокоря. Различные варианты дальнейших смен осокоря в растительном покрове выражаются в постепенном распаде его полога и временном формировании более или менее сомкнутых насаждений,

сложенных породами-преемниками. По недостатку времени древостой таких переходных ценозов описывался по упрощенной схеме. Визуально определялась высота древостоя и основных древесных пород, глазомерно выделялось дерево среднего диаметра, рулеткой замерялся его периметр. Фиксировались ОПП древесного яруса, подлеска и травостоя. ПП видов оценивалось в баллах: «+» – менее 1 %, «1» – 1–5 %, «2» – 6–12 %, «3» – 13–25 %, «4» – 26–50 %, «5» – 51–75 %, «6» – 76–100 %. Размер УП (100 м²) задавался визуально. Эти несколько упрощенные описания также приводятся в статье, поскольку за четверть века работы на Оби смены топольников в такой масштабной и разнообразной форме на относительно небольшом участке Г.С. Тараном наблюдались впервые.

Обработка описаний велась методом табличной сортировки на основе интегрированной ботанической информационной системы IBIS (Зверев, 2007). Результаты классификации растительности представлены в соответствии с методическими подходами направления Браун-Бланке (Weber et al., 2000). Виды сосудистых растений указываются по С.К. Черепанову (1995), мхов – по M.S. Ignatov et al. (2006).

Результаты и обсуждение

Топольевые леса Колпашевской излучины относятся к ассоциации (асс.) *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993, входящей в союз *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, порядок *Salicetalia purpureae* Moog 1958, класс *Salicetea purpureae* Moog 1958 (Таран, 1993, 2014). Диагностические виды ассоциации: *Populus nigra* (доминант), *Anemonidium dichotomum*, *Lathyrus palustris*, *Lathyrus pilosus*, *Ptarmica cartilaginea* (табл. 1).

Оп. 1–2 относятся к субассоциации (субасс.) *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae typicum* Taran 1993, характерной для подзоны средней тайги (Таран, 2014). Осокорник чиновно-осоковый (оп. 1; состав древостоя 10Т₄), занимал площадь 3 ара на днище хорошо выраженного в рельефе плоского сухого межгрядного понижения. Осокорь имел несколько угнетенный вид. Это редкий вариант осокорника. На севере области ни осоки, ни бобовые под пологом осокоря в качестве содоминантов травостоя в последние десятилетия не отмечались (Таран, 2014).

Осокорник разнотравный (оп. 2) в виде довольно обширного контура занимал чуть вогнутый участок на гребне широкой пойменной гривы. Древостой (8Т₄2Т₆) и травостой находились в очень хорошем состоянии. Оп. 2 характеризуется высокой видовой насыщенностью (ВН): 48 видов на ар (вид/а) против 27–37 вид/а на севере области (Таран, 2014). Кроме того, на севере области ни разу не отмечался тополь белый (Таран, 2005а).

Большая часть топольников Колпашевской излучины (оп. 3–10) содержит группу видов, которая отличает их от осокорников подзоны средней тайги. На этом основании южнотаежные топольники р. Оби описываются в ранге новой субассоциации:

Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae rubetosum saxatilis Taran subass. nov. hoc loco. Номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 5* в табл. 1: оп. 20 ГТ, 20.08.2009, окрестности г. Колпашево Колпашевского района Томской области, 58°17'27,8" с. ш. и 82°58'03,2" в. д., пойма р. Оби, край широкой пойменной гривы, открытый в межгрядное понижение; площадь описания 100 м², автор Г.С. Таран. Диагностические виды: *Rubus saxatilis*, *Rosa acicularis*, *Crataegus sanguinea*, *Agrimonia pilosa*. Последние три вида достаточно характерны для топольников верхней Оби (Таран,

Таблица 1. Асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993: субасс. *A. d.-P. n. typicum* Taran 1993 (1–2) и *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* Taran subass. nov. (3–10)Table 1. Ass. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993: subass. *A. d.-P. n. typicum* Taran 1993 (1–2) and *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* Taran subass. nov. (3–10)

Номер описания	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	П _{3–10}
Близость к Оби, ранг*	13	5	4	10	14	16	17	20	21	0	
Форма поверхности УП	вог	вог	нак	вог	нак	нак	нак	выг	выг	выг	
Площадь описания, м ²	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Возрастное состояние Т _ч	спе	спе	спе	пер	спе	спе	пер	пер	пер	пер	
ОПП древостоя, А1+А2, %	25	30	60	20	25	35	30	50	60	70	
ОПП древостоя, А1, %	25	30	25	20	25	35	20	50	40	70	
ОПП древостоя, А2, %	0	2	40	+	2	4	15	5	25	10	
Высота Т _ч (А1), м	20	25	22	25	22	24	26	28	27	27	
Число стволов Т _ч (А1)	8	4	6	5	8	7	нд	6	1	3	
Средний Ø Т _ч (А1), см	30	35	32	39	35	37	38	52	57	60	
Максим. Ø Т _ч (А1), см	39	36	46	53	51	44	нд	66	57	78	
Высота Т _ч (А2), м	–	9	12	–	–	10	–	–	–	–	
Число стволов Т _ч (А2)	–	1	4	–	–	2	–	–	–	–	
Средний Ø Т _ч (А2), см	–	10	11	–	–	14	–	–	–	–	
Максим. Ø Т _ч (А2), см	–	10	17	–	–	17	–	–	–	–	
Высота Б, (А1), м	–	–	–	–	–	–	–	–	25	24	
Число стволов Б (А1)	–	–	–	–	–	–	–	–	2	6	
Средний Ø Б (А1), см	–	–	–	–	–	–	–	–	32	35	
Максим. Ø Б (А1), см	–	–	–	–	–	–	–	–	37	46	
Высота Б (А2), м	–	11	10	12	14	–	15	–	10	10	
Число стволов Б (А2)**	–	1	10	(1)	(1)	–	нд	–	2	6	
Средний Ø Б (А2), см	–	9	8	15	18	–	17	–	14	12	
Максим. Ø Б (А2), см	–	9	13	15	18	–	23	–	19	16	
Прочие древесные породы	–	Т ₆	И ₆	–	–	К	Т ₆	И ₆	Т ₆	Ч	
Высота, м	–	25	18	–	–	11	26	10	10	10	
Число стволов	–	1	(1)	–	–	1	нд	2	3	3	
Средний Ø, см	–	38	24	–	–	20	39	29	13	11	
Максимальный Ø, см	–	38	24	–	–	20	нд	32	14	12	
ОПП подлеска, %	3	15	15	40	60	50	50	60	25	20	
ОПП травостоя, %	40	50	15	60	30	50	30	20	10	40	
ОПП злаков, %	2	2	+	5	1	+	2	0,3	2	7	
ОПП осок, %	20	3	+	2	+	+	1	0	+	+	
ОПП бобовых, %	15	+	г	3	1	+	0,5	0	+	+	
ОПП разнотравья, %	8	50	15	55	30	50	30	20	8	35	
ОПП мхов, %	+	+	0,5	1	3	1	2	1	1	0,5	
Число видов сосудистых	32	48	49	41	57	45	48	32	50	40	
Число видов мхов	8	13	17	14	14	23	нд	12	нд	нд	
Породы-доминанты											
<i>A Populus nigra</i>	25	25	30	20	25	35	5	50	10	30	V
<i>A Betula pendula</i>	.	.	.	+	2	.	15	.	50	45	III
<i>B Betula pendula</i>	.	.	.	0,5	+	.	.	.	+	3	III
<i>A Populus alba</i>	.	7	.	.	.	.	15	.	5	.	II
<i>A Betula pubescens</i>	.	1	35	.	.	.	.	.	.	5	II
<i>B Betula pubescens</i>	.	.	10	.	.	.	.	.	.	.	I

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

Номер описания	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	П ₃₋₁₀
Д. в. асс. <i>Anemonidium dichotomi</i> - <i>Populetum nigrae</i>											
<i>Anemonidium dichotomum</i>	1	7	+	7	1	1	5	.	3	5	V
<i>Parmica cartilaginea</i>	+	.	r	.	r	.	0,5	+	+	+	IV
<i>Lathyrus palustris</i>	15	+	.	.	+	.	.	.	.	.	I
Д. в. субасс. <i>A. d.-P. n. rubetosum saxatilis</i>											
B <i>Rosa acicularis</i>	.	.	2	0,5	3	2	1	40	3	+	V
<i>Rubus saxatilis</i>	.	.	3	20	15	40	15	15	+	.	V
B <i>Crataegus sanguinea</i>	.	.	.	2	1	0,5	1	1	+	1	V
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	.	+	.	7	7	5	+	+	.	IV
Д. в. союза <i>Equiseto hyemalis</i> - <i>Populion nigrae</i>											
B <i>Ribes hispidulum</i>	.	+	10	3	1	3	1	10	10	1	V
B <i>Rosa majalis</i>	.	2	+	2	+	+	1	0,5	1	3	V
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	0,5	.	V
B <i>Swida alba</i>	.	4	+	+	5	.	2	5	.	5	IV
Д. в. класса <i>Salicetea purpureae</i>											
<i>Lysimachia vulgaris</i>	5	+	r	5	+	+	1	+	.	1	V
<i>Poa palustris</i>	1	+	+	.	r	.	+	.	.	.	II
A2, B <i>Salix dasyclados</i>	3	2	.	.	.	.	.	+	.	+	II
A, B ^(B) <i>Salix alba</i>	+ ^B	.	0,5	.	.	.	.	5	.	.	II
<i>Phalaroides arundinacea</i>	1	.	.	.	+	.	.	.	.	5	II
<i>Stachys palustris</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	I
Д. в. класса <i>Brachypodio pinnati</i> - <i>Betuletea pendulae</i>											
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	15	+	20	1	+	1	.	+	+	V
<i>Agrostis gigantea</i>	.	+	+	.	+	+	+	+	2	+	V
<i>Poa angustifolia</i>	.	+	+	.	0,5	+	1	+	+	+	V
<i>Vicia cracca</i>	+	+	.	1,5	+	+	+	.	+	+	IV
<i>Veronica longifolia</i>	.	+	+	+	+	.	+	.	+	+	IV
<i>Vicia sepium</i>	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	IV
<i>Kadenia dubia</i>	0,5	.	.	+	+	0,5	0,5	.	.	.	III
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	III
<i>Lactuca sibirica</i>	.	.	3	.	.	+	.	3	.	+	III
<i>Hieracium umbellatum</i>	.	.	+	.	r	+	+	.	.	.	III
Д. в. класса <i>Alnetea glutinosae</i>											
<i>Scutellaria galericulata</i>	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	V
B <i>Ribes nigrum</i>	.	1	0,5	0,5	+	+	0,5	1	2	1	V
B <i>Frangula alnus</i>	rj	3	+	30	45	45	40	.	2	.	IV
<i>Carex cespitosa</i>	+	1	+	0,3	+	.	0,5	.	+	+	IV
<i>Galium palustre</i>	1	+	.	r	.	.	.	.	+	+	II
Прочие виды сосудистых											
B, A2 ^(A) <i>Padus avium</i>	.	+	1	+	5	2	5	10	10	10 ^A	V
<i>Glechoma hederacea</i>	.	20	+	+	3	5	3	+	2	3	V
B, C <i>Viburnum opulus</i>	.	3	0,5	+	2	+	1	1	1	+	V
<i>Galium boreale</i>	1	1	+	3	+	+	0,5	.	+	+	V
<i>Elytrigia repens</i>	.	+	+	.	+	+	+	+	+	1	V
<i>Ranunculus repens</i>	r	3	8	+	+	+	+	.	1	.	IV
B <i>Malus baccata</i>	.	+	.	1	2	+	0,5	.	+	+	IV
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	+	r	1,5	+	+	+	.	+	.	IV

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

Номер описания	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	П ₃₋₁₀
<i>Equisetum pratense</i>	.	+	.	1	3	1	.	+	.	20	IV
<i>Carex praecox</i>	.	2	r	1,7	+	+	0,5	.	.	.	IV
<i>B Sorbus sibirica</i>	.	.	0,5	.	1	0,5	0,5	+	+	.	IV
<i>Pyrola rotundifolia</i>	.	.	1	.	+	r	+	+	.	.	IV
<i>Orthilia secunda</i>	.	.	+	.	.	r	+	+	+	.	IV
<i>Rumex confertus</i>	.	1	.	0,5	0,5	.	+	.	+	.	III
<i>Bromopsis inermis</i>	.	+	.	.	r	.	.	+	+	1	III
<i>Prunella vulgaris</i>	.	+	+	.	+	r	.	.	+	.	III
<i>Ranunculus auricomus</i>	.	.	r	+	.	r	.	.	+	.	III
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	.	.	+	.	+	r	.	.	+	.	III
<i>Stellaria palustris</i>	r	r	.	r	.	.	.	.	+	+	II
<i>Thalictrum flavum</i>	+	2	.	1	+	.	.	.	.	.	II
<i>Lythrum salicaria</i>	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	II
<i>Cacalia hastata</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	r	.	II
<i>B^(B), C Populus alba</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	+ ^B	.	II
<i>Calamagrostis canescens</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	II
<i>Taraxacum officinale</i>	.	r	.	.	+	.	.	.	+	.	II
<i>Potentilla anserina</i>	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	I
<i>Carex acuta</i>	17	+	.	.	.	.	.	.	.	.	–
<i>Calamagrostis purpurea</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	–
Мхи											
<i>Amblystegium serpens</i>	de	de	de	de	de	de	.	de	.	.	V
<i>Leskea polycarpa</i>	de	de	de	de	de	e	.	de	.	.	V
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	e	e	e	e	de	de	.	de	.	.	V
<i>Orthotrichum speciosum</i>	e	e	e	e	de	de	.	de	.	.	V
<i>Brachythecium salebrosum</i>	.	de	de	de	de	de	.	de	.	.	V
<i>Pylaisia polyantha</i>	e	.	e	e	de	de	.	de	.	.	V
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	e	de	d	d	de	.	d	.	.	V
<i>Sanionia uncinata</i>	.	.	d	d	d	de	.	d	.	.	V
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	.	de	de	.	de	de	.	de	.	.	IV
<i>Drepanocladus polygamus</i>	.	e	d	d	d	d	.	.	.	.	IV
<i>Haplocladium microphyllum</i>	.	.	de	d	d	d	.	.	.	.	IV
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	.	d	d	.	d	de	.	.	.	.	III
<i>Bryum caespiticium</i>	.	.	d	.	.	d	.	d	.	.	III
<i>Pohlia nutans</i>	.	.	.	.	.	de	.	d	.	.	II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	.	.	e	.	.	e	.	.	.	.	II
<i>Calliergonella lindbergii</i>	de	d	.	.	de	.	.	.	.	.	I
<i>Drepanocladus aduncus</i>	de	d	.	d	.	.	.	.	.	.	I
<i>Climacium dendroides</i>	e	.	.	d	.	.	.	.	.	.	I
<i>Fissidens bryoides</i>	.	e	.	d	.	.	.	.	.	.	I

Примечание. Отмечены с невысоким постоянством: сосудистые – *Achillea millefolium* 3(r), 6(+); *Adoxa moschatellina* 9(+), 10(+); *Amoria repens* 1(r); *Angelica sylvestris* 7(r), 9(0,5); *Athyrium filix-femina* 3(0,5); *Carex atherodes* 1(+); *Carex vesicaria* 1(3); *Cirsium setosum* 2(3), 3(+); *Dryopteris carthusiana* 3(+); *Equisetum hyemale* 2(+), 5*(1); *Festuca pratensis* 3(+), 5*(+); *Fragaria vesca* 7(+), 8(r); *Geum aleppicum* 7(+), 9(+); *Humulus lupulus* 9(+); *Impatiens noli-tangere* 8(+); *Inula salicina* 4(+), 6(+); *Maianthemum bifolium* 2(+), 6(+); *Matteuccia struthiopteris* 8(+), 10(3); *Mentha arvensis* 1(+); *Moehringia lateriflora* 8(+); *Naumburgia thyrsiflora* 10(r); *Malaxis monophyllos* 3(+); *Paris quadrifolia* 6(r), 9(+); *Persicaria amphibia* 1(r); *Plantago major* 4(r), 9(r); *Rubus caesius* 5*(+); A2 *Pinus sibirica* 6(4); B *Pinus sibirica* 3(+), 7(+); C *Pinus sibirica* 9(r); B *Pinus sylvestris* 4(+); *Poa pratensis* 7(+); A2 *Populus tremula* 10(1); *Pyrola minor* 3(+); B *Salix cinerea* 4(+), 9(+); *Sanguisorba officinalis* 9(+); *Serratula wolffii* 9(+); *Stellaria longifolia* 3(r), 10(+); *Thalictrum minus* 9(+); *Thalictrum simplex* 3(+), 4(+); *Trifolium pratense* 1(+); *Urtica dioica* 9(+), 10(1); *Viola montana* 5*(+);

Окончание табл. 1

End Table 1

мхи – *Bryum pseudotriquetrum* 3(d); *Ceratodon purpureus* 6(d); *Dicranum fuscescens* 6(d); *Dicranum montanum* 6(d); *Hylocomium splendens* 6(e); *Leptodictyum riparium* 4(d); *Oncophorus wahlenbergii* 5*(d); *Plagiomnium drummondii* 3(d); *Pleurozium schreberi* 6(d); *Polytrichum piliferum* 6(d); *Pylaisia selwynii* 2(e); *Sciuro-hypnum reflexum* 6(d); *Sciuro-hypnum starkei* 3(d); *Timmia megapolitana* 6(e); *Zygodon sibiricus* 8(e); печеночник (на сырой колоде) – *Aneura pinguis* 5*(d). Проективное покрытие мхов не определялось, указана только их ярусная локализация (d, e, de); «d» соответствует D-ярус, «e» – E-ярус, «de» – D- и E-ярусам; постоянство мхов для оп. 3–8 рассчитано на основе 5 оп., где были проведены сборы мхов.

Полевые номера и даты описаний: 1 – оп. 21, 21.08.2009; 2 – оп. 26, 24.08.2009; 3 – оп. 27, 25.08.2009; 4 – оп. 25, 24.08.2009; 5* – оп. 20, 20.08.2009; 6 – оп. 18, 16.08.2009; 7 – оп. 47, 14.09.2009; 8 – оп. 14, 15.08.2009; 9 – оп. 12, 14.08.2009; 10 – оп. 49, 16.09.2009.

Условные обозначения. * – Ранг близости к Оби в табл. 1 и 2 означает порядковый номер описания на фитоценоотическом профиле, проведенном от берега Оби (ранг 0) к тыльной (наиболее удаленной) части пойменного сегмента (ранг 21). ** – Число стволов, взятое в скобки, указывает, что ствол дерева находился за пределами УП, но его крона нависала над УП. П_{3–10} – постоянство видов в оп. 3–10, указанное в баллах: I – 1–20 %, II – 21–40 %, III – 41–60 %, IV – 61–80 %, V – 81–100 %. Форма поверхности УП: вог – вогнутая, нак – наклонная, выг – выгнутая, гор – горизонтальная (ровная); Ø – диаметр; А, А1, А2, В, С – обозначение яруса для деревьев и кустарников, включая подрост (А – древесный ярус, А1 – I ярус, А2 – II ярус древостоя, В – подросток, С – травяной ярус); D – напочвенный ярус, Е – ярус эпифитов (стволы и основания деревьев и кустарников); «j» – вид представлен ювенильными экземплярами, например: «гj». Возрастные состояния древостоя из осокоря (Т_о) – в табл. 1 и 2: при – приспевание, спе – спелость, пер – перестой (начало распада древостоя), рас – интенсивный распад древостоя, сух – сухостой; ред – обширные редины на месте распавшихся осокорников. Д. в. – диагностические виды синтаксонов; нд – нет данных.

1997), тогда как *Rubus saxatilis* нигде более на Оби с таким высоким постоянством в их составе не отмечалась.

В древостое спелых сообществ суббасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* на первых этапах развития обычно доминирует осокорь (оп. 3–6). В дальнейшем он постепенно замещается тополем белым и особенно березой (оп. 7, 9, 10). Состав древостоя таков: оп. 3 – 8Т_ч2Б, оп. 4 – 10Т_ч+Б, оп. 5* – 10Т_ч+Б, оп. 6 – 10Т_ч, оп. 7 – 6Т_ч2Т_б2Б, оп. 8 – 10Т_ч+И_б, оп. 9 – 5Т_ч5Б+Т_б, оп. 10 – 4Т_ч6Б. В типологическом отношении (Алехина, 1970, 1976) все сообщества суббасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis*, представленные в табл. 1, относятся к кустарниково-разнотравной группе типов леса.

В пойменном рельефе и лесном покрове оп. 3–10 занимают следующие варианты местообитаний: оп. 3 – значительный по размеру участок спелого осокорника с обильным подростом березы во II ярусе древостоя и в подлеске; оп. 4 – мелкий (1 а) фрагмент перестойного осокорника, сохранившийся на обширном контуре распавшегося насаждения; оп. 5* – узкая (10–15 м) лента спело-

го осокорника, идущего по открытой к междуречью пониженной периферии широкой пойменной гривы, занятой березовым лесом; оп. 6 – узкая (15–20 м) полоса спелого осокорника, занимающего аналогичное местообитание с противоположной стороны гребня той же гривы; оп. 7 – перестойный тополево-березовый лес в краевой зоне старой пойменной гривы; оп. 8 – мелкий (1 а) фрагмент перестойного осокорника, сохранившегося на краю гребня широкой пойменной гривы, занятой спелым березовым с примесью перестойных осокорей лесом; 9 – участок березово-осокоревого леса на гребне гривы, наиболее удаленной от русла Оби; оп. 10 – мелкий (1 а) фрагмент осокорево-березового леса на бровке высокоподмываемого берега Оби. Последнее описание сделано выше по течению Оби на значительном удалении от прочих.

Сообщества, которые описывались по упрощенной схеме (табл. 2), также разделяются на две суббасс.: *A. d.-P. n. typicum* (оп. 11–12) и *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* (оп. 13–22). По возрастному состоянию осокоря и степени его участия в сложении древостоя изученные топольники разделены на несколько возраст-

ных либо сукцессионных групп: с осокорем припевающим (оп. 11, 13, 14), перестойным (оп. 16, 17, 22), распадающимся (оп. 15, 18, 20), почти полностью выпавшим и образовавшим редины, занятые лугами и кустарниками (оп. 12, 19), с полностью выпавшим и замещенным породами-преемниками (оп. 21). Охарактеризуем древостой и местообитания описаний из табл. 2.

Оп. 11: припевающий осокорник ($10T_4+И_6$) разнотравный, в котором уже оформился I ярус выс. 22 м ($\varnothing$ до 42 см), но еще сохранился подрост выс. 11–18 м (средний $\varnothing$ 15 см). Насажение имело вид узкой (4–5 м) ленты, занимавшей прирусловый вал старицы. Во II ярусе и подлеске – примесь ветлы (выс. 5–12 м), березы (выс. 9 м) и *Salix viminalis* (выс. 5–7 м).

Оп. 12: редины в неглубоком межгрядном понижении в пределах крупного однородного контура бывшего осокорника. Это пример полного распада древостоя, который не сопровождается формированием насаждения иного состава. На контуре много сухостоя и отмирающего осокоря выс. 25–27 м ($\varnothing$ 45 см), кроны которого слабо облиственны до выс. 18–20 м. В нижнем ярусе рассеяны отдельные ветлы выс. 11–18 м ($\varnothing$ 28 см), ивы (*Salix dasyclados*) выс. 8 м, подрост березы выс. 9 м и куртины тополя белого выс. 5–6 м. На некоторых участках (за пределами УП) повален даже сухостой и осокорник замещен влажным слабо закустаренным (*Rosa majalis*, реже *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*) разнотравно-вейниковым (*Calamagrostis canescens*) лугом.

Оп. 13: ветлово-березово-осокоревый ($5T_43Б2И_6$) лес кустарниково-разнотравный, расположен на гребне широкой гривы. В I ярусе – осокорь и частично ветла, во II ярусе – береза и ветла. За пределами УП отмечен

единичный подрост ели (выс. 2,3 и 2,7 м) и сосны (выс. 1,1 и 7 м).

Оп. 14: осокорник разнотравный на гребне той же гривы, но дальше от Оби. Состав древостоя: I ярус (выс. 22–24 м) – $10T_4+Б$, II ярус (выс. 10–15 м) – $9T_41Б+С$.

Оп. 15: распадающийся осокорник ($10T_4+Б+И_6$) кустарниково-разнотравный на плоском гребне пойменной гривы. Высота деревьев 25–27 м, тополя не очень толстые, но уже с полумертвыми кронами. Много сухих стволов осокоря, обломленных на выс. 2,5–10 м, много стволов лежит на почве либо нависает над ней.

Оп. 16: березово-тополевый ($1T_48T_61Б$) лес кустарниково-разнотравный. Осокорь представлен как перестойными экземплярами (самые высокие деревья на УП), так и тонким интенсивно отмирающим жердняком выс. до 12 м. Последний редко отмечается в перестойных осокорниках. Вероятно, это результат вторичного подсева после одного из особо высоких половодий, в ходе которого поверхность почвы была обильно перекрыта новым аллювием. Во II ярусе, довольно хорошо выраженном, доминирует подрост тополя белого.

