

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 108

11

ноябрь



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 11

MOSCOW
2023

Founders:

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
BRANCH OF BIOLOGICAL SCIENCES RAS
RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY
BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

Journal is published the algis of the Branch of Biological Sciences RAS

Editor-in-Chief

L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

- O. M. Afonina** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. N. Safronova (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. I. Shamrov (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
 N. V. Bitukova (Secretary, St. Petersburg, Russia),
O. G. Baranova (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 S. Volis (PhD, Kunming, China),
A. V. Herman (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),
 T. E. Darbayeva (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),
 L. A. Dimeyeva (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),
 M. L. Kuzmina (PhD, Guelph, Canada),
 M.S. Kulikovskiy (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 M. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
 Z. Palice (PhD., Prùhonice, Czech Republic),
 A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
 D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue A. K. Sytin

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.gongalskaya@gmail.com

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 11, 2023

СООБЩЕНИЯ