Оп. 17: топольник ($6T_62T_61T_41Б$) кустарниково-разнотравный на гребне широкой гривы. Отмирающий осокорь почти полностью замещен тополями белым и сереющим. На УП отмечено 7 экз. сосны выс. 3,5–5 м, возраст 18 лет. Яблоня (*Malus baccata*) – с плодами.

Оп. 18: крупный контур распадающегося осокорника кустарниково-разнотравного с подростом пород-преемников. Выдел занимает широкое выровненное пространство между гребнями пойменных грив. Состав древостоя $4T_42T_62С2Б$. Высота осокоря 27–28 м, кроны облиственны на выс. 18–24 м. Высота прочих пород различна: береза – 18–24 м, тополь бе-

Таблица 2. Асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*: субасс. *A. d.-P. n. typicum* (11) и *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* (13–18, 20–22); редины на месте распавшихся осокорников (12, 19)Table 2. Ass. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*: subass. *A. d.-P. n. typicum* (11) and *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* (13–18, 20–22); large glades on the places of decomposed black poplar stands (12, 19)

Номер описания	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Близость к Оби, ранг	1	7	2	3	6	8	9	11	12	15	18	19
Форма поверхности	нак	вог	вог	нак	нак	гор	гор	вог	гор	нак	гор	гор
Площадь описания, м ²	100	50	100	100	100	100	100	100	50	100	100	100
Возрастное состояние T _n	при	ред	при	при	рас	пер	пер	рас	ред	рас	сух	пер
ОПП древостоя A1+A2, %	50	5	60	45	20	50	50	25	5	30	50	30
ОПП древостоя A1, %	45	5	40	40	15	35	50	12	3	15	40	30
ОПП древостоя A2, %	10	+	25	10	6	20	нд	14	2	20	13	2
ОПП подлеска, %	5	15	15	10	35	25	20	20	15	25	30	35
ОПП травостоя, %	45	50	20	50	35	25	25	70	50	45	30	45
Число видов сосудистых	43	22	32	40	40	33	39	49	24	51	44	36
Породы-доминанты												
A1 <i>Populus nigra</i>	4	1	4	4	3	1	1	1	1	1	+	2
A2 <i>Populus nigra</i>	2	.	.	2	.	1	.	.	.	.	.	.
A2 <i>Betula pendula</i>	+	.	3	1	.	1	.	.	1	1	.	1
A1 <i>Betula pendula</i>	.	.	.	+	1	2	2	2	.	1	3	2
A1 <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	3	4	.	.	2	3	3
A2 <i>Populus alba</i>	.	.	.	.	.	3	.	2	.	.	2	.
A1 <i>Populus ×canescens</i>	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
A2 <i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	+	.	.	.	2	.	3	+	.
A1 <i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.
A1, A2 <i>Salix alba</i>	1	+	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.
B <i>Pinus sylvestris</i>	.	+	.	.	.	+	1	1	.	1	+	+
B <i>Betula pendula</i>	.	.	.	+	.	.	+	2	1	.	.	.
B <i>Populus alba</i>	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.
Д. в. асс. <i>Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae</i>												
<i>Anemonidium dichotomum</i>	1	+	+	+	2	1	+	2	2	2	.	1
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	+	+	.	+	.	.	.	+	1	.	.	+
<i>Lathyrus palustris</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.
Д. в. субасс. <i>A. d.-P. n. rubetosum saxatilis</i>												
<i>Rubus saxatilis</i>	.	.	2	.	1	2	2	1	2	2	3	3
B <i>Rosa acicularis</i>	.	+	.	.	1	.	1	1	+	+	1	+
B <i>Crataegus sanguinea</i>	.	.	.	+	1	.	+	.	+	1	+	1
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	.	+	2	1	2	2	1	.	1	2	1
Д. в. союза <i>Equiseto hyemalis-Populion nigrae</i> и класса <i>Salicetea purpureae</i>												
B <i>Swida alba</i>	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	2
B <i>Rosa majalis</i>	1	1	.	1	2	1	1	2	1	2	+	2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1	1	+	.	+	1	+	2	2	1	+	.
B <i>Ribes hispidulum</i>	+	.	2	+	1	1	1	+	.	+	1	1
<i>Equisetum arvense</i>	1	.	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+
<i>Poa palustris</i>	1	1	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
Д. в. класса <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>												
<i>Poa angustifolia</i>	+	.	+	1	1	1	+	1	+	1	+	1
<i>Agrostis gigantea</i>	.	.	+	1	1	1	1	1	+	+	+	1
<i>Filipendula ulmaria</i>	1	1	.	.	+	1	+	1	1	1	+	+
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	.	.	+	.	1	+	+	.	+	+	+

Окончание табл. 2

End Table 2

Номер описания	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	.	+	+	+	.	+	.	.	+	+	+
<i>Vicia cracca</i>	1	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+
<i>Vicia sepium</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+
<i>Veronica longifolia</i>	1	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Lactuca sibirica</i>	.	.	+	1	2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kadenia dubia</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.
Д. в. класса <i>Alnetea glutinosae</i>												
B <i>Frangula alnus</i>	1	1	+	+	+	3	3	2	2	2	3	2
B <i>Ribes nigrum</i>	.	1	1	1	1	+	+	.	.	.	.	1
<i>Carex cespitosa</i>	+	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	.
Прочие виды												
B <i>Viburnum opulus</i>	+	2	.	+	+	+	+	+	1	1	1	+
<i>Elytrigia repens</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+
B <i>Padus avium</i>	+	.	1	+	3	.	+	.	.	+	1	1
<i>Galium boreale</i>	1	.	+	.	+	.	.	+	2	1	+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	1	.	.	1	+	1	.	1	+	+
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	.	.	.	+	+	.	+	.	1	+	+
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	.	.	+	+	.	1	+	+	.	1	+	.
<i>Equisetum pratense</i>	.	1	.	.	.	.	2	3	2	2	+	.
B <i>Malus baccata</i>	.	.	+	+	.	+	+	1	.	1	.	.
B <i>Sorbus sibirica</i>	.	.	+	+	1	+	.	.	.	.	1	1
<i>Orthilia secunda</i>	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	+	1
<i>Ranunculus repens</i>	1	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Thalictrum flavum</i>	+	.	.	+	+	.	.	+	1	.	.	.
<i>Rumex confertus</i>	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.
<i>Achillea millefolium</i>	.	.	+	+	.	.	+	+	.	+	.	.
<i>Pyrola rotundifolia</i>	.	.	.	4	2	.	.	.	.	.	1	3
<i>Prunella vulgaris</i>	.	.	.	.	.	1	.	3	+	+	.	.
<i>Inula salicina</i>	+	.	.	.	.	.	+	1	.	+	.	.
<i>Amoria repens</i>	.	.	.	+	.	1	+	.	.	+	.	.
B <i>Salix bebbiana</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.
<i>Pyrola minor</i>	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.
<i>Carex praecox</i>	1	.	.	.	.	1	.	.	.	+	.	.
<i>Thalictrum simplex</i>	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Viola montana</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.
<i>Geum aleppicum</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Calamagrostis canescens</i>	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Примечание. С невысоким постоянством отмечены: A2 *Abies sibirica* 21(+); A2 *Betula pubescens* 12(+); *Botrychium multifidum* 19(+), 20(+); *Bromopsis inermis* 11(+), 22(+); *Calystegia sepium* 14(+); *Calamagrostis purpurea* 11(+); *Carex acuta* 11(1); *Carex disticha* 18(+); *Cerastium holosteoides* 17(+); *Cirsium setosum* 17(+); *Dryopteris carthusiana* 14(+); *Equisetum hyemale* 15(+), 20(+); *Euphorbia virgata* 20(+); *Festuca pratensis* 18(1), 20(1); *Fragaria vesca* 14(1), 21(1); *Galium palustre* 11(+), 12(1); *Geranium sibiricum* 14(+); *Lycopus exaltatus* 11(+); *Lythrum salicaria* 18(+); *Maianthemum bifolium* 22(+); *Petasites spurius* 11(+); *Phalaroides arundinacea* 11(1); A2 *Picea obovata* 21(+); B *Picea obovata* 20(1); A2 *Pinus sibirica* 21(+); B *Pinus sibirica* 14(1); C *Pinus sibirica* 13(+); C *Populus alba* 18(+); C *Populus ×canescens* 13(+); B *Populus tremula* 17(+); *Potentilla anserina* 11(+), 18(+); *Ranunculus auricomus* 20(+); *Ranunculus monophyllus* 15(+); A2 *Salix dasyclados* 12(+); B *Salix dasyclados* 15(1); B *Salix rosmarinifolia* 18(+); B *Salix viminalis* 11(+); *Sanguisorba officinalis* 11(+); *Scutellaria galericulata* 14(+), 15(+); *Sonchus arvensis* 11(+); C *Sorbus sibirica* 18(+); B *Spiraea salicifolia* 14(+); *Stachys palustris* 11(+), 12(1); *Stellaria longifolia* 15(+); *Tanacetum vulgare* 15(+), 21(+); *Taraxacum officinale* 16(+); *Veronica serpyllifolia* 17(+). Полевые номера описаний: 11 – оп. 46/1; 12 – оп. 46/7с; 13 – оп. 46/2; 14 – оп. 46/3; 15 – оп. 46/7; 16 – оп. 46/7d; 17 – оп. 46/7e; 18 – оп. 46/8; 19 – оп. 46/8b; 20 – оп. 46/9; 21 – оп. 47/1; 22 – оп. 47/2. Даты описаний: 11–16 – 11.09.2009; 17–20 – 13.09.2009; 21–22 – 14.09.2009. ПП видов указано в баллах, см. раздел «Материалы и методы». Условные обозначения разъяснены под табл. 1.

лый – 14–15 м, сосна – 10–15 м. ОПП невысокого подроста березы, сосны и тополя белого (выс. 2–6 м) – 15 %.

Оп. 19: обширная редица. Осокори почти полностью отмерли, подрост березы редок, кустарники располагаются куртинами, костяника в травостое – пятнами. В заметном обилии отмечаются элементы влажных пойменных лугов: *Anemoidium dichotomum*, *Ptarmica cartilaginea*, *Lathyrus palustris*.

Оп. 20: распадающийся осокорник, замещаемый тополем белым, сосной и березой, на периферии гребня широкой пойменной гривы. Несмотря на значительное участие осокоря в составе древостоя (4Т₄1Т₆4С1Б), он представлен отмирающими экземплярами со слабым облиствением. Древостой разреженный, неравномерный по высоте (16–22 м). Высота деревьев I яруса: осокорь – 20–24 м, тополь белый – 18–20 м, береза – 13–20 м, сосна – 15–20 м (I ярус) и 7–13 м (II ярус). Высота подроста сосны до 6 м, ели – до 2,2–3,2 м.

Оп. 21: расположенный на гребне широкой гривы сосново-березово-белотопольный (5Т₆3Б2С) лес кустарниково-разнотравный. Это пример сообщества, в котором осокорь полностью замещен породами-преемниками. На УП отмечено два сухостойных осокоря выс. 25–27 м (Ø 35 и 36 см), на одном из которых сохранились отдельные живые веточки. Высота прочих деревьев 18–22 м. Древесный полог рыхлый, с окнами, которые заполняют подрост деревьев либо кустарники. Диаметр тополя белого до 43 см, его подрост – до 16 см. Диаметр березы – до 30 см, сосны – до 33 см. Высота сосен 15–18 м, возраст от 30 (выс. 15 м) до 35 лет (выс. 18 м). Единично отмечается подрост ели и кедра выс. 10–11 м, за пределами УП наблюдается генеративный экземпляр пихты выс. 12–13 м. На почве много валежин осокоря, многие перегнили и почти

сравнивались с поверхностью почвы. ОПП мхов на валеже – 2–3 %.

Оп. 22: березово-тополевый (4Т₆2Т₄4Б) лес кустарниково-разнотравный на широком ровном пространстве. Высота древостоя 18–24 м. Выборочно замерены диаметры: тополь белый – 37, 40, 49 см, осокорь – 27, 31, 36 см, береза – 14, 30, 31 см. ОПП мхов – 2 %. За пределами этой УП в I ярусе отмечена единичная сосна (Ø 35 см).

Ареал синтаксонов. Субасс. *A. d.-P. n. typicum* распространена вниз по течению Оби (Таран, 2014) до Сургута (Таран, Тюрин, 2006) и Елизаровского государственного заказника (Таран и др., 2004). Субасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* к настоящему времени выявлена только у г. Колпашево. Вероятно, ее распространение ограничено южнотаежным отрезком Оби, поскольку подтаежный отрезок занимает субасс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae betuletosum pubescentis* Таран 1997, а лесостепной – субасс. *Equiseto hyemalis-Populetum nigrae typicum* Таран 1997 (Таран, 1997, 2015б).

Состав ценофлоры. Видовое богатство и ВН топольников Колпашевской излучины удобнее рассмотреть отдельно по субассоциациям и стадиям развития древостоя, сравнив имеющийся материал с опубликованными данными с севера Томской области (табл. 3).

Как видно из табл. 3, с севера на юг в тополевых лесах, относимых к субасс. *A. d.-P. n. typicum*, ВН сообществ возрастает с 31,6 до 41,0 вид/а. Еще выше она в топольниках субасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis*: от 36 до 46 вид/а в разных группах описаний, а в среднем по субассоциации – 42,7 вид/а.

Видовое богатство костяничной субассоциации также значительно выше, чем типичной: 113 видов сосудистых в 17 описаниях (оп. 3–10, 13–18, 20–22) против 75 видов в

Таблица 3. Сравнительная характеристика общего видового богатства, видовой насыщенности и дендрофлоры тополевых лесов р. Оби (асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*) в северной и центральной частях Томской области

Table 3. Comparative characteristic of total species richness, species saturation, and woody flora of the Ob River poplar forests (ass. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*) in the north and central parts of Tomsk Region

Номер столбца	1	2	3	4	5	6
Природная подзона	средняя тайга		южная тайга			
Административный район	Ал (с)	Ал (ю)	Колпашевский			
Субассоциация	typicum			rubetosum saxatilis		
Стадия развития осокоря	при-спе	жер-пер	при-спе	спе-пер	при-пер	рас-сух
Число описаний	8	7	3	8	5	4
Средняя ВН, вид/а	31,6	34,1	41,0	45,2	36,0	46,0
Амплитуда ВН, вид/а	27–37	31–37	32–48	32–57	32–40	40–51
Общее число видов сосудистых	68	62	67	97	66	74
Одноствольные деревья		Встречаемость вида в наборе описаний, %				
<i>Abies sibirica</i>	.	.	.	.	.	25
<i>Betula pendula</i>	.	.	33	100	100	100
A, B <i>Betula pubescens</i>	25	14	33	38	.	.
C <i>Betula pubescens</i>	25	.	.	.	.	.
<i>Picea obovata</i>	.	.	.	.	.	50
A2, B <i>Pinus sibirica</i>	.	.	.	38	40	25
C <i>Pinus sibirica</i>	.	.	.	13	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	13	100	100
C <i>Pinus sylvestris</i>	12	.	.	.	.	.
<i>Populus alba</i>	.	.	33	50	80	100
<i>Populus ×canescens</i>	.	.	.	.	40	.
<i>Populus nigra</i>	100	100	100	100	100	100
<i>Populus tremula</i>	.	.	.	13	20	.
<i>Salix alba</i>	50	57	67	25	20	25
Кустовидные деревья						
<i>Malus baccata</i>	.	.	33	88	80	50
B <i>Padus avium</i>	50	.	67	100	80	75
C <i>Padus avium</i>	50	29	.	.	.	.
<i>Salix dasyclados</i>	62	14	67	25	.	25
<i>Salix viminalis</i>	12	43	33	.	.	.
<i>Sorbus sibirica</i>	.	.	.	75	80	75
C <i>Sorbus sibirica</i>	12	14	.	.	.	.
Кустарники						
<i>Crataegus sanguinea</i>	.	.	.	88	60	75
<i>Frangula alnus</i>	.	.	100	75	100	100
<i>Ribes hispidulum</i>	.	.	67	100	100	100
<i>Ribes nigrum</i>	50	.	33	100	100	25
C <i>Ribes nigrum</i>	.	29	.	.	.	.
<i>Rosa acicularis</i>	.	.	.	100	40	100
<i>Rosa majalis</i>	100	29	67	100	80	100
C <i>Rosa majalis</i>	.	43	.	.	.	.
<i>Salix cinerea</i>	.	.	.	25	.	.
<i>Salix bebbiana</i>	.	.	.	.	40	50
<i>Salix rosmarinifolia</i>	12	.	.	.	.	25
<i>Spiraea salicifolia</i>	.	.	.	.	20	.

Окончание табл. 3

End Table 3

Номер столбца	1	2	3	4	5	6
Природная подзона	средняя тайга		южная тайга			
В <i>Swida alba</i>	75	29	67	75	100	100
С <i>Swida alba</i>	12	43	.	.	.	.
В <i>Viburnum opulus</i>	25	.	67	100	80	100
С <i>Viburnum opulus</i>	.	29	.	.	.	.

Примечание. Ал (с) и Ал (ю) – соответственно север и юг Александровского р-на Томской области. Стадии развития осокоря: жер – жердняк, при – приспевание, спе – спелость, пер – перестойная, рас – распад, сух – сухостой. Состав групп описаний: 1 – оп. 1, 2, 5, 8–11, 13 (Таран, 2014); 2 – оп. 3, 4, 6, 7, 12, 14, 15 (Таран, 2014); 3 – оп. 1, 2, 11 (данная статья); 4 – оп. 3–10 (данная статья); 5 – оп. 13, 14, 16, 17, 22 (данная статья); 6 – оп. 15, 18, 20, 21 (данная статья). Если вид отмечен только в травяном ярусе, на что указывает индекс «С», эти описания учитываются отдельно от тех, где вид отмечен в древесном или кустарниковом ярусах (соответственно индексы А и В). Так, в столбце 1 для *Padus avium* указано: В *Padus avium* 50, С *Padus avium* 50. Это означает, что в половине описаний черемуха отмечена в кустарниковом ярусе, а в другой половине – только в травяном.

15 описаниях на севере Томской области (Таран, 2014).

Всего в составе топольников Колпашевской излучины отмечено 11 видов одноствольных деревьев, 5 видов кустовидных деревьев (*Malus baccata*, *Padus avium*, *Salix dasyclados*, *Salix viminalis*, *Sorbus sibirica*), 12 видов кустарников, 1 вид полукустарников (*Rubus caesius*) и 94 вида трав.

Участие мхов в составе колпашевских топольников по сравнению со среднетаежными, напротив, уменьшается. Так, в осокорниках сургутского отрезка поймы Оби отмечено 48 видов при средней ВН 16,0 (5–28) вид/а и среднем ОПП напочвенных мхов 2,3 % (амплитуда ОПП: +–15 %) (Дьяченко, Таран, 2011). В топольниках Колпашевской излучины те же показатели таковы: общее число видов мхов – 34, средняя ВН – 14,4 (8–23) вид/а, среднее ОПП – 1,3 %, амплитуда ОПП – +–3 % (Дьяченко, Таран, 2011).

Типологическое разнообразие. Согласно А.Ф. Алехиной (1970, 1976), ценозы субасс. *A. d.-P. n. typicum* можно отнести к осокорникам осоковому (оп. 1) и разнотравному (оп. 2, 11). Осокорник осоковый на севере Томской области в последние десятилетия не отмечался (Таран, 2014), хотя ранее (Алехина, 1970)

указывался как довольно обычный. Среди сообществ субасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* только оп. 14 можно отнести к осокорнику разнотравному. Прочие описания относятся к кустарниково-разнотравным типам леса, в древостое которых на стадиях приспевания и спелости обычно доминирует осокорь. На более поздних стадиях породный состав усложняется (табл. 4).

Сукцессии тополевых лесов на обследованном сегменте поймы протекают весьма разнообразно, нередко в виде мозаики отдельных варьирующих по составу парцелл, поэтому их можно обрисовать лишь в самых общих чертах. Как правило, основная пионерная порода тополевых лесов – осокорь, однако в зависимости от условий заселения участка поймы в древостое может появляться значительная примесь ветлы. Заселяет осокорь гребни и склоны пойменных грив, а также межгривные понижения высокого уровня.

Уже на стадии приспевания во II ярусе древостоя осокорников бывает значительной примесь березы, хотя чистые осокорники, пожалуй, более обычны. Если на УП имеются локальные понижения, даже на гребнях грив может быть заметным участие ветлы. В некоторых спелых осокорниках значительна

Таблица 4. Состав древостоя в тополевых лесах Колпашевской излучины в зависимости от стадии развития осокоря

Table 4. Relation between stand composition in the Kolpashevskaya Meander poplar forests and the developmental stage of black poplar

Стадия развития осокоря	Состав древостоя (табличный номер описания)
Субасс. <i>A. d.-P. n. typicum</i>	
Приспевание	10Т _к +И _б (оп. 11)*
Спелость	10Т _к (оп. 1)**; 8Т _к 2Т _б (оп. 2)*
Субасс. <i>A. d.-P. n. rubetosum saxatilis</i>	
Приспевание	10Т _к +Б (оп. 14)*; 5Т _к 3Б2И _б (оп. 13)
Спелость	10Т _к (оп. 6), 10Т _к +Б (оп. 5*), 8Т _к 2Б (оп. 3)
Перестой (начало отмирания)	10Т _к +И _б (оп. 8), 10Т _к +Б (оп. 4), 6Т _к 2Т _б 2Б (оп. 7), 1Т _к 8Т _б 1Б (оп. 16), 6Т _б 2Т _к 1Т _к 1Б (оп. 17), 4Т _б 2Т _к 4Б (оп. 22), 5Т _к 5Б+Т _б (оп. 9), 4Т _к 6Б (оп. 10)
Распад (интенсивное отмирание)	10Т _к +Б+И _б (оп. 15), 4Т _к 2Т _б 2С2Б (оп. 18), 4Т _к 1Т _б 4С1Б (оп. 20)
Сухостой (полное замещение породами-преемниками)	5Т _б 3Б2С (оп. 21)

Примечание. Звездочкой, проставленной с правой стороны от закрывающей скобки, помечены описания осокорников разнотравных, двумя звездочками – описание осокорника осокового. Прочие описания относятся к кустарниково-разнотравным типам леса.

примесь тополя белого. В перестойных топольниках береза и тополь белый уже нередко совокупно доминируют над осокорем. На стадии распада осокоря в древостое обычно преобладают береза и тополь белый и нередко отмечается весомая примесь сосны и тополя сереющего.

Тополь белый, обильный на стадии распада осокоря, после полного выпадения последнего быстро вытесняется березой. Это противоречит его поведению в лесостепной и степной зоне, где он способен формировать достаточно долговечные белотопольные рощи, возобновляемые корневыми отпрысками (Таран, 1997, 2005б). Возможно, слабая устойчивость тополя белого объясняется тем, что у г. Колпашево он находится на северной границе своего ареала в пойме Оби.

В итоге в тыльной, наиболее старой части прирусловой зоны поймы на гривах формируются березовые леса, в древесном пологе которых могут сохраняться единичные экземпляры перестойных осокорей, спелых деревьев тополя белого и сосны, много реже – ели.

На самых легких грунтах топольники сменяются мелкоконтурными сосняками.

По-иному идет развитие топольников в межгивных понижениях. Если понижение в низовом конце дамбируется новыми аллювиальными наносами, его дренаж ухудшается. В этом случае подселение пород-преемников резко замедляется. По мере распада осокоря образуются редины, порой весьма обширные, в которых сохраняются небольшие фрагменты перестойных осокорников (оп. 4), а в целом преобладают участки с редким подростом березы, тополя белого и сосны (оп. 18). На самых сырых участках распавшихся осокорников редины (оп. 12, 19) сменяются влажными закустаренными лугами.

Тем не менее, в глубине поймы по краям широких грив, занятых уже большей частью березняками и парцеллами переходных к ним сосново-тополево-березовых ценозов, отмечаются узкие (10–20 м) ленты спелых (оп. 5, 6) и перестойных (оп. 7) осокорников. Вероятно, это результат повторного подселения осокоря, чему благоприятствует эрозия краевых

зон широких глив транзитными водными потоками на пике наиболее сильных половодий. Этим же обусловлено появление мелкоконтурных осокорников осоковых (оп. 1) на днищах межгливных ложбин. После дальнейшего распада древостоя вторичных тополевых лент по краям наиболее старых глив сохраняются их мелкие фрагменты (оп. 8, 9). Небольшие участки березово-осокоревых лесов характерны также для высоких подмываемых берегов Оби (оп. 10).

Если рассматривать положение **сукцессионных комплексов** тополевых лесов на поперечнике поймы, можно выделить несколько широких полос, которые в целом располагаются на расстоянии 1,0–2,8 км от русла Оби. Непосредственно к руслу Оби выходит молодой пойменный сегмент, образованный в 1970–1990 гг. (Zavadskii et al., 2013: рис. 2). Он занят ивовыми (*Salix alba*, *S. viminalis*, *S. triandra*) лесами. Небольшой тополевый ценоз здесь отмечен только раз: 5-летний осокорник беспокровный на высокой песчаной гряде, открытой к руслу Оби. Высота осокоря составляла 1,6–2,5 м, ОПП травостоя – 3 %, в нем преобладали *Equisetum arvense*, *Amoria repens*, *Calamagrostis epigeios*.

Прочие тополевые насаждения располагаются на сегменте, образованном в 1890–1970 гг. Первый сукцессионный комплекс, включающий, главным образом, приспевающие и спелые насаждения, начинается в 1 км от русла Оби. Перечислим описания в порядке их удаленности от Оби: 11 (10Т_ч+И_б) → 13 (5Т_ч3Б2И_б) → 14 (10Т_ч+Б) → 3 (8Т_ч2Б) → 2 (8Т_ч2Т_б) → 15 (10Т_ч+Б+И_б). Оп. 15 – это распадающийся осокорник на краю гребня глив, конечное звено данного комплекса.

Второй сукцессионный комплекс охватывает зону распавшихся осокорников. Последовательность характеризующих его УП такова: 12 (первая осокоревая редина в межгливной

ложбине) → 16 (1Т_ч8Т_б1Б) → 17 (6Т_б2Т_ч1Т_ч1Б) → 4 (10Т_ч+Б) → 18 (4Т_ч2Т_б2С2Б) → 19 (вторая осокоревая редина). На гривах этой зоны осокорь активно замещается тополями белым и сереющим, березой и сосной. Между оп. 12 и 16 отмечена парцелла с участием осины (1Т_ч7Ос2Б), но ее описание сделать не удалось. В межгливных понижениях высокого уровня смена пород идет медленнее, чем обычно, что приводит к образованию редины (оп. 12, 19), на фоне которых доживают фрагменты перестойных осокорников (оп. 4).

Третий сукцессионный комплекс объединяет старые гривы, где в основном завершилась смена топольников березняками (реже – сосняками), но на ближних к Оби участках еще отмечаются парцеллы со сложными древостоями. По периферии этих глив, реже в межгливных ложбинах вновь отмечаются узкие ленты спелых осокорников вторичного подселения (оп. 1, 5, 6). На самых старых гривах комплекса сохранились лишь мелкие фрагменты перестойных осокоревых (оп. 8) и осокорево-березовых лесов (оп. 9). Взаимное расположение описаний по мере удаления от Оби таково: 1 (10Т_ч) → 5 (10Т_ч+Б) → 20 (4Т_ч1Т_б4С1Б) → 6 (10Т_ч) → 7 (6Т_ч2Т_б2Б) → 21 (5Т_б3Б2С) → 22 (4Т_б2Т_ч4Б) → 8 (10Т_ч+И_б) → 9 (5Т_ч5Б+Т_б).

Заключение

В синтаксономическом отношении тополевые леса реки Оби, обследованные на крупном пойменном массиве, Колпашевской излучине, относятся к асс. *Anemonidiodichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993 (союз *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, порядок *Salicetalia purpureae* Moog 1958, класс *Salicetea purpureae* Moog 1958). Они разделяются на две субассоциации.

Субасс. *A. d.-P. n. typicum* Taran 1993, господствующая в подзоне средней тайги, на

Колпашевской излучине редка, что подчеркивает ее экстразональный характер. Сообщества этой субассоциации занимают наиболее влажные местообитания. В типологическом отношении они представлены осокорниками осоковым и разнотравным.

Субасс. *A. d.-P. n. rubetosum saxatilis* Taran subass. nov. характерна для подзоны южной тайги. Именно ее сообщества преобладают на Колпашевской излучине. В типологическом отношении костяничная субассоциация представлена разнообразными вариантами кустарниково-разнотравных типов леса: осокорниками, белотопольниками, березово-тополевыми лесами и другими вариантами. И только раз в составе субассоциации отмечен разнотравный осокорник.

По сравнению с осокорниками подзоны средней тайги, топольники Колпашевской излучины богаче видами сосудистых. Средняя видовая насыщенность Колпашевских топольников, учтенная от стадии приспевания до стадии распада осокоря, составляет 41,0 вид/а

в типичной субассоциации, 42,7 вид/а – в костяничной, общее видовое богатство обеих субассоциаций – 123 вида. В подзоне средней тайги, в осокорниках Александровского района Томской области, те же показатели равнялись 32,8 вид/а и 75 видов соответственно.

Также в тополевых лесах Колпашевской излучины выявлены 1 вид печеночников (*Aneura pinguis*) и 34 вида мхов. Средняя видовая насыщенность мхами составляет 14,4 вид/а, амплитуда видовой насыщенности – 8–23 вид/а.

Общее направление сукцессии тополевых лесов Колпашевской излучины выражается в смене осокорников березняками, а на самых легких песчаных грунтах – мелкоконтурными сосняками. На средних стадиях сукцессии значительную роль играет тополь белый, иногда с примесью тополя сереющего. У г. Колпашево тополь белый не образует устойчивых, долговечных ценозов, что, вероятно, объясняется его положением на крайней северной границе ареала в пойме Оби.

Благодарности / Acknowledgements

Г.С. Таран премного благодарен сотрудникам лаборатории эрозии почв и русловых процессов географического факультета МГУ (г. Москва) и особенно к. г. н. В.В. Суркову за большую помощь в организации исследований на Колпашевской излучине р. Оби, д. б. н. В.А. Бакалину (БСИ ДВО РАН, г. Владивосток) – за определение печеночника *Aneura pinguis*.

G.S. Taran is very grateful to the staff of the Laboratory of Soil Erosion and Fluvial Processes at the Faculty of Geography of Moscow State University (Moscow), especially to V.V. Surkov, Cand. Sc., for their great help in organization of research on the Kolpashevskaya bend of the Ob' River and to V.A. Bakalin, Dr. Sc. (Botanical Garden - Institute FEB RAS, Vladivostok), for identification of the liverwort *Aneura pinguis*.

Список литературы / References

Алехина А.Ф. (1970) Осокорники поймы р. Оби. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*, 2: 53-58 [Alekhina A.F. (1970) Black poplar forests of the Ob River floodplain. *Proceedings of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Series of Biological Sciences* [Izv. SO AN SSSR. Ser. biol. nauk], 2: 53-58 (in Russian)]

Алехина А.Ф. (1971) Топольные леса поймы Оби. *Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири*. Новосибирск, НТО лесн. пром-ти и лесн.

хоз-ва, с. 149-155 [Alekhina A.F. (1971) Poplar forests of the Ob floodplain. *Efficiency of use of forest resources and their recovery in Western Siberia*. Novosibirsk, Scientific and Technical Society of Forest Industry and Forestry, p. 149-155 (in Russian)]

Алехина А.Ф. (1976) Закономерности размещения топольников в пойме Оби и повышение их хозяйственной роли. *Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири*. Новосибирск, Наука, с. 137-142 [Alekhina A.F. (1976) Patterns of distribution of poplar forests in the Ob floodplain and upsurge of their economic role. *Upsurge of efficiency of forestry in Western Siberia*. Novosibirsk, Nauka, p. 137-142 (in Russian)]

Боотсма М.К., Блейтен В., Лапшина Е.Д., Ван дер Перк М., де Сmidt Й.Т. (1995) Типология экосистем ненарушенной части водосборной территории бассейна Оби на юго-востоке Западной Сибири. *Сибирский экологический журнал*, 2 (4): 316-333 [Bootsma M.C., Bleuten W., Lapschina E.D., Van der Perk M., de Smidt J.T. (1995) Ecosystems typology of an undisturbed part of the Ob River catchment area in Southeastern West Siberia (Russia). *Siberian Journal of Ecology*, 2 (4): 316-333]

Дьяченко А.П., Таран Г.С. (2011) К бриофлоре пойменных лесов реки Оби в подзоне южной тайги. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 3 (15): 75-91 [Dyachenko A.P., Taran G.S. (2011) On bryoflora of the Ob River floodplain forests in south taiga subzone. *Tomsk State University Journal of Biology*, 3 (15): 75-91 (in Russian)]

Зверев А.А. (2007) *Информационные технологии в исследованиях растительного покрова*. Томск, ТМЛ-Пресс, 304 с. [Zverev A.A. (2007) *Information technologies in study of vegetation cover*. Tomsk, TML-Press, 304 p. (in Russian)]

Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. (1985) *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск, Наука, 251 с. [Ilyina I.S., Lapshina Ye.I., Lavrenko N.N., Meltser L.I., Romanova Ye.A., Bogoyavlenskiy B.A., Makhno V.D. (1985) *Vegetation cover of West-Siberian plain*. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Львов Ю.А. (1963) К характеристике растительности поймы реки Оби. *Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение*. Томск, Изд-во Том. ун-та, с. 258-267 [Lvov Yu.A. (1963) On the description of the Ob River floodplain vegetation. *Nature of the Ob River floodplain and its economic assimilation*. Tomsk, Tomsk State University, p. 258-267 (in Russian)]

Николаев И.В. (2012) Оценка затопляемости пойм больших рек во время половодья (на примере реки Оби). *География и природные ресурсы*, 4: 175-179 [Nikolayev I.V. (2012) Assessing the inundation behavior of floodplains of large rivers during a flood (exemplified by the Ob River). *Geography and Natural Resources* [Geografiya i prirodnyye resursy], 4: 175-179 (in Russian)]

Таран Г.С. (1993) Синтаксономический обзор лесной растительности поймы средней Оби (александровский отрезок). *Сибирский биологический журнал*, 6: 85-91 [Taran G.S. (1993) Syntaxonomical survey of forest vegetation of middle Ob floodplain (Aleksandrovskoye piece). *Siberian Journal of Biology* [Sibirskiy biologicheskiy zhurnal], 6: 85-91 (in Russian)]

Таран Г.С. (1997) К синтаксономии тополевых лесов Обь-Иртышского бассейна. *Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 3*. Барнаул, Изд-во АГУ, с. 70-76 [Taran G.S. (1997) On syntaxonomy of poplar forests of Ob and Irtysh basin. *Botanical investigations of Siberia and Kazakhstan. Iss. 3*. Barnaul, Altai State University, p. 70-76 (in Russian)]

Таран Г.С. (2005а) Флора Вах-Тымского отрезка поймы Оби. *Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 8*. Сургут, Дефис, с. 3-27 [Taran G.S. (2005a) Flora of Vakh-Tym segment of Ob River floodplain. *Biological resources and nature management. Iss. 8*. Surgut, Defis, p. 3-27 (in Russian)]

Таран Г.С. (2005б) К синтаксономии пойменных лесов (*Salicetea purpureae* Moor 1958) рек Иртыш и Черный Иртыш. *Растительность России*, 7: 82-92 [Taran G.S. (2005b) On syntaxonomy of floodplain forests (*Salicetea purpureae* Moor 1958) of the Irtysh and Black Irtysh rivers. *Vegetation of Russia* [Rastitelnost Rossii], 7: 82-92 (in Russian)]

Таран Г.С. (2014) Осокорники поймы Оби на севере Томской области (Западная Сибирь, Россия). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 2 (26): 74-89 [Taran G.S. (2014) Black poplar forests of the Ob River floodplain on the north of Tomsk oblast (Western Siberia, Russia). *Tomsk State University Journal of Biology*, 2 (26): 74-89 (in Russian)]

Таран Г.С. (2015а) Редкие варианты осокорников на севере Томской области. *Вестник КрасГАУ*, 2: 212-215 [Taran G.S. (2015a) Rare variants of black poplar stands on the north of the Tomsk Region. *Bulletin of KrasGAU*, 2: 212-215 (in Russian)]

Таран Г.С. (2015б) К синтаксономии лавроtopольников Алтайского края. *Вестник КрасГАУ*, 7: 200-205 [Taran G.S. (2015b) To the syntaxonomy of *Populus laurifolia* forests of the Altai Territory. *Bulletin of KrasGAU*, 7: 200-205 (in Russian)]

Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В. (2004) Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь). Новосибирск, Наука, 212 с. [Taran G.S., Sedelnikova N.V., Pisarenko O.Yu., Golomolzin V.V. (2004) *Flora and vegetation of Yelizarovskiy State Reserve (the lower Ob)*. Novosibirsk, Nauka, 212 p. (in Russian)]

Таран Г.С., Тюрин В.Н. (2006) Очерк растительности поймы Оби у города Сургута. *Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 9*. Сургут, Дефис, с. 3-54 [Taran G.S., Tyurin V.N. (2006) Survey of the Ob floodplain vegetation near Surgut city. *Biological resources and nature management. Iss. 9*. Surgut, Defis, p. 3-54 (in Russian)]

Черепанов С.К. (1995) *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб., Мир и Семья-95, 992 с. [Czerepanov S.K. (1995) *Vascular plants of Russia and adjacent States (the Former USSR)*. St. Petersburg, Mir i Semya-95, 992 p. (in Russian)]

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. (2006) Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 15: 1-130

Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. (2000) International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*, 11 (5): 739-768

Zavadskii A.S., Il'yasov A.K., Ruleva S.N., Surkov V.V., Turykin L.A., Chalov R.S. (2013) The evolution of the Kolpashevskaya meander of the Ob' and ongoing hazardous manifestations of channel processes. *Geography and Natural Resources*, 34(1): 26-33

DOI: 10.17516/1997-1389-0287

УДК 582.736:502.75

Rare Legumes (Fabaceae Lindl.) in Buryatia: Geographic Distribution, Eco-Coenotic Confinement, Population Diversity, and Conservation Challenges

Denis V. Sandanov*

*Institute of General and Experimental Biology SB RAS
Ulan-Ude, Russian Federation*

Received 30.11.2017, received in revised form 14.02.2018, accepted 20.02.2018, published online 31.01.2019

Abstract. Complex studies of rare plant species allow to evaluate the status of their populations and develop an approach to their conservation. During the last years, detailed studies of rare legume species have been performed on the territory of Buryatia. They revealed new species localities, and characteristic features of species distribution and population structures. The goal of the current research is to summarize all available information including the latest data in order to develop practical recommendations for rare legume species conservation in the examined region. Populations of rare legumes and plant communities containing them were studied by traditional methods. Species distribution was analyzed using the locality database for rare vascular plants in Buryatia which contains critical information from the last edition of Red Data Book for the examined area. Distribution, eco-coenotic confinement and population structure of rare legume species in Buryatia were studied. The structure of key species populations was estimated with respect to their phytocoenotic and geographic confinement. Rare legumes populations are mostly insufficient (excluding juvenile and senile individuals), definitive, normal, and mature. Unimodal age spectra with prevalence of generative plants typical of populations from undisturbed habitats. Human impact or other exogenous factors led to formation of bimodal age spectra. The strategy for conservation of the examined species should be based on protection of their habitats and sustainable use of plant communities containing rare legumes. Further research into biological and ecological features of rare legumes, strict protection of isolated habitats, regular monitoring of populations sizes are required.

Keywords: Fabaceae, rare plant species, chorology, eco-coenotic confinement, protection of populations.

Citation: Sandanov D.V. Rare Legumes (Fabaceae Lindl.) in Buryatia: geographic distribution, eco-coenotic confinement, population diversity, and conservation challenges. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 81-93. DOI: 10.17516/1997-1389-0287

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: sdenis1178@mail.ru

**Редкие бобовые (Fabaceae Lindl.) Бурятии:
географическое распространение,
эколого-ценотическая приуроченность,
популяционное разнообразие и вопросы охраны**

Д.В. Санданов

*Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
Российская Федерация, Улан-Удэ*

Аннотация. Комплексное исследование редких видов растений позволяет провести оценку состояния их популяций и разработать меры по их охране. В последние годы проведены детальные исследования редких бобовых на территории Республики Бурятия, что позволило выявить новые местонахождения, особенности ареалов видов и характер структуры их популяций. Цель исследования – обобщение имеющейся информации с учетом современных данных для разработки конкретных рекомендаций по охране редких видов бобовых на изучаемой территории. Исследование популяций изучаемых видов и растительных сообществ с их участием осуществляли традиционными методами. Анализ распространения видов проведен на основе базы данных локалитетов редких растений, разработанной для Республики Бурятия и включающей актуальную информацию из последнего переиздания Красной книги для данной территории. Рассмотрены хорология, эколого-ценотическая приуроченность и структура популяций редких видов семейства бобовых (Fabaceae Lindl.) в Бурятии. Проведена комплексная оценка структуры популяций ключевых видов с учетом особенностей их фитоценотической и географической приуроченности. Изученные популяции редких бобовых большей частью являются неполночленными (часто отсутствуют пре- и постгенеративные особи), дефинитивными, нормальными, зрелыми. Мономодальные спектры характерны для ценопопуляций из ненарушенных и малонарушенных местообитаний с пиком на средневозрастных особях. При наличии антропогенного воздействия или других экзогенных факторов наблюдаются бимодальные онтогенетические спектры. Стратегия охраны изучаемых видов должна основываться на территориальной охране и рациональном использовании сообществ с их участием. Необходимы дальнейшие исследования по изучению биологии и экологии видов, строгая охрана изолированных местообитаний, ведение регулярного мониторинга численности в известных популяциях.

Ключевые слова: Fabaceae, редкие растения, хорология, эколого-ценотическая приуроченность, охрана популяций.

Цитирование: Санданов, Д.В. Редкие бобовые (Fabaceae Lindl.) Бурятии: географическое распространение, эколого-ценотическая приуроченность, популяционное разнообразие и вопросы охраны / Д.В. Санданов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 81-93. DOI: 10.17516/1997-1389-0287

Введение

Изучение редких и исчезающих видов растений природной флоры России, а также отдельных ее регионов является важным звеном в комплексе мероприятий по охране растительного мира и его генофонда. Исследования редких видов растений широко проводятся по следующим направлениям: изучение таксономической принадлежности, фитоценотической и экологической приуроченности, составление региональных сводок и т.д. На первом этапе были выявлены основные местообитания редких и исчезающих видов и проведена предварительная оценка их статуса. В дальнейшем получили развитие исследования по картированию природных местообитаний, мониторингу состояния популяций в пределах естественного ареала, созданию банка данных по биологии и экологии малоизученных видов, а также разработке приемов и методов сохранения разнообразия редких и исчезающих видов. В последнее время при изучении редких видов растений все чаще используется комплексный подход с привлечением различных методов (Heuwood, Irgondo, 2003 и др.).

Установление основных причин ограниченного распространения и малочисленности популяций редких видов растений также является необходимым этапом в сохранении флористического разнообразия. Основные характеристики для выделения редких видов природной флоры: узкий географический ареал, наличие вида в нескольких специфических местообитаниях, а также формирование малых изолированных популяций на протяжении всего ареала. Уникальность и специфичность флоры Бурятии тесно связана с общим генезисом и историей развития флоры Байкала. При этом в горных и степных районах Бурятии сохранились многие эндемичные и реликтовые виды растений, кото-

рые на сегодня включены в категорию редких и исчезающих (Пешкова, 2001).

Семейство бобовых признано одним из крупнейших во флоре Сибири с большим числом редких видов (более 60 видов). Подробное изучение редких бобовых в течение последних лет в Республике Бурятия позволило выявить новые местонахождения, особенности ареалов видов и характер структуры популяций ключевых видов. Целью данной работы было обобщение имеющейся информации с учетом современных данных, что позволит разработать конкретные рекомендации по охране редких видов бобовых на изучаемой территории.

Материалы и методы

Распространение редких бобовых растений оценивалось на основе разработанной ГИС-базы данных (Санданов, 2016). Поясно-зональные группы и хорология редких видов приведены согласно данным Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984). При определении экологических групп растений в основном использовались данные Н. Улзийхутага (2003). Для некоторых видов сведения по экологии уточнялись на основе данных литературы и результатов собственных исследований. Латинские названия видов приведены согласно Конспекту флоры Азиатской России (2012).

Для выявления экологических факторов, отвечающих за дифференциацию растительных сообществ с участием редких видов бобовых, был применен метод непрямой (DCA) ординации (Hill, Gauch, 1980), реализованный в программе PAST 3.06 (Hammer et al., 2001). В основу работы положено 68 геоботанических описаний (с участием *Astragalus galactites* – 26, *A. chorinensis* – 33, *Glycyrrhiza uralensis* – 9 описаний), выполненных в 2007-2015 гг. по стандартным методикам на

площадках в 100 м². Основные параметры популяций изучались с использованием традиционных методов (Ценопопуляции..., 1976; Одум, 1986; Zhivotosky, 2001).

Результаты и обсуждение

Анализ распространения редких бобовых на территории Бурятии показал приуроченность их местообитаний к долинам основных рек, часть местонахождений отмечена на побережье озера Байкал (рис. 1). Основные кластеры распространения видов находятся в долинах рек Селенга и Уда, в Баргузинской и Тункинской котловинах, на Восточном Саяне.

Наибольшее число местообитаний отмечено для *Caragana jubata*. Этот вид имеет общеазиатский ареал, встречается в высокогорьях и лесном поясе, часто образует заросли в долинах рек. Популяции вида подвержены нерегулируемой заготовке особей для

лекарственных целей. Большая часть местообитаний в Бурятии охраняется на территории Тункинского национального парка и Джергинского заповедника (табл. 1).

Анализ данных показывает, что большинство редких бобовых Бурятии относится к степным видам с эндемичным типом ареала. Это отражается и на экологии видов, в основном это растения засушливых местообитаний (эуксерофиты, ксеромезофиты и мезоксерофиты).

На юге Бурятии в долинах рек Селенга и Джиды широко встречаются степные виды редких бобовых, такие как *A. galactites*, *A. chorinensis* и *G. uralensis*. *A. galactites* часто встречается в гемипсаммофитных дерновиннозлаковых степях и псаммофитно-разнотравных ильмовниках с доминированием таких видов, как *Potentilla acaulis* L., *Artemisia frigida* Willd., *Thymus baicalensis* Serg, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.)

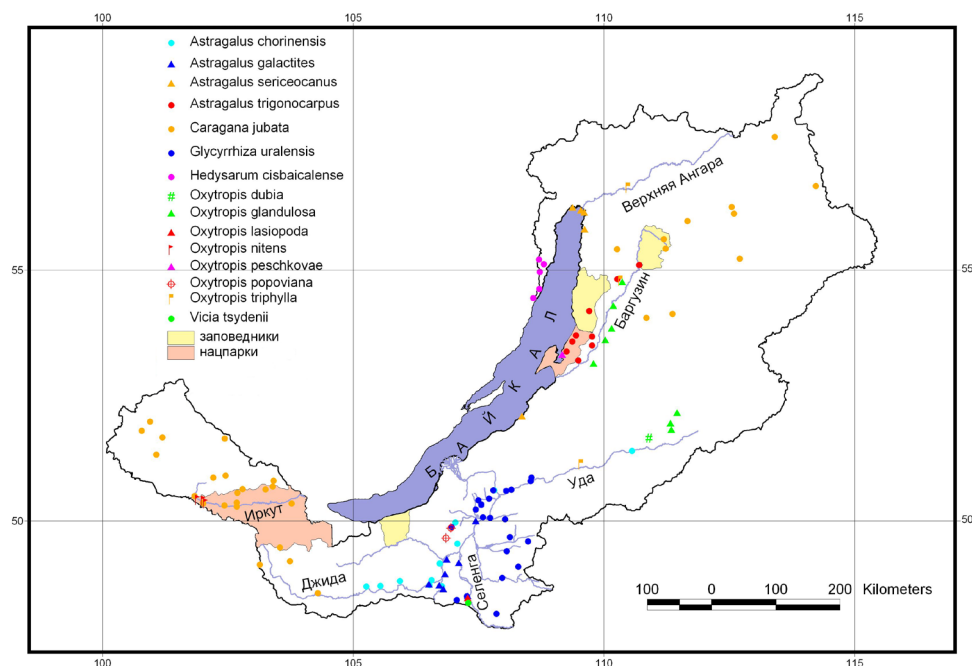


Рис. 1. Распространение редких видов сем. Fabaceae на территории Бурятии

Fig. 1. Distribution of rare species of the Fabaceae family in Buryatia

Таблица 1. Краткая характеристика редких видов сем. Fabaceae Бурятии

Table 1. Brief characteristic of rare species of the Fabaceae family in Buryatia

Название вида	Статус	ПЗГ	ХГ	ЭГ	Наличие вида на ООПТ Байкальского региона
<i>Astragalus chorinensis</i> Bunge	3 (NT)	ГС	ЮС	ЭК	БЛЗ, ПНП
<i>Astragalus galactites</i> Pall.	4 (DD)	СС	ЮС	ЭК	ДЗ
<i>Astragalus sericeocanus</i> Gontsch.	3 (NT)	СХ	ЭН	П	-
<i>Astragalus trigonocarpus</i> (Turcz.) Bunge	3 (NT)	ММ	ЭН	ЭМ	БРЗ, ЗНП
<i>Caragana jubata</i> (Pall.) Poir.	2 (VU)	ММ	ОА	МКР	БЛЗ, ДЖЗ, ТНП
<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	2 (VU)	СС	ОА	МК	ПНП (заносное)
<i>Hedysarum cisbaicalense</i> Malysch.	3 (NT)	ВВ	ЭН	ЭМ	БЛЗ, ПНП
<i>Oxytropis dubia</i> Turcz.	4 (DD)	ЛС	ЭН	КМ	-
<i>Oxytropis glandulosa</i> Turcz.	3 (NT)	СС	ЭН	КМ	-
<i>Oxytropis lasiopoda</i> Bunge	16 (EN)	СС	ЮС	ПГ	-
<i>Oxytropis nitens</i> Turcz.	3 (NT)	ГС	ЮС	КП	ТНП
<i>Oxytropis peschkovae</i> M. Pop.	16 (EN)	ГС	ЭН	КМ	БЛЗ, ЗНП, ПНП
<i>Oxytropis popoviana</i> Peschkova	3 (NT)	ГС	ЭН	МК	БЛЗ, ПНП
<i>Oxytropis triphylla</i> (Pall.) Pers.	3 (NT)	ГС	ЭН	ЭК	БРЗ, ПНП
<i>Vicia tsydenii</i> Malysch.	1a (CR)	СС	ЭН	П	-

Примечание: Категории статуса редкости видов приведены согласно Красной книге Республики Бурятия (2013). Поясно-зональные группы (ПЗГ): ВВ – альпийская, ММ – монтанная, СХ – светлохвойно-лесная, ЛС – лесостепная, СС – собственно степная, ГС – горно-степная. Хорологические группы (ХГ): ЭН – эндемичная, ЮС – южносибирская, ОА – общеазиатская. Экологические группы (ЭГ): ЭК – эуксерофит, МК – мезоксерофит, КМ – ксеромезофит, ЭМ – эумезофит, МКР – мезокриофит, ПГ – псаммогаллофит, П – псаммофит, КП – ксеропетрофит. ООПТ: БРЗ – Баргузинский заповедник, БЗ – Байкальский заповедник, ДЖЗ – Джергинский заповедник, БЛЗ – Байкало-Ленский заповедник, ДЗ – Даурский заповедник, ЗНП – Забайкальский национальный парк, ТНП – Тункинский национальный парк, ПНП – Прибайкальский национальный парк.

Keng, *Koeleria cristata* (L.) Pers. s.str. и *Festuca dahurica* (St.-Yves) V. Krecz. et Bobrov. Данные сообщества располагаются по выровненным подгорным шлейфам на песчаных почвах и подвержены пастбищной дигрессии. Гораздо реже вид отмечается в составе разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Однако и здесь сообщества с его участием характеризуются сильным выпасом, что индицируется высоким обилием *P. acaulis*, *A. frigida*, *Carex duriuscula* С.А. Мей. В травостое часто доминируют *Stipa krylovii* Roshev., *S. baicalensis* Roshev., *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Th. baicalensis*, *C. squarrosa*, *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom. Приуроченность вида к фитоценозам, где наблюдается сильный выпас,

косвенно может свидетельствовать о невысокой конкурентной способности и патиентной стратегии, которая позволяет виду сохраняться в составе степных сообществ.

Сообщества с участием *A. chorinensis* большей частью имеют выраженный петрофитный характер. Это разнотравно-селагинелловые, разнотравно-селагинеллово-алтайскохамеродосовые, ленскоовсяницевые, арктогероно-тимьяновые, алтайскохамеродосово-горноколосниковые степи. Встречаются также и дигрессионные варианты этих сообществ. Помимо вышеуказанных видов в травостое часто доминируют такие виды, как *Carex argunensis* Turcz. ex Trev., *Artemisia monostachya* Bunge ex Maxim., *Filifolium*

sibiricum (L.) Kitam. Лимитирующими факторами численности вида выступают эндогенные (особенности биологии размножения: отсутствие вегетативного и затрудненное генеративное вследствие активного поедания семян фитофагами) и экзогенные (чрезмерная пастбищная нагрузка, особенно выпас коз и овец, весенние степные палы) (Красная..., 2013).

G. uralensis отмечается в разнотравно-крыловоковыльных, крыловоковыльно-китайсколеймусовых, разнотравно-кистевидно-мятликовых степях. На юге Бурятии единично встречается в степях с доминированием *Stipa grandis* P. Smirn.

Все изученные виды характеризовались низким обилием, в большинстве изученных сообществ их проективное покрытие составляет <1 %. В некоторых случаях отмечено со-

доминирование *G. uralensis*, что прежде всего связано с активным вегетативным разрастанием и формированием куртин. Разнообразие сообществ с участием вида (рис. 2), скорее всего, также связано с тем, что его ценокомплекс включает группы ассоциаций степных, луговых и кустарниковых сообществ (Бойков, 2005). В последние годы наблюдается сокращение площадей естественных насаждений солодки в Бурятии вследствие распашки земель и заготовки корней и корневищ в лекарственных целях. Поэтому для сохранения генофонда вида в Бурятии необходим мониторинг за состоянием популяций и организация заказников в Заиграевском, Тарбагатайском и Мухоршибирском районах (Харитонов и др., 1999). К.Ш. Шагжиев с соавторами (2014) предлагают создание на территории Селенгинской Даурии государственного степного

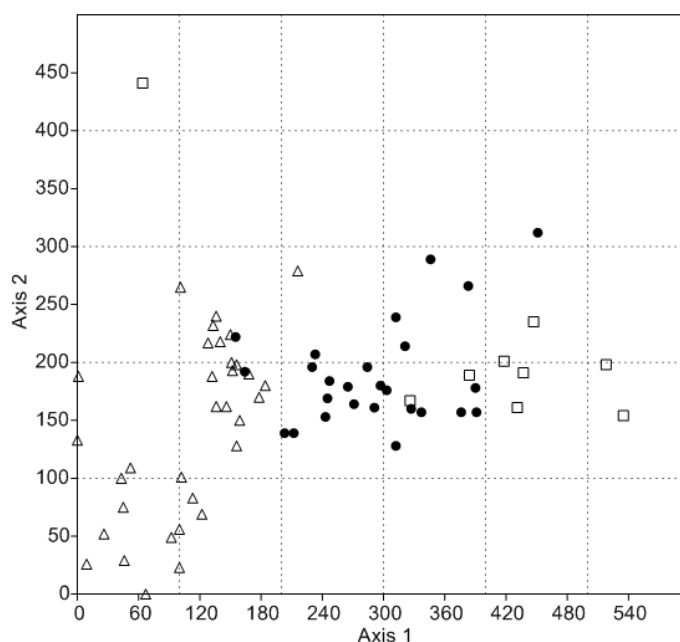


Рис. 2. DCA-ординация степных сообществ с участием редких видов сем. Fabaceae. Треугольниками обозначены сообщества с участием *Astragalus chorinensis*, точками – сообщества с участием *Astragalus galactites*, квадратами – сообщества с участием *Glycyrrhiza uralensis*

Fig. 2. DCA-ordination of steppe communities including rare species of the Fabaceae family. Plant communities including *Astragalus chorinensis*, *Astragalus galactites* and *Glycyrrhiza uralensis* are represented by triangles, dots and squares, respectively

заповедника, необходимость которого обусловлена наличием на территории большого числа редких, эндемичных и реликтовых растений. Организация такого заповедника позволила бы обеспечить охраной многие редкие растения, включая и вышеуказанные виды бобовых.

Анализ геоботанических описаний с участием данных видов на основе ДСА-ординации выявил различия в их экологии (рис. 2). Ось 1 ДСА-ординации отражает изменение на градиенте увлажнения, 2-я ось связана с комплексным градиентом, где основную роль играют взаимосвязанные тренды богатства и засоленности почв и гранулометрического состава почв. Эти особенности распределения можно предположить на основе экологии изучаемых видов и их ценотической приуроченности. Проведенный анализ позволил подтвердить вклад основных факторов, ответственных за дифференциацию степных сообществ на юге Бурятии.

На севере Бурятии несколько редких видов приурочены к Баргузинскому хребту и Баргузинской котловине (рис. 1). Это такие виды, как *Astragalus trigonocarpus*, *Oxytropis peschkovae*, *O. triphylla*, *O. glandulosa*. Ранее в ходе экспедиционных исследований 2009 г. нами было обнаружено местонахождение *O. triphylla* на Баргузинском хребте в 4 км к западу от курорта «Алла» Курумканского района (Селютин и др., 2010). После находки вида нами были проанализированы основные гербарные коллекции России. В итоге не было выявлено упоминаний вида в этом местонахождении. Недавно в гербарии им. П.Н. Крылова Томского университета (ТК) был обнаружен образец, собранный В.И. Курбатским в 1982 г. в этом же месте. Удивительно, что сборы этого интересного вида в необычном местонахождении не были ранее упомянуты в крупных флористических сводках. Данный

образец находится не в лучшем состоянии (с облетевшими листочками и плодами). По-видимому, этот гербарный лист *O. triphylla* определенное время не был представлен в основном фонде, в результате чего нам не удалось с ним поработать.

Ценопопуляция в окрестностях Аллы нормальная, полночленная, зреющая, с преобладанием генеративных особей и малым числом сенильных растений. Данные мониторинга численности этой ценопопуляции с 2009 по 2016 гг. показали, что за время наблюдений в ее онтогенетической структуре не произошло значительных изменений, а плотность особей немного увеличилась (рис. 3). Увеличение плотности можно связать с тем, что при каждом учете численности нами выявлялось наличие особей на большей территории. Так, в 2012 и 2016 гг. были отмечены группы особей (в основном растения прегенеративного периода) вида в расщелинах скал, не зафиксированные при первичном мониторинге. В итоге изученная площадь популяции в 2009 г. составляла 140 кв. м и была представлена 54 особями, а в 2016 г. эти же показатели равнялись 280 кв. м и 70 особей соответственно.

В течение полевых сезонов 2014-2015 гг. было найдено еще три новых местообитания этого вида: в Заиграевском районе, в окрестностях с. Унэгэтэй, в Хоринском районе, возле с. Удинск и в Курумканском районе, в окр. с. Сахули (Чимитов и др., 2017). Эти находки позволили существенно расширить представление о современном распространении вида на территории Бурятии. В дальнейшем необходимо продолжить поиск новых местонахождений и организовать регулярный мониторинг численности в известных популяциях.

A. trigonocarpus является эндемиком Баргузинского хребта, где встречается в лесном и подгольцовом поясах, на каменистых луговых склонах и лесных опушках. Во вре-

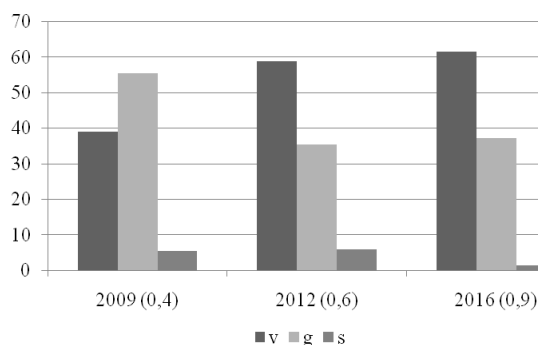


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Oxytropis triphylla* в разные годы исследований. По оси абсцисс указаны онтогенетические периоды (v – виргинильный, g – генеративный, s – сенильный), по оси ординат – численность особей, в % от общего числа. После годов исследования в скобках приведена плотность ценопопуляций *O. triphylla* (особей/м²)

Fig. 3. Ontogenetic structure of *Oxytropis triphylla* cenopopulations in different years of study. The X-axis represents ontogenetic periods (v – virginile, g – generative, s – senile), the Y-axis represents the percentage of individuals. Cenopopulation density of *O. triphylla* (ind./m²) is given in brackets

мя полевых исследований 2012 г. нами были обнаружены новые местообитания вида в долинах рек Алла и Ульзыха. Анализ местообитаний вида на Баргузинском хребте показал в лесном поясе приуроченность вида к более-менее широким долинам рек на высоте более 750 м над у. м. Изученные ценопопуляции вида нормальные, неполночленные, дефинитивные, с максимумом на среднегенеративных особях. В популяциях часто наблюдается низкий процент или отсутствие ювенильных, имматурных и сенильных растений.

Интересный характер распространения имеет узколокальный эндемик озера Байкал *A. sericeocanus*. Основные местообитания вида находятся на северном побережье Байкала (острова Ярки и Миллионный, берег Дагарской губы). Изолированное местообитание вида в урочище «Пески» около с. Турка Прибайкальского района, по-видимому, сохранилось лишь благодаря успешной адаптации популяции в течение длительного периода времени к особым условиям обитания. Об этом свидетельствуют стабильные характеристики экологической плотности особей в

ценопопуляции, а также структуры ценозов в различные годы исследования (Sandanov et al., 2014). Кариологический анализ во всех известных популяциях вида выявил, что наиболее симметричным кариотипом характеризуются особи из окрестностей с. Турка, что свидетельствует о долговременной изоляции (Konichenko et al., 2014). Эти данные также подтверждаются результатами исследования молекулярно-генетических маркеров (Selyutina et al., 2016).

Особую группу составляют виды, очень редко встречающиеся на территории Бурятии: *Oxytropis dubia*, *O. lasiopoda*, *O. nitens*, *O. peschkovae*, *O. popoviana*, *Vicia tsydenii*. Большинство из них характеризуется высоким природоохранным статусом (табл. 1). *O. dubia* имеет неопределенный статус, т.к. образцы вида были собраны около 170 лет назад близ с. Погроменск (современное название – с. Комсомольское Еравнинского района Бурятии). Это единственное местонахождение вида на территории России (Красная..., 2008). Поисковые работы 2014 и 2015 гг. в данном местонахождении и близлежащих окрестно-

стях не дали результатов. Если произрастание вида на территории Бурятии в дальнейшем не будет подтверждено, то в следующем издании Красной книги Российской Федерации и Красной книги Республики Бурятия необходимо отнести данный вид к категории 0 (вероятно, исчезнувшие виды или подвиды). Схожая ситуация наблюдается с местообитанием *O. lasiopoda* в окрестностях с. Усть-Киран Кяхтинского района Бурятии (Флора Сибири, 1994). На современном этапе исследований не было зарегистрировано находок этого вида на территории Бурятии, имеются лишь сведения о его местонахождении в окрестностях пос. Петровский Завод Забайкальского края.

Необходимо обеспечить строгую охрану краевые популяции редкого вида *O. nitens*, находящиеся на территории Тункинского национального парка (рис. 1, табл. 1). Последними исследованиями показано, что при увеличении антропогенной нагрузки наблюдается снижение жизненности и плотности популяций, неполночленность возрастного спектра, средние и низкие показатели мощности растений (Селютина и др., 2014).

Обследование классического местообитания *O. peschkovae* на Крутогубском мысе Чивыркуйского залива в 2012 г. позволило подтвердить ранние сборы М.Г. Попова (Попов, Бусик, 1966). Популяция вида была представлена только семью генеративными особями. Изученные нами популяции вида в Приольхонье характеризовались невысокой плотностью (в среднем 0,7–1,3 особей/кв. м), полночленностью (но с низкой численностью особей прегенеративного периода) и максимумом на генеративных особях. В геоботанических описаниях различных степных сообществ данной территории довольно часто встречаются лишь единичные особи вида.

Местонахождения *O. poroviana* также в большей степени характерны для степей При-

ольхонья, но в последние годы было найдено две популяции на территории Селенгинского района Бурятии. В августе 2015 г. нами было проведено изучение популяционной структуры в данных местообитаниях. Популяция в окрестностях с. Бараты характеризовалась бимодальным онтогенетическим спектром с пиками на виргинильных и среднегенеративных особях. Экологическая плотность составила 0,35, эффективная – 0,14 особей/кв. м. Популяция возле с. Ягодное нормальная, неполночленная с максимумом на среднегенеративных особях. Показатели плотности были ниже 0,19 (экологическая) и 0,16 особей/кв. м (эффективная).

Узколокальный эндемик *V. tsydenii* отмечен на территории Бурятии только в окрестностях с. Киран Кяхтинского района (единственное местонахождение вида в России). В настоящее время все ценопопуляции вида нормальные, с преобладанием средневозрастных растений, особи на южных склонах дюн характеризуются наибольшими морфометрическими параметрами (Boikov, Sutkin, 2012).

Наименее изученным редким видом бобовых на территории Бурятии является *Hedysarum cisbaicalense*, для которого известно несколько местонахождений на северо-западной части Байкала (рис. 1). Основная часть ареала вида расположена в Иркутской области, где вид охраняется на территории Байкало-Ленского заповедника и Прибайкальского национального парка (табл. 1). На Байкальском хребте в Иркутской области встречаются фитоценозы с высоким обилием данного вида: местами в тундрах проективное покрытие почвы копеечником достигает 60 % (Красная..., 2010). Относительная труднодоступность местообитаний и отсутствие антропогенного влияния позволяют предполагать возможность сохранения природных популяций вида. Ограниченное распростра-

нение вида на западном побережье Байкала, по-видимому, связано с узостью его экологической амплитуды.

Заключение

Редкие виды сем. Fabaceae на территории Бурятии большей частью представлены малыми и изолированными популяциями, которые могут быть расположены в пределах дизъюнктивного ареала одной флористической или географической единицы (например, Байкальская Сибирь) или находиться в пределах узкого ареала. Изученные виды в основном представлены стержнекорневыми многоглавыми травянистыми многолетниками с поликарпическими побегами розеточного типа и относятся к каудексообразующим биоморфам моноцентрического типа. Все изученные виды относятся к долгоживущим видам растений (продолжительность жизни до 80 лет и более). Изученные популяции редких бобовых в подавляющем большинстве являются неполночленными (часто отсутствуют пре- и постгенеративные особи), дефинитивными, нормальными, зрелыми. Мономодальные спектры характерны для ценопопуляций из ненарушенных и малонарушенных местообитаний с пиком на средневозрастных особях. При наличии антропогенного воздействия или других экзогенных факторов наблюдаются бимодальные онтогенетические спектры. Высокая доля генеративных растений в большинстве изученных популяций в сочетании с длительным генеративным периодом создает возможности для их возобновления и устойчивого существования.

Среди редких бобовых Бурятии отмечается большое число эндемичных растений. В основном, это эндемики Байкальской Сибири. Большая часть изученных видов охраняется в ООПТ различного ранга на территории Байкальской Сибири, но необходимо

отметить, что охваченность охраной на данном этапе недостаточна. На территории Бурятии 10 видов редких эндемиков находятся за пределами ООПТ, среди которых многочисленны растения семейства Fabaceae, такие как *A. sericeocanus*, *H. cisbaicalense*, *O. dubia*, *O. glandulosa*, *O. popoviana*, *V. tsydenii* (Санданов, 2016). Сохранению редких видов бобовых Бурятии может способствовать создание новых охраняемых территорий, например степного заповедника в Селенгинской Даурии (Шагжиев и др., 2014). Также необходимо расширение границ имеющихся ООПТ для обеспечения комплексной охраны видов. При невозможности или нецелесообразности организации ООПТ на локальных участках имеет смысл проведение подробной инвентаризации местообитаний и экологии редких видов на основе выделения ключевых ботанических территорий. В этом направлении уже ведутся исследования (Холбоева и др., 2015).

Особый интерес представляет дальнейшее изучение редких видов рода *Oxytropis*, среди которых много эндемиков и реликтов. Большая часть этих видов встречается на территории Бурятии малочисленными и изолированными популяциями или даже несколькими особями. Численность некоторых популяций остролодок снижается вследствие антропогенного воздействия, низкого генетического разнообразия, природно-климатических изменений.

Стратегия охраны редких видов сем. Fabaceae должна основываться на территориальной охране и рациональном использовании сообществ с их участием. Также необходимы дальнейшие исследования по изучению биологии и экологии видов, строгая охрана изолированных местообитаний, ведение регулярного мониторинга численности в известных популяциях.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, проект №16-04-01399 и частично в рамках государственного задания по теме № АААА-А17-117011810036-3.

The work was supported by the RFBR grant, Project No. 16-04-01399, and was partly conducted in the framework of the State Assignment on Project No. АААА-А17 - 117011810036-3.

Список литературы / References

Бойков Т.Г. (2005) *Уникальные объекты растительного мира Центральной Сибири: разнообразие, пространственно-временное распределение, особенности и перспективы охраны*. Новосибирск, Наука, 181 с. [Boikov T.G. (2005) *Unique plants of Central Siberia: diversity, space-temporal distribution, distinctive features and prospects of protection*. Novosibirsk, Nauka, 181 p. (in Russian)]

Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения (2012) Новосибирск, Изд-во СО РАН, 640 с. [*A conspectus of flora of Asian Russia: Vascular plants* (2012) Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 640 p. (in Russian)]

Красная книга Иркутской области (2010) Иркутск, ООО Изд-во «Время странствий», 480 с. [*Red Data Book for Irkutsk region* (2010) Irkutsk, Vremya stranstviy, 480 p. (in Russian)]

Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов (2013) Улан-Удэ, Изд-во БНЦ СО РАН, 688 с. [*Red Data Book for the Republic of Buryatia. Rare and endangered species of animals, plants, and fungi* (2013) Ulan-Ude, Buryat Scientific Center of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 688 p. (in Russian)]

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (2008) М., Товарищество научных изданий КМК, 855 с. [*Red Data Book for the Russian Federation (plants and fungi)* (2008) Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 855 p. (in Russian)]

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. (1984) *Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье)*. Новосибирск, Наука, 264 с. [Malyshev L.I., Peshkova G.A. *Distinctive features and genesis of Siberian flora (Western and Eastern parts of Baikal)* (1984) Novosibirsk, Nauka, 264 p. (in Russian)]

Одум Ю. (1986) *Экология. Т. 2*. М., Мир, 209 с. [Odum E. (1986) *Ecology. Vol. 2*. Moscow, Mir, 209 p. (in Russian)]

Пешкова Г.А. (2001) *Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири*. Новосибирск, Наука, 192 с. [Peshkova G.A. (2001) *Florogenetic analysis of the steppe flora of the mountains in Southern Siberia*. Novosibirsk, Nauka, 192 p. (in Russian)]

Попов М.Г., Бусик В.В. (1966) *Конспект флоры побережий озера Байкал*. М.-Л., Наука, 215 с. [Popov M.G., Busik V.V. (1966) *A conspectus of Lake Baikal shoreline flora*. Moscow, Leningrad, Nauka, 215 p. (in Russian)]

Санданов Д.В. (2016) Геоинформационный анализ распространения редких сосудистых растений на территории Бурятии. *Ученые записки Забайкальского государственного университета. Серия Естественные науки*, 11 (1): 38-45 [Sandanov D.V. (2016) GIS-analysis of rare vascular plants distribution on the territory of Buryatia. *Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Natural Sciences* [Uchenye zapiski Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki], 11 (1): 38-45 (in Russian)]

Селютин И.Ю., Кониченко Е.С., Рупышев Ю.А. (2014) Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций редкого вида *Oxytropis nitens* (Fabaceae) на северной границе ареала. *Ботанический журнал*, 99(9): 1001-1009 [Selyutina I.Yu., Konichenko E.S., Rupishev Yu.A. (2014) Ontogeny and ontogenetic structure of coenopopulations of a rare species *Oxytropis nitens* (Fabaceae) on the northern limit of its range. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 99(9): 1001-1009 (in Russian)]

Селютин И.Ю., Санданов Д.В., Кониченко Е.С. (2010) Находка в Республике Бурятия *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) – эндемика западного побережья оз. Байкал. *Ботанический журнал*, 95(8): 1164-1170 [Selyutina I.Yu., Sandanov D.V., Konichenko E.S. (2010) The finding of endemic species *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) in the Republic of Buryatia. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 95(8): 1164-1170 (in Russian)]

Улзийхутаг Н. (2003) *Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение)*. Улан-Батор, 588 с. [Ulziikhutag N. (2003) *Legumes of Mongolia (taxonomy, ecology, geography, phylogeny, and practical importance)*. Ulaanbataar, 588 p. (in Russian)]

Флора Сибири. Т. 9: Fabaceae (Leguminosae) (1994) Новосибирск, Наука, 280 с. [Flora of Siberia. Vol. 9: Fabaceae (Leguminosae) (1994) Novosibirsk, Nauka, 280 p. (in Russian)]

Харитонов Ю.Д., Бойков Т.Г., Швецова Н.Е., Буинова М.Г. (1999) Распространение и запасы сырья *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. в Западном Забайкалье. *Разнообразие растительного покрова Байкальского региона*. Улан-Удэ, Изд-во Бурятского госуниверситета, с. 96–97 [Kharitonov Yu.D., Boikov T.G., Shvetsova N.E., Buinova M.G. (1999) Distribution and resources of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in Western Transbaikalia. *Diversity of vegetation cover of the Baikal region*. Ulan-Ude, Buryat State University, p. 96-97]

Холбоева С.А., Банаева С.Ч., Басхаева Т.Г. (2015) Ключевая ботаническая территория «Загустайский вал» (Республика Бурятия). *Вестник Бурятского госуниверситета*, 4(1): 144-148 [Kholboeva S.A., Banaeva S.Ch., Baskhaeva T.G. (2015) The plant key area ridge Zagustay (Republic of Buryatia). *The Buryat State University Bulletin* [Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta], 4(1): 144-148 (in Russian)]

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) (1976) М., Наука, 215 с. [Cenopopulations of plants (main terms and structure) (1976) Moscow, Nauka, 215 p. (in Russian)]

Чимитов Д.Г., Иметхенова О.В., Найданов Б.Б., Санданов Д.В., Кривенко Д.А. (2017) Новые данные о распространении *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) и *Stipa glareosa* (Poaceae) в Республике Бурятия. *Растительный мир Азиатской России*, 1: 10-18 [Chimitov D.G., Imetkhenova O.V., Naidanov B.B., Sandanov D.V., Krivenko D.A. (2017) New data relating to the distribution *Oxytropis triphylla* (Fabaceae) and *Stipa glareosa* (Poaceae) in the Republic of Buryatia. *Plant Life of Asian Russia* [Rastitel'nyj mir Aziatskoi Rossii], 1: 10-18 (in Russian)]

Шагжиев К.Ш., Намзалов Б.Б., Елаев Э.Н., Иванова О.А. (2014) О концепции организации государственного степного заповедника «Селенгинская Даурия» в Республике Бурятия. *Вестник Бурятского госуниверситета*, 4 (1): 37-45 [Shagzhiev K.Sh., Namsalov B.B., Elayev E.N., Ivanova O.A. (2014) On the conception of establishment a state steppe reservation “Selenginskaya Dauria” in the Republic of Buryatia. *The Buryat State University Bulletin* [Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta], 4(1): 37-45 (in Russian)]

Boikov T.G., Sutkin A.V. (2012) Ecophytocenotic features of *Vicia tsydenii* Malysch. in Southern Transbaikalia. *Russian Journal of Ecology*, 43(5): 367-372

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): art.4

Heywood V.H., Iriondo J.M. (2003) Plant conservation: old problems, new perspectives. *Biological Conservation*, 113(3): 321-335

Hill M.O., Gauch H.G. (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42(1-3): 47-58

Konichenko E.S., Selyutina I.Yu., Dorogina O.V., Sandanov D.V. (2014) Karyotype studies endemic plant species *Astragalus sericeocanus* Gontsch. (Fabaceae) around Lake Baikal, Siberia. *Caryologia*, 67(2): 172-177

Sandanov D.V., Selyutina I.Yu., Dulepova N.A. (2014) Structure of plant communities and cenopopulations of *Astragalus sericeocanus* Gontsch. on the shore of Lake Baikal. *Contemporary Problems of Ecology*, 7(2): 237-245

Selyutina I.Yu., Konichenko E.S., Dorogina O.V., Sandanov D.V. (2016) Genetic diversity of the endangered endemic milkvetch *Astragalus sericeocanus* Gontsch., *Fabaceae* from Lake Baikal region. *Biochemical Systematics and Ecology*, 68: 163-169

Zhivotosky L.A. (2001) Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*, 32(1): 1-5

DOI: 10.17516/1997-1389-0295

УДК 581.442:582.949.2

Rhythm of Seasonal Development and Minor Life Cycle of *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) in Khakasia

Vera A. Cheryomushkina^a and Irina N. Barsukova^{*b}

^a*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*

^b*Katanov Khakass State University
Abakan, Russian Federation*

Received 16.02.2017, received in revised form 02.05.2017, accepted 14.06.2017, published online 20.05.2019

Abstract. Seasonal rhythms of plant development are related to plant adaptation to surrounding ecological coenotic and climatic conditions. To discover the patterns of seasonal development of plants in different phytocoenoses, it is essential to observe individual shoots and the entire course of shoot formation. So far the data on the rhythm of seasonal development of *Prunella vulgaris* L., a plant of the circumboreal region, have been available for the European part of Russia only. We examined the rhythm of seasonal development and minor life cycle of *Prunella vulgaris* L., the long-rhizome life form, in Siberia (Khakasia) in 2012-2013. Observations were carried out in a forest meadow every 5-7 days in the spring-summer-autumn period and 1-2 times a month in the winter. The development of dicyclic meso-rosetted and winter monocyclic semi-rosetted generative monocarpic shoots was observed using the method by I.G. Serebryakov. It was determined that the differentiation of vegetative and generative spheres in *Prunella vulgaris* L. shoots in Siberia occurs in early spring within the year of flowering. The species forms spring and autumn leaf generations and phenologically can be described as a summer-winter green plant with a long growing season. The period of shoot development from its initiation to dying the above-ground parts lasts 26 and 14 months in dicyclic meso-rosetted shoots and winter monocyclic semi-rosetted shoots, respectively. In both cases the development of the primordial shoot inside the bud lasts 8 months while the duration of shoot development after emerging from the bud varies. The latter phase lasts 18 months in dicyclic meso-rosetted shoots and only 6 months in winter monocyclic semi-rosetted shoots. Start times and duration of phenological phases (budding, flowering, fruiting and dissemination) are related to the weather conditions in the habitats including fluctuations in air temperature, precipitation patterns and types.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: saphronovairina@mail.ru

Keywords: *Prunella vulgaris* L., minor life cycle, shoot formation, seasonal development, phenological phase, Khakasia.

Citation: Cheryomushkina V.A., Barsukova I.N. Rhythm of seasonal development and minor life cycle of *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) in Khakasia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 94-108. DOI: 10.17516/1997-1389-0295

Ритм сезонного развития и малый жизненный цикл *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в Хакасии

В.А. Черемушкина^а, И.Н. Барсукова^б

^аЦентральный Сибирский Ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск

^бХакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова
Российская Федерация, Абакан

Аннотация. Ритмы сезонного развития растений отражают их приспособление к окружающим эколого-ценотическим и климатическим условиям произрастания. Раскрытие закономерностей сезонного развития растений в разных фитоценозах возможно только при изучении каждого отдельного побега и хода побегообразования в целом. Материалы о сезонном ритме развития *Prunella vulgaris* L., имеющего циркумбореальный ареал, касаются только европейской части России. В связи с этим нами в 2012-2013 гг. в Сибири (Хакасия) изучен ритм сезонного развития и малый жизненный цикл растений *Prunella vulgaris* L. длиннокорневищной жизненной формы. Наблюдения за генеративными монокарпическими побегами – дициклическими среднерозеточными и озимыми моноциклическими полурозеточными – проводили в условиях лесного луга, в весенне-летне-осенний период через 5-7 дней, в зимний – 1-2 раза в месяц. В работе использована методика И.Г. Серебрякова. Установлено, что дифференциация вегетативной и генеративной сфер у побегов *Prunella vulgaris* L. в Сибири происходит ранней весной в год цветения особи. Растения формируют весеннюю и осеннюю генерации листьев и по характеру фенологического развития относятся к длительно вегетирующим летне-зимне-зеленым. От момента заложения до отмирания надземной части период развития дициклического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного монокарпических побегов длится 26 и 14 месяцев соответственно. При этом на внутрипочечную фазу развития приходится 8 месяцев. Продолжительность внепочечной фазы развития различается и составляет у дициклического среднерозеточного побега 18 месяцев, у озимого моноциклического полурозеточного побега всего 6 месяцев. Сроки наступления фенологических фаз (бутонизация, цветение, плодоношение, рассеивание зрелов) и их продолжительность связаны с погодными условиями местообитания особей: колебаниями температуры воздуха, количеством осадков и характером их распределения, высотой снежного покрова и временем его схода.

Ключевые слова: *Prunella vulgaris* L., малый жизненный цикл, побегообразование, сезонное развитие, фенологическая фаза, Хакасия.

Цитирование: Черемушкина, В.А. Ритм сезонного развития и малый жизненный цикл *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в Хакасии / В.А. Черемушкина, И.Н. Барсукова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 94-108. DOI: 10.17516/1997-1389-0295

Введение

Наиболее характерной чертой любой биологической системы выступает ритмичность ее жизненных процессов во времени (Сабинин, 1957; Shorina, Derzhavina, 2015). Ритмика растительных организмов проявляется в периодичности их сезонного развития. Вслед за И.Г. Серебряковым (1947) под ритмом сезонного развития мы понимаем ежегодно повторяющееся закономерное чередование определенных биологических процессов и фаз, обычно совпадающее с климатической и формационной ритмикой. Ритмы сезонного развития неодинаковы у разных видов растений. Разнообразие их ритмического поведения в основе своей определяется внутренними закономерностями развития растительных организмов, а также различными мощными и постоянными внешними факторами-регуляторами, которые обуславливают развитие растения в данном местобитании (Серебряков, 1966; Борисова, 1972; Серебрякова, 1976).

Проблеме ритма развития растений и растительных сообществ в целом посвящены работы многих ботаников. В них установлено, что одним из условий глубокого познания и раскрытия закономерностей сезонного развития растений разных фитоценозов является изучение каждого отдельного побега и всего хода побегообразования (Серебряков, 1947, 1966; Борисова, 1972; Серебрякова, 1976; Черемушкина, 2004; Безделева, 2010; Никифоров, 2011;

Gorchakova, 2013; Shorina, Derzhavina, 2015 и др.).

Prunella vulgaris L. (Lamiaceae Lindl.) – черноголовка обыкновенная – имеет обширный ареал, включающий Евразию, Австралию, северную часть Африки и Северную Америку. На евразийском континенте вид простирается от Британских островов до Дальнего Востока, на севере доходит до Арктической зоны, южной границей являются территории Центральной, Юго-Западной и Юго-Восточной Азии (Борисова, 1954; Smith, 1972; Xi-wen, Hedge, 1994). На всем протяжении своего циркумбореального ареала *P. vulgaris* обычно произрастает в полосе предгорий и низкогорий; на лесных опушках, в разреженных березовых лесах и осиновых перелесках, в зарослях кустарников, на влажных, иногда засоленных лугах и полянах, по берегам озер, стариц, на прирусловых галечниках, вдоль лесных дорог. В Сибири для *P. vulgaris* характерна приуроченность к лесостепному и лесному поясам растительности. Ее распространение связано с открытыми, умеренно увлажненными растительными сообществами в составе настоящих, реже – лесных лугов и лишь единично остепненных лугов и зональных гемибореальных лесов (Ermakov, Maltseva, 1999; Королук, Макунина, 2001). Также местообитания вида могут быть приурочены к несформированным сообществам (на отвалах щебня, по обочинам дорог) с сильным антропогенным воздействием. Встречается

на песчаных и на более тяжелых (суглинистых) почвах.

Материалы о сезонном ритме развития *P. vulgaris* разнообразны, но, как правило, касаются европейской части России (Серебряков, 1947; Серебрякова, 1956; Борисова-Гуленкова, 1960; Денисова, 1960; Андреева, 1964). Сведения о сезонном и малом жизненном цикле *P. vulgaris* в Сибири отсутствуют.

Цель исследования – изучение сезонного ритма развития и малого жизненного цикла *P. vulgaris* в Хакасии.

Материалы и методы

Исследования, ранее проведенные на территории Сибири, показали, что *P. vulgaris* – это симподиально нарастающее многолетнее травянистое поликарпическое растение, формирующее на территории Хакасии длиннокорневищную и кистекорневую жизненные формы (Барсукова, Черемушкина, 2014). Сезонное развитие и малый жизненный цикл изучены у особей с наиболее часто встречаемой длиннокорневищной биоморфой.

Исследование проводили в 2012-2013 гг. в Бейском районе Республики Хакасия в окрестностях города Саяногорска (53°00'88,7" с.ш., 91°27'67,6" в.д., 343 м над ур. м.) на мятликово-ежовом (*Dactylis glomerata* L., *Poa sibirica* Roshev., *Alchemilla xanthochlora* Rothm., *Carum carvi* L.) лесном лугу (общее проективное покрытие – 98 %, проективное покрытие вида – 5 %). Осуществляли наблюдения за приводящими к разрастанию особи *P. vulgaris* монокарпическими побегами: дициклическими среднерозеточными и озимыми моноциклическими полурозеточными.

В работе использовали методику И.Г. Серебрякова (1947). При изучении побегообразования генеративные особи выкапывали в весенне-летне-осенний период с периодичностью в 5-7 дней, в зимний – 1-2 раза в ме-

сяц. Под малым жизненным циклом, вслед за С.П. Смеловым (1966), мы понимаем развитие побега от заложения почки до отмирания его надземной части. Малый жизненный цикл описывали на основе анализа 5-10 особей в каждый срок наблюдения. Предварительно особи фиксировали в смеси спирт-глицерин-вода в соотношении 1:1:1. Почки возобновления просматривали при помощи стереомикроскопа Stemi DV4 (Zeiss). Полученные данные по ритмике годичного развития оформляли в виде графиков по типу, предложенному И.Г. Серебряковым (1947), где детально отображается ритмика развития листового аппарата и почек возобновления. Принадлежность к феноритмотипу определяли согласно классификации И.В. Борисовой (1972).

Результаты и обсуждение

В зрелом генеративном онтогенетическом состоянии побеговая система особи представляет собой симподий, состоящий из последовательно сменяющих друг друга побегов разных порядков. Как правило, он образуется за счет разворачивания почек в зоне возобновления побега (апогеотропная часть), которая состоит из 2-5 метамеров. Однако иногда в рост могут пойти перезимовавшие или спящие почки на плагиотропных участках корневищ и образовывать побеги разрастания (Барсукова, Черемушкина, 2014). В этой работе рассмотрен наиболее типичный случай малого жизненного цикла дициклического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного монокарпических побегов *P. vulgaris*.

Развитие дициклического среднерозеточного побега

К началу фазы созревания семян побега I порядка (середина–конец июля) на побеге II порядка появляется розеточная часть. Одно-

временно с ней происходит заложение дициклических побегов III порядка (рис. 1). Таким образом, во второй декаде июля – первой декаде августа в верхней или нижней, а иногда и в средней частях зоны возобновления побега II порядка хорошо различимы 1–4 дициклических побега. К концу августа в открытой почке таких побегов заметны 3 зеленых листовых зачатка с почками в первом из них. Наступление холодного времени года (осень, зима) приводит к перерыву в деятельности конуса нарастания и возникновению незрелой «почки в почке» (термин Т.И. Серебряковой (1971)). С появлением первых теплых дней и началом таяния снега (середина марта) начинается новый период активности конусов нарастания побегов II и III порядков. В результате быстрого дозакладывания 2–3 листовых зачатков к этому времени в розеточной части побега возобновления II порядка развернуты 5–8-ой зеленые листья и сформирована генеративная сфера соцветия. Терминальная почка побега III порядка идет в рост, отчленяет одну пару ассимилирующих листьев, в пазухах которых заложены почки.

К третьей декаде мая – первой декаде июня ортотропная часть побега II порядка вытягивается, на ней разворачиваются 2–3 пары листьев с почками, появляются бутоны. К этому времени у дициклического побега III порядка хорошо заметен участок из удлиненных метамеров с молодыми придаточными корнями. Он состоит из 3–7 узлов и 2–6 пар ассимилирующих листьев (первая пара листьев отмирает в мае). Емкость его верхушечной почки – 2 листовых зачатка, почки в их пазухах отсутствуют.

К середине – концу июля на побеге III порядка появляется розеточная часть и закладывается дициклический побег следующего порядка. На розеточной части начинают разворачиваться листья осенней генерации, и

к третьей декаде августа их число достигает 4–7 пар. Таким образом, дициклический побег (его апогеотропная и ортотропная части) *P. vulgaris* несет до 7–11 пар листьев двух генераций.

В третьей декаде августа – первой декаде сентября побег возобновления III порядка ползает, укореняется и входит в состав симподиального эпигеогенного корневища. На его плагиотропной части сохраняются остатки отмерших листьев весенней генерации, в пазухах которых заложены почки. Иногда некоторые из них в летне-осенний период трогаются в рост с образованием 1–3 дициклических среднерозеточных монокарпических или моноциклических удлиненных побегов, остальные почки становятся спящими и отмирают либо просыпаются позже. Ортотропная часть побега II порядка отмирает (рис. 1).

В розеточной части побега возобновления III порядка, в пазухах всех листьев осенней генерации ко второй декаде августа заложены почки длиной до 1 мм. В каждой из них хорошо различимы по 3 зачаточных ассимилирующих листа. К началу осени все почки вегетативные, у них лишь частично сформирована вегетативная сфера будущего побега.

Период развития дициклического среднерозеточного монокарпического побега от момента заложения до отмирания его надземной ортотропной части длится около 26 месяцев (2,2 года), из них на внутripочечную фазу развития приходится 8 месяцев, внепочечную – 18 месяцев (1,5 года).

Развитие озимого моноциклического полурозеточного побега

В верхней или средней, а иногда и в нижней частях зоны возобновления побега II порядка одновременно с заложением дициклических побегов закладываются 1–4 озимых моноциклических побега (рис. 1). Ко второй

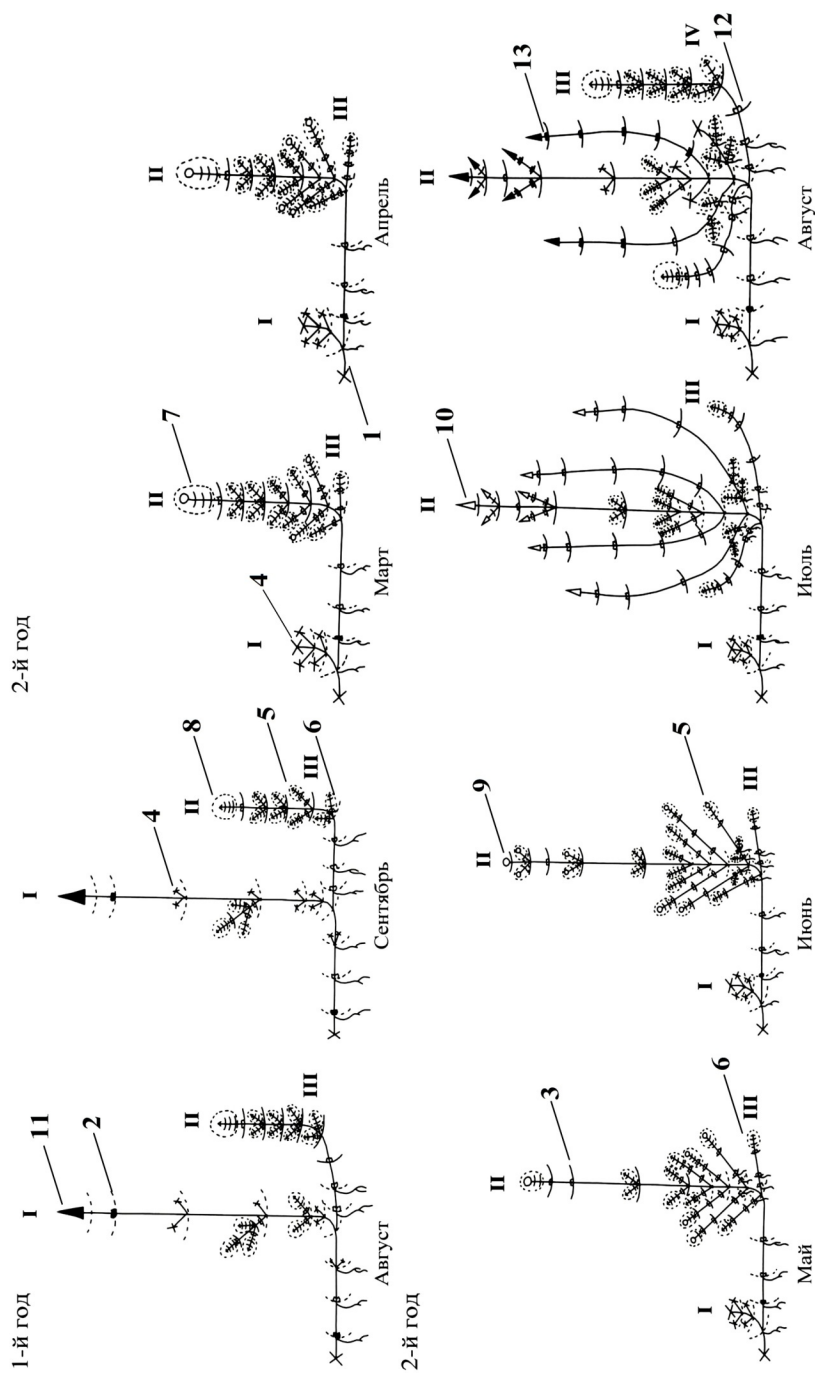


Рис. 1. Малый жизненный цикл дидицического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного генеративных монокарпических побегов *Prunella vulgaris* L. длиннокорневидной жизненной формы. Узлы раздвинуты условно, повернуты почвы не показана. 1 – многолетняя часть; 2 – отмерший побег; 3 – ассимилирующий лист; 4 – отмерший побег; 5 – озимый моноциклический полурозеточный побег; 6 – дидицический среднерозеточный побег; 7 – открытая генеративная почка; 8 – открытая вегетативная почка; 9 – бутон; 10 – соцветие; 11 – отмершее соцветие; 12 – живая почка; 13 – отмершая почка

Fig. 1. Minor life cycle of dicyclic meso-rossetted and winter monocyclic semi-rossetted generative monocarpic shoots of *Prunella vulgaris* L., the long-rhizome life form. Legend: I-IV – shoot orders. The intervals between the nodes are arbitrary, the soil surface is not shown. 1 – perennial part; 2 – dead leaf; 3 – assimilating leaf; 4 – dead shoot; 5 – winter monocyclic semi-rossetted shoot; 6 – dicyclic meso-rossetted shoot; 7 – open flower bud; 8 – open vegetative bud; 9 – flower bud; 10 – inflorescence; 11 – dead inflorescence; 12 – live bud; 13 – dead bud

декаде сентября почки таких побегов увеличиваются и идут в рост. Происходит удлинение первого междоузлия, раскрывается первая пара зеленых ассимилирующих листьев. Емкость верхушечной почки – 3 зачатка, в пазухах первого листового зачатка различимы почки. Генеративная сфера озимого моноциклического побега к концу осени не сформирована, ее заложение, так же как и у дициклического среднерозеточного побега, происходит лишь в год цветения (середина марта) после дозакладывания вегетативных зачатков. Это явление подтверждает сведения И.Г. Серебрякова (1947), также изучавшего у *P. vulgaris* степень сформированности побега будущего года в почках возобновления. Его исследования позволили отнести изучаемый вид к третьей группе растений, у которых к концу вегетационного периода даже вегетативная часть побегов в почках возобновления сформирована не полностью.

Ранней весной следующего года, одновременно с разворачиванием листьев на побеге II порядка, начинается рост озимых моноциклических побегов. К концу весны на их базальной части хорошо заметны молодые придаточные корни и 2–3 сближенных узла с почками.

В третьей декаде июня – начале июля моноциклические побеги вытягиваются с формированием удлиненной ортотропной части, укореняются и зацветают. Одновременно с образованием удлиненной области, почки, находящиеся в базальной части побега, незначительно увеличиваются в размерах. В них становятся хорошо заметными 3 листовых зачатка, иногда в первом из них уже заложены пазушные почки. К концу лета надземная часть озимых моноциклических побегов отмирает до базальной части. В результате разворачивания вышеописанных жизнеспособных почек образуются новые

моно- и дициклические побеги возобновления.

Период развития озимого моноциклического полурозеточного побега от момента заложения до отмирания его удлиненной части длится около 14 месяцев (1,2 года).

Впервые на образование двух генераций побегов у *P. vulgaris* в течение года указал И.Г. Серебряков (1947), изучая ритмику развития листового аппарата у растений подмосковных лесов. Позднее, рассматривая закономерности побегообразования *P. vulgaris* на заливных лугах Дединовской поймы р. Оки (Московская область), Т.И. Серебрякова (1956) предполагала возможное сочетание дициклических и озимых побегов у этого вида. Причем, по ее мнению, озимые побеги характеризовались развитием листьев весенне-летней и осенне-зимней генераций. Исследования Г.М. Денисовой (1960) на лугах низовий Северной Двины и М.А. Борисовой-Гуленковой (1960) в Стрелецкой степи Курской области также показывают образование у *P. vulgaris* двух генераций побегов. Приводя результаты сравнительного анализа ритма развития и побегообразования *P. vulgaris* в Московской области и на Батумском побережье Кавказа, И.И. Андреева (1964) указывает, что в г. Батуми черноголовка обыкновенная может развивать за год до четырех генераций побегов. Эти побеги могут трогаться в рост в разное время – перед зацветанием материнского побега или перед его отмиранием. Таким образом, приспособление к более длительному вегетационному периоду у вида идет в сторону увеличения числа генераций побегов в течение года.

Сезонный ритм развития P. vulgaris

Согласно классификации И.В. Борисовой (1972) *P. vulgaris* по характеру фенологического развития в годичном цикле относится к дли-

тельно вегетирующим летне-зимне-зеленым растениям. В течение вегетационного сезона особи *P. vulgaris* проходят четыре фенологические фазы: вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение и рассеивание эремов (рис. 2).

Так как *P. vulgaris* характеризуется наличием двух генераций листьев (весенней и осенней), фаза вегетации происходит в течение всего года. В связи с тем что заложение листьев у дициклических среднерозеточных и озимых моноциклических полурозеточных монокарпических побегов различается во времени, рассмотрим их по отдельности.

В середине – конце марта с началом теплых дней, но еще до таяния снега начинают разворачиваться верхушечные почки перезимовавших дициклических побегов II и III порядков, образуя листья весенней генерации. Одновременно с этим на дициклических побегах II порядка начинают постепенно отмирать перезимовавшие листья осенней генерации. К середине июня наблюдается отмирание всех листьев осенней генерации. Вегетация осуществляется за счет листьев весенней генерации побегов II и III порядков.

На дициклическом среднерозеточном монокарпическом побеге III порядка к середине июля происходит разворачивание листьев

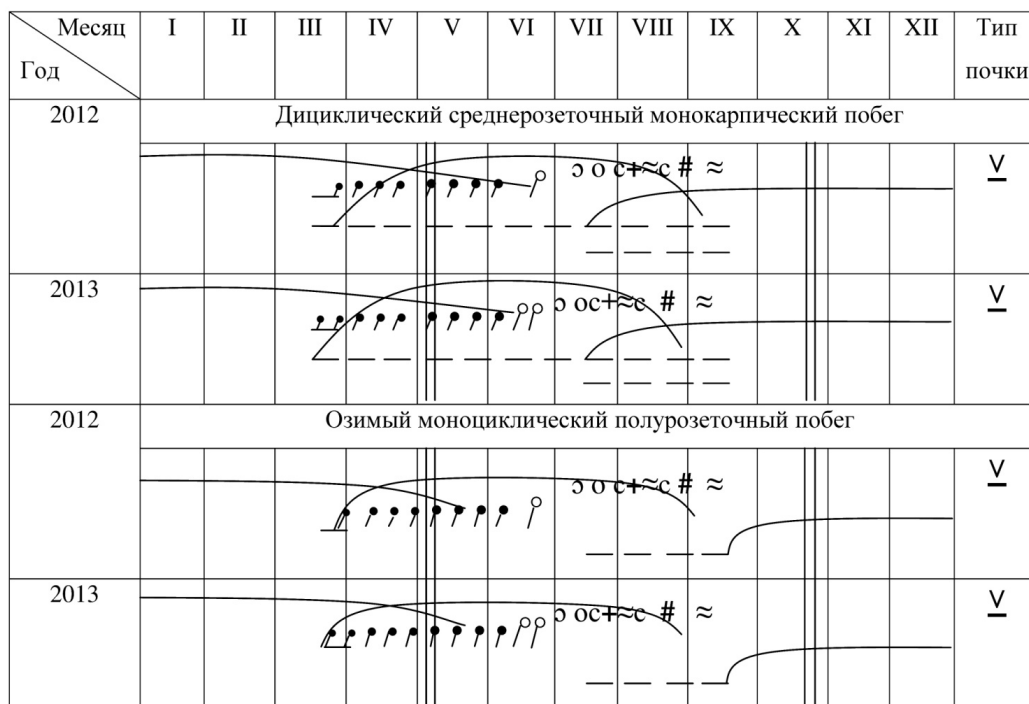


Рис. 2. Сезонное развитие растений *Prunella vulgaris* L. длиннокорневищной жизненной формы. Условные обозначения: || – установление и сход снежного покрова; --- – заложение листьев в почках; ——— – изменение общей листовой поверхности; √ – открытая почка; ●●● – заложение соцветия в почках; ♀♀ – бутонизация; ♂ – начало цветения; о – массовое цветение; с – окончание цветения; + # – плодоношение; ≈ – рассеивание эремов

Fig. 2. Seasonal development of *Prunella vulgaris* L. plants, the long-rhizome life form. Legend: || – establishment and loss of snow cover; --- – initiation of leaves in the buds; ——— – change in the total leaf surface; √ – open bud; ●●● – initiation of inflorescences in the buds; ♀♀ – flower bud formation; ♂ – start of flowering; о – mass flowering; с – end of flowering; + # – fruiting; ≈ – dissemination

осенней генерации и начинается постепенное отмирание листьев весенней генерации. К этому времени ортотропная часть побега возобновления II порядка также теряет листья и начинает отмирать. К концу сентября вегетация уменьшается. На дициклическом среднерозеточном монокарпическом побеге III порядка *P. vulgaris* сформированы 4–7 пар зеленых листьев. В таком состоянии растение переживает зиму и до весны следующего года остается зеленым.

Несколько отличается разворачивание листьев на озимых моноциклических полурозеточных побегах. Так, первая пара зеленых листьев осенней генерации появляется уже в год заложения побега, ко второй декаде сентября. На следующий год, с появлением первой весенней оттепели, происходит разворачивание листьев весенней генерации. Ко второй декаде мая листья осенней генерации постепенно желтеют и отмирают. Весенняя генерация листьев сохраняется в течение всего вегетационного сезона и погибает вместе с удлиненной частью озимого моноциклического побега.

От момента заложения дициклических среднерозеточных побегов до появления у них генеративных зачатков проходит около 21 месяца, у озимых моноциклических полурозеточных побегов около 9 месяцев. Интенсивный рост побегов начинается с момента разворачивания первых листьев весенней генерации, фаза бутонизации наступает через 2,5 месяца и длится около 2–3 недель. Цветение *P. vulgaris* длится около 3–3,5 недель: в конце июня – первых числах июля зацветают единичные особи, массовое цветение приходится на середину июля, а в третьей декаде июля оно заканчивается. Однако единичные особи продолжают цвести еще до середины августа. На одном дициклическом среднерозеточном побеге формируются 1–3 озимых

моноциклических полурозеточных и моноциклических удлиненных генеративных побега. В дальнейшем моноциклические удлиненные генеративные побеги могут отмирать до базальной части, на которой остаются жизнеспособные почки, или полностью. Цветение происходит акропетально и характеризуется постепенным распусканием сначала нижних и средних цветков в соцветии, а затем верхних. Период цветения одного генеративного побега колеблется от 6 до 11 дней.

Одновременно с окончанием цветения начинают завязываться и созревать плоды нижних и средних цветков в соцветиях, особи *P. vulgaris* вступают в фазу плодоношения, которая в среднем происходит в течение 10–16 дней. Рассеивание эремов наступает в первой декаде августа и длится около трех–четырех недель. Как правило, оно осуществляется на небольшом расстоянии от материнской особи в результате раскачивания генеративных побегов ветром, животными, человеком или происходит во время дождя.

Ежегодно изменяющиеся климатические условия оказывают влияние на фенологическую пластичность растений, проявляющуюся в фенологических реакциях (продолжительность, выпадение или повторение фенологических фаз развития) (Жмылев и др., 2001; Никифоров, 2010; Олишевская, 2011; Gorchakova, 2013 и др.). В настоящее время среди ботаников широко распространено мнение о том, что колебания температуры воздуха, количество осадков, характер их распределения в течение года, а также высота и время схода снежного покрова накладывают свой отпечаток на ритм сезонного развития растений (Ahas et al., 2000; Wielgolaski, 2001; Beaubien, Namann, 2011; Жмылева и др., 2011 и др.).

Среднемесячные температуры 2012–2013 гг. исследования отличаются незначитель-

но (рис. 3). Климатические условия 2012 г. в целом характеризуются более жарким летом (июнь, июль) и теплой осенью (сентябрь). Однако начало весны (март, апрель) оказалось теплее в 2013 году. Температура воздуха в отдельные месяцы 2013 г. по сравнению с 2012 г. холоднее всего на 2–3 °С.

Большим количеством осадков, по сравнению с 2013 г., характеризуется весенний (апрель, май), летний (июнь) и осенний (октябрь, ноябрь) периоды 2012 г. Осадки практически отсутствуют в зимний период 2012–2013 гг. На территории исследования устойчивый снежный покров появляется к третьей декаде октября и сходит к первой декаде мая. Зимний и весенний периоды 2012 г. характеризуются наибольшей высотой снежного покрова. В 2013 г. снег полностью сошел к апрелю, однако в первых числах мая был зарегистрирован небольшой снегопад. Осень 2013 г. характеризовалась более высоким уровнем снежного покрова.

В связи с изменениями погодных условий в 2012 г. фаза бутонизации началась 22 июня, а в 2013 г. – 16 июня. Продолжительность фенофазы составила 16 дней. Цветение особей происходило с 8 (2012 г.) и 2 (2013 г.) июля по 1 августа (2012 г.) и 22 июля (2013 г.). Длительность фазы цветения составила 25 (2012 г.) и 21 (2013 г.) день. В 2012 г. отдельные особи продолжали цвести до 16, а в 2013 г. – до 10 августа. Начало плодоношения зафиксировано 26 (2012 г.) и 17 (2013 г.) июля, а разгар – 4 августа (2012 г.) (у отдельных особей 30 августа) и 27 июля (2013 г.) (у отдельных особей 20 августа). В 2012 г. массовое рассеивание эремов началось с 15 августа (у отдельных особей с 12 сентября), а в 2013 г. уже с 5 августа (у отдельных особей с 4 сентября). Продолжительность фазы рассеивания эремов составила в среднем 12 (2012 г.) и 10 дней (2013 г.).

Еще в середине прошлого века И.Г. Серебряков (1966), анализируя закономерности ритма сезонного развития растений разных природных зон, приходит к выводу о том, что важнейшие признаки годичного ритма роста и развития (строение и развитие почек, время заложения генеративных органов, время заложения монокарпического побега и особенности развития листового аппарата) диктуются внутренними закономерностями (эндогенными ритмами).

Анализ годичного ритма развития *P. vulgaris* и его сопоставление с ритмом развития особей вида в других регионах показал, что на территории Республики Хакасия, так же как и в европейской части России (Серебряков, 1947; Серебрякова, 1956; Борисова-Гуленкова, 1960; Денисова, 1960), дозакладывание вегетативных и формирование генеративных зачатков у *P. vulgaris* происходит весной в год цветения, у особей образуются весенняя и осенняя генерации листьев. В Московской области, согласно мнению Т.И. Серебряковой (1956), развитие листьев весенне-летней и осенне-зимней генераций происходит на озимых монокарпических побегах черной головки. В отличие от этого в Сибири как монокарпические дициклические среднерозеточные, так и озимые моноциклические полурозеточные генеративные побеги характеризуются наличием двух листовых генераций. Однако, несмотря на незначительные отличия, годичный ритм *P. vulgaris* имеет эндогенный характер и связан с ритмической деятельностью конуса нарастания, на котором периодически образуются фитомеры, что приводит к чередованию циклов внутривидового и видимого роста. Подобные закономерности были установлены ранее и у других видов растений. Так, сопоставление ритма и темпов формирования почек и побегов у ряда травянистых расте-

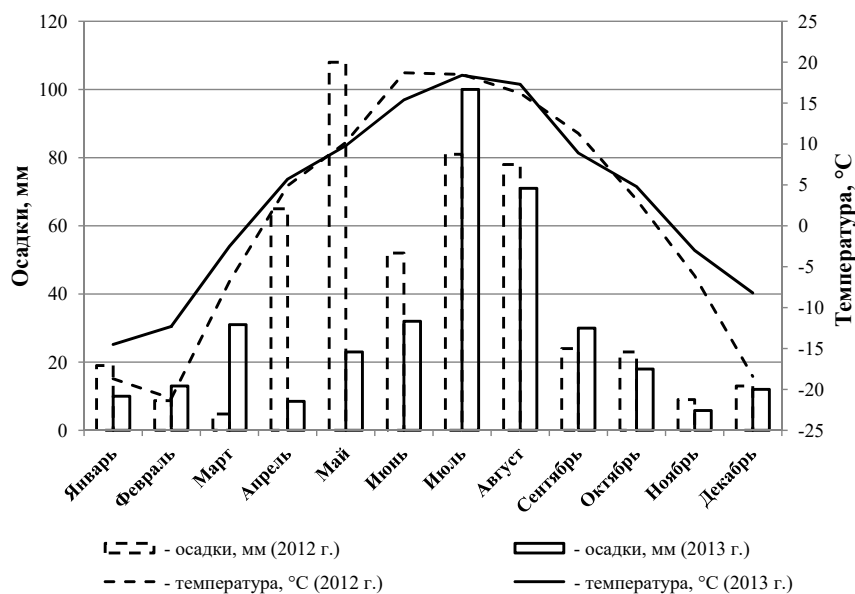


Рис. 3. Климатограмма 2012-2013 гг. (данные получены с сайта <http://rp5.ru>)

Fig. 3. Climatogram, 2012-2013 (based on the data from <http://rp5.ru>)

ний (Серебрякова, 1971; Шилова, 1988; Черемушкина, 2004) показало, что у одних видов внутрипочечное и внепочечное развитие побегов идет параллельно, у других процессы формообразования и разворачивания фитомеров чередуются во времени, а у растений одного и того же вида в разных частях ареала и в годы, различающиеся по погодным условиям, ритмы и темпы внутрипочечного роста довольно сходны. Таким образом, к настоящему времени сформировалось представление о том, что каждый вид имеет специфичный внутрипочечный и внепочечный ритм развития побегов, который отражается в их структуре и который можно объяснить особенностями эволюции таксона.

В то же время ритм внепочечной фазы развития побега соответствует климатическим ритмам того или иного региона и отражает адаптацию вида к условиям произрастания, что хорошо проявляется в фенологическом развитии *P. vulgaris* в разных частях ареала. На территории Грузии и ев-

ропейской части России *P. vulgaris* проходит фенологические фазы бутонизации, цветения, плодоношения и рассеивания эремов (Андреева, 1964). Однако на Батумском побережье Кавказа вид вегетирует в течение круглого года, поэтому в любое время года черную головку можно встретить в состоянии вегетации и цветения. Наступление фенофаз в Московской области, как правило, происходит в среднем на 1-1,5 недели раньше, чем на территории нашего исследования. Так, фаза бутонизации наступает в первой декаде июня. В конце июня особи переходят к цветению. Продолжительность массового цветения, по сравнению с нашими данными, увеличивается, оно начинается с первой декады июля и может продолжаться до середины сентября. Фазы окончания цветения и плодоношения на территории европейской части также более продолжительны. Плодоношение начинается с середины июля и длится до конца сентября, тогда как в Хакасии оно заканчивается в конце августа. Рас-

сеивание эремов зарегистрировано в начале октября, что почти на 3–3,5 недели позже, чем на территории Сибири.

Заключение

На территории Республики Хакасия окончательная дифференциация вегетативной и генеративной сфер у побегов разрастания *P. vulgaris* происходит только ранней весной в год цветения особи. Особи вида формируют весеннюю и осеннюю генерации листьев, вследствие чего вегетируют в течение круглого года и относятся по феноритмотипу к длительно вегетирующим летне-зимне-зеленым растениям.

Период развития дициклического среднерозеточного монокарпического побега от момента заложения до отмирания его надземной ортотропной части длится около 26 месяцев, из них на внутрипочечную фазу развития приходится 8 месяцев, внепочечную – 18 месяцев. Внутрипочечная фаза развития озимо-

го моноциклического полурозеточного побега составляет 8, а внепочечная – 6 месяцев.

Анализ сезонного развития *P. vulgaris* позволяет говорить о том, что прохождение видом фаз бутонизации, цветения, плодоношения и рассеивания эремов соответствует климатическим условиям местообитания особей. В Московской области *P. vulgaris* проходит в своем развитии такие же фенологические фазы, однако наступают они на 1–1,5 недели раньше. Фазы массового цветения, окончания цветения и плодоношения более растянуты. Обсеменение заканчивается в октябре.

Сроки наступления фенологических фаз в 2012–2013 гг. наблюдений отличались на 6–10 дней. Изменчивость в продолжительности фаз связана с погодными условиями местообитания особей: колебаниями температуры воздуха, количеством осадков и характером их распределения, высотой снежного покрова и временем его схода.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках проекта Государственного задания № 0312-2016-0003 и гранта РФФИ в рамках научного проекта № 14-44-04021 p_сибирь_a.

This work was financially supported in the framework of State Assignment No. 3212-206-0003 and the RFBR grant within the framework of Scientific Project No. 14-44-04021 r-siberia-a.

Список литературы / References

- Андреева И.И. (1964) Побегообразование и ритм сезонного развития одноименных видов в Московской области и на Батумском побережье. *Бюллетень Главного ботанического сада*, 54: 9-16 [Andreeva I.I. (1964) Shoot formation and seasonal rhythms of development of the eponymous species in the Moscow region and on the Batum coast. *Bulletin of Main botanical garden* [Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada], 54: 9-16 (in Russian)]
- Барсукова И.Н., Черемушкина В.А. (2014) Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Республике Хакасия. *Растительные ресурсы*, 50(3): 347-359 [Barsukova I.N., Cheryomushkina V.A. (2014) Ontogenesis and life forms of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) in Khakasiya Republic. *Plant Resources* [Rastitelnye resursy], 50(3): 347-359 (in Russian)]
- Безделева Т.А. (2010) Биология и ритм сезонного развития Вечерницы Ночной фиалки (*Hesperis matronalis* L.). *Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН*, 7: 126-134 [Bezdeleva T.A. (2010) Biology and rhythm of seasonal development of *Hesperis matronalis* L. *Bulletin*

of Botanical Garden-Institute FEB RAS [Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN], 7: 126-134 (in Russian)]

Борисова А.Г. (1954) Черноголовка – *Prunella L.* Флора СССР. Том 20. Шишкин Б.К., Юзепчук С.В. (ред.) М., Л., Академия Наук СССР, с. 494-498 [Borisova A.G. (1954) Self-heal – *Prunella L.* Flora of the USSR. Vol. 20. Shishkin B.K., Yuzepchuk S.V. (eds.) Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the Soviet Union, p. 494-498 (in Russian)]

Борисова И.В. (1972) Сезонная динамика растительного сообщества. Полевая геоботаника. Том 4. Лавренко Е.М., Корчагин А.А. (ред.) Ленинград, Наука, с. 5-94 [Borisova I.V. (1972) Seasonal dynamics of a plant community. Field geobotany. Vol. 4. Lavrenko E.M., Korchagin A.A. (eds.) Leningrad, Nauka, p. 5-94 (in Russian)]

Борисова-Гуленкова М.А. (1960) Ритм сезонного развития растений луговой степи. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 65(6): 78-91 [Borisova-Gulenkova M.A. (1960) Seasonal rhythms of plant development in the meadow steppe. Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij], 65(6): 78-91 (in Russian)]

Денисова Г.М. (1960) Ритм сезонного развития луговых растений низовий Северной Двины. Вопросы биологии растений. Вып. 57 (4). Серебряков И.Г. (ред.) М., Московский городской педагогический институт им. В.П. Потемкина, с. 87-106 [Denisova G.M. (1960) Seasonal rhythms of meadow plant development in the lower reaches of the Northern Dvina. Questions plants biology. Vol. 57. Issue 4. Serebrjakov I.G. (ed.) Moscow, V.P. Potemkin Moscow City Pedagogical Institute, p. 87-106 (in Russian)]

Жмылев П.Ю., Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Титовец А.В. (2001) Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением климата. Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности, 9: 98-103 [Zhmylev P.Yu., Zhmyleva A.P., Karpukhina E.A., Titovets A.V. (2001) Possible reasons of changes in seasonal plant development in connection with climate warming. RUDN Journal of Ecology and Life Safety [Vestnik RUDN. Seriya Ekologiya i bezopasnost zhiznedejatelnosti], 9: 98-103 (in Russian)]

Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Жмылев П.Ю. (2011) Фенологическая реакция лесных растений на потепление климата: рано- и поздноцветущие виды. Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности, 2: 5-15 [Zhmyleva A.P., Karpukhina E.A., Zhmylev P.Ju. (2011) Influence of climate warming on flowering time of early and lately flowering forest plants. RUDN Journal of Ecology and Life Safety [Vestnik RUDN. Seriya Ekologiya i bezopasnost zhiznedejatelnosti], 2: 5-15 (in Russian)]

Королюк А.Ю., Макунина Н.И. (2001) Луговые степи и остепненные луга Алтае-Саянской горной области. Порядок *Stipetalia sibiricae*, союз *Aconito barbati-Poion transbaicalicae*. Krylovia. Сибирский ботанический журнал, 3(2): 35-49 [Korolyuk A.Yu., Makunina N.I. (2001) The Altay-Sayany mountain system meadow steppes and steppe meadows. Order *Stipetalia sibiricae*, alliance *Aconito barbati-Poion transbaicalicae*. Krylovia. Siberian Botanical Journal [Krylovia. Sibirskij botanicheskij zhurnal], 3(2): 35-49 (in Russian)]

Никифоров А.Р. (2010) Сезонное развитие и ритм побегообразования растений *Lagoseris callicephala* (Asteraceae) – эндемика горного Крыма. Бюллетень Никитского ботанического сада, 101: 16-18 [Nikiforov A.R. (2010) The seasonal development and rhythm

of shoots formation *Lagoseris callicephala* (Asteraceae), endemic plant of Mountain Crimea. *Bulletin of State Nikita Botanical Garden* [Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada], 101: 16-18 (in Russian)]

Никифоров А.Р. (2011) Сезонное развитие и онтогенез эндемика горного Крыма *Silene jailensis* (Caryophyllaceae). *Ботанический журнал*, 96(2): 230-236 [Nikiforov A.R. (2011) The seasonal development and ontogenesis of *Silene jailensis* (Caryophyllaceae), an endemic of the mountain Crimea. *Botanical Journal* [Botanicheskii Zhurnal], 96(2): 230-236 (in Russian)]

Олишевская Г.А. (2011) Сезонный ритм развития некоторых представителей рода Ветреница *Anemone* (Ranunculaceae) в Приморском крае. *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*, 3: 77-82 [Olishevskaya G.A. (2011) Seasonal development rhythm of some species of the *Anemone* genus in Primorsky territory. *Bulletin of the North-East Science Center* [Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN], 3: 77-82 (in Russian)]

Сабинин Д.А. (1957) О ритмичности строения и роста растений. *Ботанический журнал*, 42(7): 991-1010 [Sabinin D.A. (1957) On the rhythmical nature of plant structure and growth. *Botanical journal* [Botanicheskii Zhurnal], 42(7): 991-1010 (in Russian)]

Серебряков И.Г. (1947) О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. *Вестник Московского государственного университета. Серия: Биология*, 6: 75-108 [Serebryakov I.G. (1947) On the seasonal rhythms of plant development in the forests of Moscow Region. *Bulletin of Moscow State University. Series: Biology* [Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya], 6: 75-108 (in Russian)]

Серебряков И.Г. (1966) Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса). *Ботанический журнал*, 51(7): 923-938 [Serebryakov I.G. (1966) A balance of external and internal factors in annual rhythms of plant development (historical background). *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 51(7): 923-938 (in Russian)]

Серебрякова Т.И. (1956) Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки. *Ученые записки. Вып. 97, №3*. Уранов А.А. (ред.) М., МГПИ им. В.И. Ленина, с. 45-120 [Serebryakova T.I. (1956) Shoot formation and seasonal rhythms of plant development in the Middle Oka plain meadows. *Scientific notes. Vol. 97, №3*. Uranov A.A. (ed.) Moscow, V.I. Lenin Moscow State Pedagogical Institute, p. 45-120 (in Russian)]

Серебрякова Т.И. (1971) *Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков*. М., Наука, 359 с. [Serebryakova T.I. (1971) *Morphology of shoots and evolution of life forms of grasses*. Moscow, Nauka, 359 p. (in Russian)]

Серебрякова Т.И. (1976) Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. *Проблемы экологической морфологии растений*. Серебрякова Т.И. (ред.) М., Наука, с. 216-238 [Serebryakova T.I. (1976) On some outcomes of rhythmological research in diverse botanical and geographical zones of the USSR. *Problems of the ecological morphology of plants*. Serebryakova T.I. (ed.) Moscow, Nauka, p. 216-238 (in Russian)]

Смелов С.П. (1966) *Теоретические основы луговодства*. М., Колос, 367 с. [Smelov S.P. (1966) *Theoretical bases of grassland science*. Moscow, Kolos, 367 p. (in Russian)]

Черемушкина В.А. (2004) *Биология луков Евразии*. Новосибирск, Наука, 280 с. [Cheryomushkina V.A. (2004) *Biology of Allium species in Eurasia*. Novosibirsk, Nauka, 280 p. (in Russian)]

- Шилова Н.В. (1988) *Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений*. Л., Наука, 215 с. [Shilova N.V. (1988) *Rhythms of growth and trends in structural adaptation of tundra plants*. Leningrad, Nauka, 215 p. (in Russian)]
- Ahas R., Jaagus J., Aasa A. (2000) The phenological calendar of Estonia and its correlation with mean air temperature. *International Journal of Biometeorology*, 44(4): 159–166
- Beaubien E., Hamann A. (2011) Spring flowering response to climate change between 1936 and 2006 in Alberta, Canada. *BioScience*, 61(7): 514-524
- Ermakov N., Maltseva T. (1999) Phytosociological peculiarities of South Siberian forest meadows. *Annali di Botanica*, 57: 63-72
- Gorchakova A.Y. (2013) On rhythm-types in the development of boreal cereals. *World Applied Sciences Journal*, 26(11): 1520-1525
- Shorina N.I., Derzhavina N.M. (2015) On mode of rhythmological evolution of ferns. *Turczaninowia*, 18(1): 67-81 (in Russian)
- Smith A.R. (1972) *Prunella L. Flora Europaea. Vol. 3. Diapensiaceae to Myoporaceae*. Cambridge University Press, p. 162
- Xi-wen L., Hedge I.C. (1994) *Prunella Linnaeus, Sp. Pl. 2:600. 1753. Flora of China. Vol. 17. Verbenaceae through Solanaceae*. Beijing, Science Press, St. Louis, Missouri Botanical Garden, p. 134-135
- Wielgolaski F.E. (2001) Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology*, 45(4): 196-202

DOI 10.17516/1997-1389-0315

УДК 631.438.1

The Contents and Distributions of Natural Radionuclides ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K in Permafrost Soils of Central Yakutia

Alexander P. Chevychelov* and Peter I. Sobakin
*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS
Yakutsk, Russian Federation*

Received 17.02.2018, received in revised form 16.06.2018, accepted 14.03.2020

Abstract. The present study addresses the contents and distributions of natural radionuclides ^{238}U , ^{232}Th , and ^{40}K in six main types (subtypes) of soils that have developed in friable alluvial sandy deposits within various layers of the topography of the Central Yakutian Plain. The minimum concentrations of these radionuclides are registered in forest soils of the eluvial type that have developed on weathered sandy deposits of the high level, whereas the maximum concentrations are detected in forest pale-yellow and meadow-steppe soils that have developed on loess-like carbonate loams of the middle level and in polymictic sands of the lower level of the plain, respectively. In addition to the structure of soil forming rocks, the soil formation processes in these soils, such as humus accumulation, podsolization, bleaching, and intra-soil clay deposition have a significant effect on the contents and distributions of ^{238}U , ^{232}Th , and ^{40}K . In the soils examined in this study, ^{40}K distribution followed the eluvial and uniform patterns, whereas the intra-profile distribution of ^{238}U and ^{232}Th was more variable, following the accumulative, eluvial, accumulative eluvial, accumulative eluvial-illuvial, and accumulative illuvial patterns. We have revealed statistically significant correlations between ^{238}U and ^{232}Th contents and soil contents of humus, clay, and silt.

Keywords: natural radionuclides, soil properties, content, distribution.

Citation: Chevychelov A.P., Sobakin P.I. The contents and distributions of natural radionuclides ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K in permafrost soils of Central Yakutia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(1), 109-123. DOI: 10.17516/1997-1389-0315

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: chev.soil@list.ru

Содержание и распределение естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K в мерзлотных почвах Центральной Якутии

А.П. Чевычелов, П.И. Собакин

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Российская Федерация, Якутск*

Аннотация. Изучено содержание и распределение естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K в шести основных типах (подтипах) почв, формирующихся в основном на рыхлых аллювиальных песчаных отложениях среди различных ярусов рельефа Центрально-Якутской равнины. Минимальные концентрации данных радионуклидов отмечены в лесных почвах элювиального ряда, развитых на сильновыветрелых песчаных отложениях высокого уровня, а максимальные – в лесных палевых и лугово-степных почвах, сформированных соответственно на лессовидных карбонатных суглинках среднего и полимиктовых песках нижнего уровня равнины. Помимо состава почвообразующих пород на содержание и распределение ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K существенно влияют почвообразовательные процессы, протекающие в данных почвах, такие как гумусонакопление, оподзоливание, осолодение, внутрипочвенное оглинивание и др. В исследованных почвах ^{40}K распределяется по элювиальному и равномерному типу, а внутрипрофильное распределение ^{238}U и ^{232}Th более разнообразно и носит аккумулятивный, элювиальный, аккумулятивно-элювиальный, аккумулятивно-элювиально-иллювиальный и аккумулятивно-иллювиальный характер. Выявлены статистически достоверные корреляционные связи между содержанием ^{238}U и ^{232}Th и количеством гумуса, а также глины и ила в изучаемых почвах.

Ключевые слова: естественные радионуклиды, свойства почв, содержание, распределение.

Цитирование: Чевычелов, А.П. Содержание и распределение естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K в мерзлотных почвах Центральной Якутии / А.П. Чевычелов, П.И. Собакин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(1). С. 109-123. DOI: 10.17516/1997-1389-0315

Введение

Изучению содержания и распределения естественных радионуклидов в почвах различных природных зон, а также отдельных регионов посвящено значительное количество публикаций отечественных и зарубежных авторов (Балыкин, Черных, 2008; Унканжинов и др., 2012; Переволоцкий, Переволоцкая, 2014; Asvarova et al., 2012; Egorova et al., 2012; Beznosikov et al., 2017; Malanca et

al., 1996; Navas et al., 2002; Akyil, Yusof, 2007; Baykara, Doğru, 2009; Belivermis, 2012). Но в них, как правило, основной акцент сделан на анализ характера и степени радиоактивного загрязнения данных почв и их опасности для биоты и проживающего на этих территориях населения. При этом в основном слабо проанализированы географо-генетические особенности исследуемых почв естественных и техногенных ландшафтов в связи с миграци-

ей радиоактивных элементов. Между тем, согласно (Баранов и др., 1963; Алексахин, 1982), подобные исследования имеют важное значение. Во-первых, они позволяют выявить радиоактивные элементы – индикаторы почвообразовательных процессов, протекающих в почвах в различных литолого-геохимических и ландшафтно-климатических условиях почвообразования. Во-вторых, посредством оценки особенностей миграции изучаемых радионуклидов представляется возможным определить судьбу вероятных техногенных загрязнений почвенно-растительного покрова в данных районах. Это особенно актуально для мерзлотных регионов с контрастными условиями миграции естественных радионуклидов в почвах, к которым мы целиком относим огромную и малоисследованную территорию Якутии. Известно, что площадь Якутии составляет 3,1 млн кв. км, что занимает почти 1/5 (18 %) часть территории всей Российской Федерации. В последнее время здесь проведены работы, направленные на изучение особенностей миграции радиоактивных элементов в мерзлотных почвах (Сухоруков и др., 2001; Собакин и др., 2004; Собакин, Перк, 2013; Chevychelov, Sobakin, 2017). На расширение и углубление подобных исследований применительно к условиям почвообразования в Центральной Якутии и направлено содержание данной статьи.

Материалы и методы

Исследования проводились в Центральной Якутии в окрестностях г. Якутска. Климат данной территории резко континентальный и криоаридный, характеризуемый длительной крайне морозной и малоснежной зимой, а также коротким относительно жарким и засушливым летом. При этом температура июля составляет 18,7 °С, января минус 43,2 °С, среднегодовая температура минус

10,3 °С, среднегодовое количество осадков 234 мм, количество осадков за вегетационный период 158 мм, испаряемость 502 мм, коэффициент увлажнения по Н.Н. Иванову 0,3, коэффициент континентальности 302.

Большая часть исследуемых почвенных разрезов была заложена на участках 30-километровой почвенно-растительной катены в пределах различных ярусов рельефа Центрально-Якутской равнины в интервале абсолютных высот 90-260 м над ур. м. В данной почвенно-растительной катене снизу-вверх выделяют три составляющих элемента с лугово-степной (90-140 м), лесостепной (140-220 м) и таежной (220-270 м) растительностью, произрастающей на мерзлотных луговых, степных и лесных почвах, описанных нами ранее (Chevychelov et al., 2009). Почвенные образцы для определения концентрации ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K отбирали в 2003-2005 гг. Приведем географические характеристики и морфологическое строение исследуемых почв (табл. 1).

Исследуемые почвы формируются в условиях сплошной криолитозоны. Однако в связи, главным образом, с легким гранулометрическим составом их почвообразующих пород, представленных рыхлыми аллювиальными песчаными отложениями, криоморфные признаки здесь выражены слабо. Глубина протаивания большей части данных почв в среднем составляет 1,5-2,0 м, в то время как палевой осолоделой почвы разр. 6Т-05, сформированной на карбонатных лессовидных суглинках, – около 1 м. Ниже располагается многолетняя мерзлота, как правило «сухая», а иногда и льдистая.

При проведении работ использовали общепринятые почвенные методы: сравнительно-географический, профилно-генетический, сравнительно-аналитический (Роде, 1971; Розанов, 1983). При этом хими-

Таблица 1. Географические характеристики и морфологическое строение почв Центральной Якутии
Table 1. Geographical characteristics and morphological structure of soils in Central Yakutia

№ разреза	Географические координаты	Тип растительности	Тип почв	Морфологическое строение профиля
Разр. 3ЧТ-03	62°05'17,9"N, 129°12'58,3"E, абсолютная высота (h) – 253,9 м над ур. м.	Смешанный сосново-лиственный лес лишайниково-кустарничковый	Палево-бурая оподзоленная	A0A1(0-4) – A1A2(4-9) – A2B(9-21) – B(21-53) – BC(53-86) – C(86-144 см)
Разр. 6Г-05	61°48'46,9"N, 129°32'31,9"E, h – 234,1 м над ур. м.	Смешанный березово-лиственный разнотравно-брусничный лес	Палевая осолодевшая	A0(0-2) – A1A2(2-10) – A2(10-22) – B1(22-43) – B2ca(43-56) – BCca(56-102) – Cca(102-133 см)
Разр. 1ЧТ-03	61°59'29,8"N, 129°22'55,3"E, h – 206,7 м над ур. м.	Лиственничник с березой бруснично- толокнянниковый	Солодь	A0(0-2) – A1A2(2-12) – A2(12-38) – B1(38-52) – BC(52- 91) – C(91-130 см)
Разр. 6ЧТ-04	61°55'26,0"N, 129°34'42,3"E, h – 99,4 м над ур. м.	Куртина разреженного соснового леса с остепненным разнотравно-злаковым напочвенным покровом	Палевая переходная	A0(0-1) – A(1-4) – AB(4-12) – B(12-40) – BC(40-76) – C(76-128 см)
Разр. 2ЧТ-03	61°54'22,3"N, 129°33'29,2"E, h – 102,7 м над ур. м.	Типчаково-осочковая степь	Чернозем	Ad(0-1) – A(1-24) – AB(24-35) – Bca(35-57) – BCca(57- 75) – C(75-150 см)
Разр. 5ЧТ-04	61°52'57,1"N, 129°37'6,1"E, h – 93,0 м над ур. м.	Нормальный разнотравно-злаковый луг	Аллювиальная темнотумусовая	Ad(0-2) – A(2-5) – ABca(5-17) – Bca(17-52) – C1(52- 102) – C2(102-138 см)

ческий состав, а также свойства почв определяли по стандартным методикам, принятым в почвоведении, а именно pH – потенциометрически, гумус – по Тюрину, обменные катионы в карбонатных почвах – по Шмуку, в бескарбонатных почвах – по Гедройцу, гранулометрический состав – по Качинскому (Аринушкина, 1970). Диагностику исследуемых типов почв проводили в соответствии с классификацией мерзлотных почв Якутии (Еловская, 1987). Привязку почвенных разрезов на местности выполняли с помощью спутникового приемника-навигатора GPS-eTrex Vista (Garmin). При этом погрешность определения географических координат (долготы и широты) при работе в режиме DGPS (USGC) составляла 3-5 м с вероятностью $p=95\%$. Статистическую обработку полученных данных проводили посредством вариационно-статистического и корреляционного анализов (Дмитриев, 2009).

Содержание ^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K в изучаемых почвах определяли γ -спектрометрическим методом на многоканальном анализаторе «Прогресс-Гамма» (НПП «Доза», Россия) со сцинтилляционным детектором NaJ(Tl) размером 63х63 мм, с 7,3%-ным разрешением по γ -линии ^{137}Cs (666 КэВ). Проведены γ -спектрометрические измерения проб в сосудах Маринели объемом 1 л. Обработку γ -спектров осуществляли матричным методом с помощью программного обеспечения «Прогресс» (Методика..., 2003), максимальная погрешность измерения составила $\pm 30\%$. Гамма-спектрометрический метод предполагает определение содержания урана по радию только в случае радиоактивного равновесия. При этом, согласно А.И. Перельману (1989, с. 425), отношение концентраций $\text{Ra}/\text{U}=3,36\cdot 10^{-7}$. Установлено, что состояние радиоактивного равновесия между ураном и радием в аллювиальных почвообразующих

породах четвертичного возраста (пески, суглинки) р. Лены хорошо сохраняется (Баранов, Титаева, 1961).

Результаты и обсуждение

Согласно (Rachkova et al., 2010), закрепление в почвах естественных радионуклидов зависит от химических свойств данных элементов, а также физико-химического состояния, гранулометрического и минералогического состава почв, содержания в них органического вещества. В этом отношении состав и свойства исследуемых почв Центральной Якутии значительно различаются. Остановимся кратко на их характеристике (табл. 2).

Таежно-лесные почвы элювиального ряда (разр. 1ЧТ-03, разр. 3ЧТ-03 и разр. 6Т-05) характеризуются, как правило, слабокислой и кислой реакцией среды элювиальных, нейтральной и слабощелочной нижних горизонтов, насыщенностью почвенно-поглощающего комплекса (ППК) обменными катионами Ca^{+2} и Mg^{+2} , главным образом, супесчано-легкосуглинистым гранулометрическим составом и элювиально-иллювиальным распределением фракций физической глины и ила. При этом наиболее дифференцированным по гранулометрическому составу оказался профиль солоды (разр. 1ЧТ-03). В поверхностных органогенных и органоминеральных горизонтах данных почв содержится значительное количество грубоперегнойного органического вещества (ОВ), количество которого резко падает в нижней минеральной части почвенного профиля.

Состав и свойства палевой переходной почвы разр. 6ЧТ-04, развитой под разреженным остепненным сосняком, несколько отличаются от отмеченных выше. Данная почва имеет слабокислую, ближе к нейтральной, реакцию среды, незначительный по мощности гумусово-аккумулятивный горизонт гори-

Таблица 2. Физико-химические свойства почв Центральной Якутии

Table 2. Physical and chemical properties of soils in Central Yakutia

Горизонт	Глубина, см	pH _{NH₂O}	Гумус, %	Обменные катионы, смоль (экв)/кг почвы			Фракции, %	
				Ca ⁺²	Mg ⁺²	Na ⁺	< 0,001 мм	< 0,01 мм
Палево-бурая оподзоленная, разрез 3ЧТ-03								
A0A1	0-4	5,7	40,6*	36,2	14,3	2,5	-	-
A1A2	4-9	4,8	6,4	5,1	3,0	0,9	10,7	18,5
A2B	10-20	4,8	1,4	1,9	1,7	0,4	8,7	24,2
B	30-40	4,1	0,7	5,7	3,0	0,6	18,5	36,0
BC	60-70	5,0	0,1	2,1	1,5	0,3	4,6	17,6
C	120-130	6,4	-	-	-	-	3,3	5,0
Солодь, разрез 1ЧТ-03								
A0	0-2	5,6	75,6*	-	-	-	-	-
A1A2	2-12	5,4	5,2	7,3	1,8	1,1	6,6	9,5
A2	20-30	5,6	0,4	2,8	1,1	0,7	4,2	9,1
Bt	40-50	6,0	0,5	8,2	3,0	0,8	16,0	25,4
BC	70-80	6,2	0,2	5,6	2,1	0,5	6,2	11,1
C	110-120	6,6	-	2,8	1,2	0,4	2,1	5,0
Палевая переходная, разрез 6ЧТ-04								
A	1-4	5,9	20,5	23,8	5,2	3,0	3,8	9,1
AB	4-12	5,5	1,2	2,7	1,6	0,7	1,1	4,6
B	20-30	5,7	0,3	2,6	1,4	0,6	1,9	5,6
BC	50-60	6,4	0,2	2,0	1,3	0,5	3,7	4,9
Палевая осолодевшая, разрез 6Т-05								
A1A2	2-10	5,9	6,2	14,2	5,0	1,5	7,7	15,7
A2	10-22	6,0	0,6	6,3	1,6	1,3	7,5	14,8
B	30-40	6,1	0,6	11,4	7,0	1,3	22,6	30,8
Bca	45-55	7,8	0,6	9,5	5,7	1,3	18,5	26,2
BCca	70-80	7,6	0,5	-	-	-	17,8	25,6
C	110-120	7,4	0,3	-	-	-	15,4	23,2
Чернозем, разрез 2ЧТ-03								
A	1-11	6,3	5,4	15,4	2,4	1,8	6,6	14,4
A	12-22	6,9	4,4	20,0	2,9	1,6	10,7	21,7
AB	25-35	7,5	2,9	18,0	5,3	3,0	10,3	29,5
Bca	40-50	7,8	1,4	18,7	11,1	2,3	11,5	28,2
BCca	60-70	8,2	0,6	8,3	6,3	0,7	6,6	14,4
C	90-100	7,5	0,1	3,3	2,6	0,3	3,3	4,5
Аллювиальная темногумусовая, разрез 5ЧТ-04								
A	2-5	8,3	6,7	29,7	14,3	3,8	6,6	16,4
ABca	5-15	8,9	1,7	25,2	10,5	4,6	8,7	19,7
Bca	30-40	8,2	1,5	35,2	9,6	2,8	9,9	22,9
BC	70-80	8,0	1,4	14,3	3,3	1,7	6,2	16,4
C1	120-130	7,9	-	7,5	1,9	1,1	3,8	6,6

Примечание: *Приведено значение потери при прокаливании. Прочерк – значение не определено.

зонт высокое содержание в нем ОВ, количество которого резко убывает в нижележащей минеральной толще. Изучаемая почва также характеризуется легким песчаным гранулометрическим составом и аккумулятивным типом внутрипрофильного распределения глины и ила.

Исследуемые лугово-степные почвы (разр. 2ЧТ-03 и 5ЧТ-04) отличаются, как правило, нейтрально-слабощелочной реакцией среды, более мощным гумусовым профилем и более высоким содержанием гумуса, аккумулятивным типом распределения фракций глины и ила и преимущественно супесчано-легкосуглинистым гранулометрическим составом, а также аккумуляцией свободных карбонатов в средней части почвенного профиля. Помимо этого необходимо также отметить еще одну особенность данных почв, а именно то, что все исследуемые педоны содержат в ППК обменный Na^+ . Очевидно, что это нужно рассматривать как фациальную особенность криоаридного почвообразования в условиях сплошного распространения многолетней мерзлоты (Chevychelov et al., 2009).

Касаясь минералогического состава данных почв, необходимо отметить, что, как уже указывалось, палево-бурая почва и солодь (разр. 3ЧТ-03 и разр. 1ЧТ-03) формируются на обедненных полевошпатово-кварцевых песках преимущественно каолинитового состава. Содержание других групп глинистых минералов в них незначительно. Чернозем и аллювиальная темногомусовая почва (разр. 2ЧТ-03 и разр. 5ЧТ-04) развиваются на менее выветрелых современных аллювиальных отложениях в основном кварц-палевошпатового состава. Но в них наряду с каолинитом также отмечается довольно высокое содержание глинистых минералов типа иллит-монтмориллонит. При этом в средней части профиля чернозема, в горизонтах АВ и Вс

довольно ясно наблюдается процесс внутрипочвенного оглинивания, фиксируемый как по минералогическому (Васильева, Чевычелов, 2010), так и по гранулометрическому составу данной почвы (табл. 2).

Известно, что одним из главных факторов, определяющих количества естественных радионуклидов в почвах, являются их уровни содержания, отмечаемые в почвообразующих породах (Баранов и др., 1963; Балыкин, Черных, 2008; Rachkova et al., 2010; Vodyanitskii, 2011; Asvarova et al., 2012 и др.). В этом плане наименее контрастно в почвообразующих породах исследуемых почв (табл. 3) изменяется содержание ^{40}K (2,3–3,0 %), а более вариабельно – концентрации ^{232}Th ($2,0 \cdot 10^{-4}$ – $10,1 \cdot 10^{-4}$ %) и особенно ^{238}U ($0,3 \cdot 10^{-4}$ – $2,5 \cdot 10^{-4}$ %).

При этом наименее низкие концентрации данных радионуклидов обнаружены в сильновыветрелых древних плейстоценовых аллювиальных песчаных полевошпатово-кварцевых отложениях верхнего уровня Центрально-Якутской равнины (разр. 1ЧТ-03 и разр. 3ЧТ-03), средние – в аллювиальных песчаных кварцево-полевошпатовых отложениях русловой фации (разр. 6ЧТ-04), а наиболее высокие – в голоценовых аллювиальных отложениях пойменной и русловой фаций р. Лены, сложенных полимиктовыми песками (разр. 2ЧТ-03 и разр. 5ЧТ-04). Концентрации исследуемых радионуклидов, обнаруженные в горизонте С палевой осолоделой почвы (разр. 6Т-05), сформированной на аллювиальных карбонатных суглинках, также соответствуют наиболее высоким значениям (табл. 3).

Распределение ^{40}K в солоди (разр. 1ЧТ-03) и палево-бурой оподзоленной почве (разр. 3ЧТ-03) носит элювиальный характер, в то время как в остальных почвах, в том числе и в палевой осолоделой (разр. 6Т-05), преимущественно равномерный. Следовательно, процесс оподзоливания способствует

Таблица 3. Содержание естественных радионуклидов в почвах Центральной Якутии

Table 3. The contents of natural radionuclides in soils of central Yakutia

Горизонт	Глубина, см	⁴⁰ K, %	n·10 ⁻⁴ %		Th/U
			²³⁸ U	²³² Th	
Палево-бурая оподзоленная, разрез 3ЧТ-03					
A0A1	0-4	0,7	1,6	1,2	0,7
A1A2	4-9	1,4	0,9	1,9	2,1
A2B	10-20	2,4	1,5	6,3	4,2
B	30-40	2,2	0,7	4,7	6,7
BC	60-70	2,2	0,4	2,2	5,5
C	120-130	2,3	0,3	2,0	6,7
Солодь, разрез 1ЧТ-03					
A1A2	2-12	1,7	2,7	3,6	1,3
A2	20-30	1,2	0,4	2,3	5,7
Bt	40-50	1,3	0,9	5,9	6,5
BC	70-80	2,3	0,7	4,5	6,4
C	110-120	2,3	0,6	2,7	4,5
Палевая переходная, разрез 6ЧТ-04					
Ad	0-1	1,5	2,9	5,0	1,7
A	1-4	2,2	2,5	8,4	3,4
AB	4-12	2,5	1,7	6,2	3,6
B	20-30	2,3	1,5	6,8	4,5
BC	50-60	2,6	1,5	8,4	5,6
C	100-110	2,3	1,3	5,1	3,9
Палевая осолодевшая, разрез 6Т-05					
A1A2	2-10	3,1	2,5	5,3	2,1
A2	10-22	3,4	1,9	7,3	3,8
B	30-40	3,0	1,6	12,1	7,6
Bca	45-55	3,1	1,7	12,3	6,1
BCca	70-80	2,7	1,8	10,3	6,8
C	110-120	3,0	2,5	10,1	4,0
Чернозем, разрез 2ЧТ-03					
Ad	0-1	1,5	1,1	7,5	6,8
A	1-11	2,2	1,8	9,6	5,3
A	12-22	2,6	2,4	11,3	4,7
AB	25-35	3,1	2,7	15,4	5,7
Bca	40-50	2,3	2,4	11,2	4,7
BCca	60-70	2,9	2,5	12,4	5,0
C1	90-100	2,6	1,7	7,0	4,1
C2	140-150	3,0	1,3	6,3	4,8
Аллювиальная темногумусовая, разрез 5ЧТ-04					
Ad	0-2	2,2	2,4	10,2	4,2
A	2-5	3,0	2,8	12,8	4,6
ABca	5-15	2,8	2,6	12,4	4,8
Bca	30-40	2,2	2,7	11,4	4,2
BC	70-80	2,6	2,6	11,6	4,5
C1	120-130	2,9	1,9	9,6	5,0
C2	140-150	2,5	1,7	6,4	3,8

ет выносу ^{40}K из данных почв элювиального ряда, а процесс осолодения – нет. Среднее содержание ^{40}K в изучаемых почвах изменяется от 1,8 до 3,0 %, т. е. максимально почти в 1,7 раза. Минимальные средние содержания ^{40}K (1,8–1,9 %) отмечаются в солоди и палево-бурой оподзоленной, а максимальные (2,5–3,0 %) – в черноземе, аллювиальной темногумусовой и палевой осолоделой почвах (табл. 4). Минимальная вариабельность внутрипрофильных концентраций ^{40}K наблюдалась ($V=7\%$) в палевой осолоделой почве, тогда как максимальная ($V=37\%$) – в палево-бурой оподзоленной почве. Данные корреляционного анализа между содержанием ^{40}K и свойствами исследованных типов почв не обнаружили значимых связей. Во всех случаях рассчитанные значения коэффициентов корреляции (r) оказались статистически не

значимыми, т. е. меньше критических (r_{st}) для данного объема выборки (n) и уровня доверительной вероятности ($p=0,95$). При этом для связей ^{40}K – физический песок значения r оказались существенными ($r=0,525-0,802$), что позволяет утверждать, что в исследованных почвах ^{40}K закрепляется главным образом в кристаллических структурах первичных минералов.

Содержание и внутрипрофильное распределение ^{238}U в изучаемых почвах более контрастное, чем таковое ^{40}K . При этом нельзя не согласиться с мнением ряда ученых (Баранов и др., 1963; Переволоцкий, Переволоцкая, 2014; Rachkova et al., 2010; Beznosikov et al., 2017; Navas et al., 2002; Baykara, Doğru, 2009 и др.), которые считают, что почвы наследуют уровни содержаний естественных радионуклидов от состава почвообразующих пород,

Таблица 4. Статистические показатели распределения содержаний естественных радионуклидов в почвах Центральной Якутии

Table 4. Statistics on distribution of contents of natural radionuclides in soils of central Yakutia

Почва, № разреза	Радионуклиды	lim	$\bar{X} + S_{\bar{X}}$	V
Палево-бурая оподзоленная, разрез 3ЧТ-03 n=6	^{40}K	0,7–2,4	$1,9 \pm 0,3$	37
	^{238}U	0,3–1,6	$0,9 \pm 0,2$	55
	^{232}Th	1,2–6,3	$3,0 \pm 0,8$	67
Солодь, разрез 1ЧТ-03 n=5	^{40}K	1,2–2,3	$1,8 \pm 0,2$	30
	^{238}U	0,4–2,7	$1,1 \pm 0,4$	88
	^{232}Th	2,3–5,9	$3,8 \pm 0,6$	38
Палевая переходная, разрез 6ЧТ-04 n=6	^{40}K	1,5–2,6	$2,2 \pm 0,2$	18
	^{238}U	1,3–2,9	$1,9 \pm 0,2$	32
	^{232}Th	5,0–8,4	$6,6 \pm 0,6$	23
Палевая осолоделая, разрез 6Т-05 n=6	^{40}K	2,7–3,4	$3,0 \pm 0,1$	7
	^{238}U	1,6–2,5	$2,0 \pm 0,2$	20
	^{232}Th	5,3–12,3	$9,6 \pm 1,1$	29
Чернозем, разрез 2ЧТ-03 n=8	^{40}K	1,5–3,1	$2,5 \pm 0,2$	21
	^{238}U	1,1–2,7	$2,0 \pm 0,2$	30
	^{232}Th	6,3–15,4	$10,1 \pm 1,1$	31
Аллювиальная темногумусовая, разрез 5ЧТ-04 n=7	^{40}K	2,2–3,0	$2,6 \pm 0,1$	11
	^{238}U	1,7–2,8	$2,4 \pm 0,1$	17
	^{232}Th	6,4–12,8	$10,6 \pm 0,7$	19

Примечание. Статистические показатели: lim – пределы изменения содержаний;
 $\bar{X} + S_{\bar{X}}$ – среднее и его ошибка; V – коэффициент вариации; n – объем выборки.

но их концентрации и распределение в почвах существенно изменяются под влиянием почвообразовательных процессов. Действительно, распределение ^{238}U в изучаемых почвах в зависимости от их почвенно-генетических особенностей носит различный характер. Так, в лесных почвах элювиального ряда исследуемого региона внутрипрофильное распределение ^{238}U может носить элювиальный (разр. 6Т-05), аккумулятивно-элювиальный (разр. 1ЧТ-03) и аккумулятивно-элювиально-иллювиальный характер (разр. 3ЧТ-03), тогда как в остальных изучаемых почвах, в луговых и степных – преимущественно аккумулятивный. Следовательно, в процессе как оподзоливания, так и осолодения ^{238}U активно выносятся из изучаемых почв, но при этом даже в данных почвах элювиального ряда в условиях слабокислой среды их поверхностных горизонтов отмечается биогенное накопление данного радионуклида. На сродство ^{238}U к ОВ почв и его способность к комплексообразованию с гумусовыми кислотами, что с одной стороны, обуславливает его депонирование в составе поверхностных и погребенных гумусовых горизонтов, а с другой – активную водную миграцию в почвах гумидной зоны, неоднократно указывали ранее (Перельман, 1989; Rachkova et al., 2010; Vodyanitskii, 2011; Собакин, Перк, 2013; Beznosikov et al., 2017; Chevychelov, Sobakin, 2017). Процесс биогенного накопления ^{238}U в исследованных почвах также подтверждается результатами корреляционного анализа. Так, статистически значимые ($p=0,95$) коэффициенты корреляции получены для связей ^{238}U – гумус в солоди ($r=0,982$) и палевой переходной почве ($r=0,988$). Также для данных почв оказались статистически значимыми ($p=0,95$) величины коэффициентов корреляции, рассчитанные для связей ^{238}U – глина в солоди ($r=0,885$), палевой переходной ($r=0,931$), черноземе

($r=0,800$) и аллювиальной темногомусовой почве ($r=0,958$).

Корреляционные связи между содержанием ^{238}U и гумуса, установленные для почв Центральной Якутии, также подтверждаются в аналогичных исследованиях для почв других регионов России. Так, статистически значимые коэффициенты корреляции для связей ^{238}U – гумус были обнаружены для серых лесных почв Краснодарского края ($r=0,75$) (Панюшкина, Нагалецкий, 2007), для солончака бугристого ($r=0,76$), солончака типичного ($r=0,88$) и светлокаштановой солонцеватой почвы ($r=0,77$) Терско-Кумской низменности (Asvarova et al., 2013).

Контрастность содержания ^{238}U в исследуемых почвах подтверждается его средними концентрациями, которые составляют $(0,9–2,4) \cdot 10^{-4} \%$ и максимально изменяются почти в 3 раза. При этом наибольшая вариабельность его внутрипрофильного содержания отмечается в лесных почвах элювиального ряда, т. е. в солоди ($V=88 \%$) и палево-бурой оподзоленной почве ($V=55 \%$). В остальных изучаемых почвах полученные значения коэффициентов вариации, как правило, не превышают 30 % (табл. 4).

Внутрипрофильное распределение ^{232}Th в исследуемых почвах, как и ^{238}U , носит более разнообразный характер. Так, в лесных почвах, т. е. в солоди, палево-бурой оподзоленной и палевой осолоделой почвах (разр. 1ЧТ-03, разр. 3ЧТ-03 и разр. 6Т-05) ^{232}Th распределяется по элювиально-иллювиальному, в аллювиальной темногомусовой (разр. 5ЧТ-04) – по аккумулятивному, а в черноземе и палевой переходной почве (разр. 2ЧТ-03 и разр. 6ЧТ-04) – по аккумулятивно-иллювиальному типу. Аккумулятивно-иллювиальный тип распределения отличается от аккумулятивного тем, что наряду с общим накоплением ^{232}Th в почвенном профиле по сравнению

с почвообразующей породой максимальные его концентрации главным образом отмечаются в иллювиальной толще (табл. 3). При этом, как правило, в изучаемых почвах ^{232}Th закрепляется в основном в составе первичных и вторичных глинистых минералов мелкодисперсных фракций почвенного мелкозема. Это положение подтверждается результатами корреляционного анализа. Так, статистически значимые ($p=0,95$) коэффициенты корреляции для связей ^{232}Th – глина и ^{232}Th – ил были получены для солоды ($r=0,885$ и $r=0,906$), палевой осолоделой ($r=0,911$ и $r=0,921$) и аллювиальной темногумусовой почвы ($r=0,958$ и $r=0,999$). В связи с этим необходимо отметить, что подобные связи ^{232}Th с глинистыми минералами фиксировались для подзолистых пропитанно-гумусовых почв Республики Коми (Shuktomova, Noskova, 2008) и составляли во фракции физической глины для ^{232}Th – монтмориллонит ($r=0,69$), а для Th – каолинит+хлорит ($r=0,72$).

Среднее содержание ^{232}Th в исследованных почвах равно $(3,0\text{--}10,6) \cdot 10^{-4} \%$ и изменяется максимально почти в 3 раза, при этом наибольшая вариабельность внутрипрофильного содержания данного радионуклида ($V=67 \%$) отмечается в палево-бурой оподзоленной (разр. ЗЧТ-03), а минимальная ($V=19 \%$) – в аллювиальной темногумусовой почве (разр. 5ЧТ-04).

Среднее содержание ^{238}U и ^{232}Th в изученных типах почв Центральной Якутии находится на уровне таковых, характерных для дерново-таежных, серых лесных и аллювиальных почв Иркутской области; дерново-подзолистых, луговых почв и черноземов юго-запада Алтайского края; серых лесных, горно-луговых черноземовидных, черноземов и аллювиально-луговых почв Краснодарского края; бурых горно-лесных и горно-луговых почв Центрального Кавказа (табл. 5). Вместе

с тем среднее количество ^{238}U и ^{232}Th в почвах Центральной Якутии несколько меньше средних концентраций данных радионуклидов, отмечаемых в горно-тундровых, горно-луговых и лугово-болотных почвах Юго-Восточного Алтая, а также меньше среднего содержания ^{238}U , фиксируемого в светло-каштановых почвах и солончаках Терско-Кумской низменности (табл. 5).

Найденные значения $^{232}\text{Th}/^{238}\text{U}$ для средних содержаний данных радионуклидов в исследуемых почвах изменялись в пределах 3,3–5,0 и были близки к таковым (3,8–5,9), обнаруженным для бурых горно-лесных и горно-луговых почв Центрального Кавказа. При этом в данных почвах Кавказа среднее содержание ^{238}U ($1,32 \cdot 10^{-4} \%$ – $1,84 \cdot 10^{-4} \%$) и ^{232}Th ($6,38 \cdot 10^{-4} \%$ – $7,87 \cdot 10^{-4} \%$) изменялось (Asvarova et al., 2012) в более узких пределах концентраций, чем в почвах Центральной Якутии. Также необходимо отметить, что для почв отдельных регионов России диапазон величин отношения $^{232}\text{Th}/^{238}\text{U}$ может расширяться (Кузнецов, Гребенщикова, 2009; Панюшкина, Нагалецкий, 2007) либо, наоборот, сужаться (Asvarova et al., 2013) по сравнению с почвами Центральной Якутии (табл. 5).

Более того, рассчитанные величины $^{232}\text{Th}/^{238}\text{U}$ для отдельных горизонтов конкретных типов изучаемых почв изменялись еще в более широком интервале значений от 0,7 до 7,6, т. е. максимально более чем на порядок. В то время как для почвообразующих пород исследуемых почв данное отношение было значительно уже и составляло 3,8–6,7 (см. табл. 3). Расширение диапазона значений данного отношения, по нашему мнению, обусловлено влиянием различных почвообразовательных процессов (гумусонакопления, оподзоливания, осолодения, внутрипочвенного оглинивания и др.), протекающих в данных почвах. При этом очевидно, что ^{238}U является

Таблица 5. Среднее содержание ^{238}U и ^{232}Th в почвах отдельных регионов РоссииTable 5. ^{238}U and ^{232}Th mean contents in soils of different regions in Russia

Регион	$n \cdot 10^{-4} \%$		$^{232}\text{Th}/^{238}\text{U}$	Источник
	^{238}U	^{232}Th		
Центральная Якутия	0,9-2,4	3,8-10,6	3,3-5,0	Наши данные
Иркутская область	2,16	8,32	2,6-8,0	Кузнецов, Гребенщикова, 2009
Юго-запад Алтайского края	0,6-2,1	2,4-8,1	-	Пузанов и др., 2016б
Юго-Восточный Алтай	1,7-4,3	7,3-14,8	-	Пузанов и др., 2016а
Краснодарский край	0,84-1,62	4,35-7,30	3,4-8,5	Панюшкина, Нагалеvский, 2007
Центральный Кавказ	1,32-1,84	6,38-7,87	3,8-5,9	Asvarova et al., 2012
Терско-Кумская низменность (Дагестан)	1,88-3,10	6,67-9,54	2,7-4,1	Asvarova et al., 2013

более активным мигрантом в почвах по сравнению с ^{232}Th , как это отмечалось ранее рядом исследователей (Баранов и др., 1963; Rachkova et al., 2010; Vodyanitskii, 2011).

Заключение

Содержание и распределение естественных радионуклидов ^{238}U , ^{232}Th и ^{40}K в почвах Центральной Якутии определяется их уровнями концентраций в почвообразующих породах, а также влиянием почвообразовательных процессов, протекающих в данных почвах.

Минимальные концентрации ^{238}U , ^{232}Th и ^{40}K ($0,3 \cdot 10^{-4}$ – $0,6 \cdot 10^{-4} \%$, $2,0 \cdot 10^{-4}$ – $2,7 \cdot 10^{-4}$ и $2,3 \%$) отмечаются в сильновыветрелых песчаных отложениях верхнего уровня, а максимальные ($1,9 \cdot 10^{-4}$ – $2,5 \cdot 10^{-4} \%$, $9,6 \cdot 10^{-4}$ – $10,1 \cdot 10^{-4}$ и $3,0 \%$) – в современных аллювиальных песчаных отложениях пойменной фации нижнего уровня и лессовидных карбонатных суглинках среднего уровня Центрально-Якутской равнины.

Внутрипрофильное распределение ^{40}K в лесных почвах носит элювиальный характер, а в остальных почвах исследуемого региона – преимущественно равномерный. При этом среднее содержание ^{40}K в данных почвах изменяется от 1,8 до 3,0 при минимальной вариабельности концентраций ($V=7$ – 37%).

Распределение ^{238}U и ^{232}Th в изучаемых почвах более разнообразное, чем таковое ^{40}K . При этом в лесных почвах элювиального ряда внутрипрофильное распределение ^{238}U может носить элювиальный, аккумулятивно-элювиальный и аккумулятивно-элювиально-иллювиальный характер, тогда как в остальных почвах данной территории – в большей степени аккумулятивный. Среднее содержание ^{238}U в почвах составляет $0,9 \cdot 10^{-4}$ – $2,4 \cdot 10^{-4} \%$, при значительной вариабельности концентраций ($V=17$ – 88%). В исследованных почвах выявлены статистически достоверные корреляционные связи между содержанием ^{238}U , количеством гумуса и физической глины.

Внутрипрофильное распределение ^{232}Th в лесных почвах определяется по элювиальному, а в луговых и степных почвах – в основном по аккумулятивному или аккумулятивно-иллювиальному типу. Среднее содержание ^{232}Th в почвах Центральной Якутии изменяется значительно от $3,0 \cdot 10^{-4}$ до $10,6 \cdot 10^{-4} \%$ при относительно высокой вариабельности концентраций ($V=19$ – 67%). В отличие от урана торий закрепляется главным образом в составе мелкодисперсных фракций почвенного мелкозема, т. е. в составе глины и ила.

Список литературы / References

Алексахин Р.М. (1982) Некоторые достижения и задачи в исследовании поведения естественных и искусственных радионуклидов в почвах и растительности. *Почвоведение*, 6: 45-52 [Alexakhin R.M. (1982) Achievements and aims of the research on behavior of natural and artificial radionuclides in soils and plants. *Eurasian Soil Science* [Pochvovedenie], 6: 45-52 (in Russian)]

Аринушкина Е.В. (1970) *Руководство по химическому анализу почв*. М., Изд-во Моск. ун-та, 487 с. [Arinushkina E.V. (1970) *The manual on soil chemical analysis*. Moscow, Moscow State University, 487 p. (in Russian)]

Балыкин С.Н., Черных Д.В. (2008) Радионуклиды в почвах геохимических ландшафтов Северо-Восточного Алтая. *Мир науки, культуры, образования*, 4: 16-18 [Balykin S.N., Chernykh D.V. (2008) Radioactive nuclides in soils of geochemical landscapes of north-east Altai. *World of Science, Culture and Education* [Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya], 4: 16-18 (in Russian)]

Баранов В.И., Титаева Н.А. (1961) Содержание урана, тория, радия и иония в четвертичных отложениях р. Лены. *Геохимия*, 2: 110-114 [Baranov V.I., Titaeva N.A. (1961) Uranium, thorium, radium and ionium contents in Quaternary deposits of the Lena River. *Geochemistry* [Geokhimiya], 2: 110-114 (in Russian)]

Баранов В.И., Морозова Н.Г., Кунашева К.Г., Григорьев Г.И. (1963) Геохимия некоторых радиоактивных элементов в почвах. *Почвоведение*, 8: 11-20 [Baranov V.I., Morozova N.G., Kunasheva K.G., Grigoriev G.I. (1963) Geochemistry of certain radioactive elements in soils. *Eurasian Soil Science* [Pochvovedenie], 8: 11-20 (in Russian)]

Васильева Т.И., Чевычелов А.П. (2010) Минералогический состав основных типов почв Центральной Якутии. *Вестник Томского государственного университета*, 330: 176-178 [Vasilyeva T.L., Chevychelov A.P. (2010) Mineralogical composition of the main soil types of Central Yakutia. *Tomsk State University Journal* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 330: 176-178 (in Russian)]

Дмитриев Е.А. (2009) *Математическая статистика в почвоведении*. М., Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 328 с. [Dmitriev E.A. (2009) *Mathematical statistics in soil science*. Moscow, Librokom, 328 p. (in Russian)]

Еловская Л.Г. (1987) *Классификация и диагностика мерзлотных почв Якутии*. Якутск, ЯФ СО АН СССР, 172 с. [Elovskaya L.G. (1987) *The classification and diagnostics of permafrost soils in Yakutia*. Yakutsk, Ya.B. SD AS USSR, 172 p. (in Russian)]

Кузнецов П.В., Гребенщикова В.А. (2009) Распределение урана и тория в некоторых почвах Иркутской области. *Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека*. Томск, с. 302-306 [Kuznetsov P.V., Grebenshchikova V.A. (2009) Uranium and thorium distribution in some soils types of Irkutsk Oblast. *Radioactivity and radioactive elements in the human environment*. Tomsk, p. 302-306 (in Russian)]

Методика измерения активности радионуклидов с использованием сцинтилляционного гамма-спектрометра с программным обеспечением «Прогресс» (2003) М., Центр метрологии, 16 с. [The method of radionuclide activity measurement using a scintillation gamma spectrometer and software "Progress" (2003) Moscow, Metrology Center, 16 p. (in Russian)]

Панюшкина Г.И., Нагалецкий В.Я. (2007) Распределение и миграция радионуклидов в почвенно-растительном покрове Краснодарского края. *Вестник Южного научного цен-*

мра ПАИ, 3(2): 52-56 [Panyushkina G.I., Nagalevsky V.Y. (2007) Distribution and migration of radioactive nuclides in edaphic-vegetal covering of Krasnodar region. *Bulletin of the Southern Scientific Center RAS* [Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN], 3(2): 52-56 (in Russian)]

Переволоцкий А.Н., Переволоцкая Т.В. (2014) О содержании ^{40}K , ^{226}Ra и ^{232}Th в лесных почвах Республики Беларусь. *Радиационная биология. Радиоэкология*, 54(2): 193-200 [Perevolotsky A.N., Perevolotskaya T.V. (2014) About the contents of ^{40}K , ^{226}Ra and ^{232}Th in forest soils of the Republic of Belarus. *Radioactive Biology. Radioecology* [Radiocionnaya biologiya. Radioekologiya], 54(2): 193-200 (in Russian)]

Перельман А.И. (1989) *Геохимия*. Москва, Высшая школа, 528 с. [Perelman A.I. (1989) *Geochemistry*. Moscow, High school, 528 p. (in Russian)]

Пузанов А.В., Бабошкина С.В., Рождественская Т.А., Балыкин Д.Н., Балыкин С.Н., Салтыков А.В., Горбачев И.В., Трошкова И.А. (2016а) Радионуклиды в почвах плато Укок (Юго-Восточный Алтай). *Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека*. Томск, с. 531-534 [Puzanov A.V., Baboshkina S.V., Rozhdestvenskaya T.A., Balykin D.N., Balykin S.N., Saltykov A.V., Gorbachyov I.V., Troshkova I.A. (2016a) Radionuclides in soils of the Ukok Plateau (Southeastern Altai). *Radioactivity and radioactive elements in the human environment*. Tomsk, p. 531-534 (in Russian)]

Пузанов А.В., Рождественская Т.А., Бабошкина С.В., Ельчинойна О.А., Балыкин Д.Н., Балыкин С.Н., Салтыков А.В., Горбачев И.В., Трошкова И.А. (2016б) Содержание и распределение тяжелых естественных радионуклидов (^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K) в почвах бассейна р. Верхний Алей (юго-запад Алтайского края). *Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека*. Томск, с. 534-537 [Puzanov A.V., Rozhdestvenskaya T.A., Baboshkina S.V., Elchininova O.A., Balykin D.N., Balykin S.N., Saltykov A.V., Gorbachyov I.V., Troshkova I.A. (2016b) Content and distribution of heavy natural radionuclides (^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K) in soils of the Upper Aley River basin (the South West of Altai Krai). *Radioactivity and radioactive elements in the human environment*. Tomsk, p. 534-537 (in Russian)]

Роде А.А. (1971) *Система методов исследования в почвоведении*. Новосибирск, Наука, 92 с. [Rode A.A. (1971) *The system of research methods in soil science*. Novosibirsk, Nauka, 92 p. (in Russian)]

Розанов Б.Г. (1983) *Морфология почв*. М., Изд-во Моск. ун-та, 320 с. [Rozanov B.G. (1983) *Soil morphology*. Moscow, Moscow State University, 320 p. (in Russian)]

Собакин П.И., Чевычелов А.П., Ушницкий В.Е. (2004) Радиоэкологическая обстановка на территории Якутии. *Радиационная биология. Радиоэкология*, 44(3): 283-288 [Sobakin P.I., Chevychelov A.P., Ushnitsky V.E. (2004) Radioecological environment in Yakutia. *Radioactive Biology. Radioecology* [Radiocionnaya biologiya. Radioekologiya], 44(3): 283-288 (in Russian)]

Собакин П.И., Перк А.А. (2013) Радиоактивные элементы в почвах Якутии. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*, 5: 77-86 [Sobakin P.I., Perk A.A. (2013) Radioactive elements in soils of Yakutia. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences* [Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk], 5: 77-86 (in Russian)]

Сухоруков Ф.Б., Щербов Б.П., Страховенко В.Д., Смоляков Б.С., Кириллина В.И., Проккопьев Ю.Н. (2001) *Экологическая обстановка (радионуклиды, тяжелые металлы) территорий Нюрбинского и Усть-Алданского улусов Республики Саха (Якутия)*. Якутск, 155 с.

[Sukhorukov F.B., Shcherbov B.P., Strakhovenko V.D., Smolyakov B.S., Kirillina V.I., Prokopyev Yu.N. (2001) *Environmental situation (radionuclides, heavy metals) of the territories of Nyurbinsky and Ust-Aldansky uluses of the Republic of Sakha (Yakuita)*. Yakutsk, 155 p. (in Russian)]

Унканжинов Г.Д., Ускова Б.Ц., Болдырева Л.А., Тертышная А.Г. (2012) Естественные радионуклиды в почвах реперных участков Республики Калмыкия. *Плодородие*, 6: 43-45 [Unkanzhinov G.D., Uskova B.Ts., Boldyreva L.A., Ternyshnaya A.G. (2012) Natural radionuclides in soils of the reference plots in the Republic of Kalmykia. *Fertility [Plodorodie]*, 6: 43-45 (in Russian)]

Akyil S., Yusof A.M. (2007) The distribution of uranium and thorium in samples taken from different polluted marine environment. *Journal of Hazardous Materials*, 144(1-2): 564-569

Asvarova T.A., Abdulaeva A.S., Magomedov M.A. (2012) Natural radionuclides in rocks and soils of the high-mountain regions of the Great Caucasus. *Eurasian Soil Science*, 45(6): 625-637

Asvarova T.A., Zalibekov Z.G., Abdullaeva A.S. (2013) Effect of desertification processes on migration intensity of radionuclides in soils of Terek-Kuma Lowland. *Arid Ecosystems*, 3(1): 16-21

Baykara O., Doğru M. (2009) Determination of terrestrial gamma ^{238}U , ^{232}Th and ^{40}K in soil along fracture zones. *Radiation Measurements*, 44(1): 116-121

Belivermis M. (2012) Vertical Distributions of ^{137}Cs , ^{40}K , ^{232}Th and ^{226}Ra in soil samples from Istanbul and its environs, Turkey. *Radiation Protection Dosimetry*, 151(3): 511-521

Beznosikov V.A., Lodygin E.D., Shuktomova I.I. (2017) Artificial and natural radionuclides in soils of the southern and middle taiga zones of Komi Republic. *Eurasian Soil Science*, 50(7): 814-819

Chevychelov A.P., Skrybykina V.P., Vasil'eva T.I. (2009) Geographic and genetic specificity of permafrost-affected soils in central Yakutia. *Eurasian Soil Science*, 42(6): 600-608

Chevychelov A.P., Sobakin P.I. (2017) Radioactive contamination of alluvial soils in the taiga landscapes of Yakutia with ^{137}Cs , ^{226}Ra , and ^{238}U . *Eurasian Soil Science*, 50(12): 1535-1544

Egorova I.A., Kislitsina Yu.V., Puzanov A.V. (2012) Radionuclides in soils of Northwestern altai. *Geography and Natural Resources*, 33(3): 208-211

Malanca A., Gaidolfi L., Pessina V., Dallara G. (1996) Distribution of ^{226}Ra , ^{232}Th and ^{40}K in soils of Rio Grande Do Norte (Brazil). *Journal of Environmental Radioactivity*, 30(1): 55-67

Navas A., Soto J., Machn J. (2002) ^{238}U , ^{226}Ra , ^{210}Pb , ^{232}Th and ^{40}K activities in soil profiles of the Flysch Sector (Central Spanish Pyrenees). *Applied Radiation and Isotopes*, 57(4): 579-589

Rachkova N.G., Shuktomova I.I., Taskaev A.I. (2010) The state of natural radionuclides of uranium, radium, and thorium in soils. *Eurasian Soil Science*, 43(6): 651-658

Shuktomova I.I., Noskova L.M. (2008) Modes of ^{232}Th occurrence in fine fractions in mountain soils. *Geochemistry International*, 46(8): 840-844

Vodyanitskii Yu.N. (2011) Chemical aspects of uranium behavior in soils: A review. *Eurasian Soil Science*, 44(8): 862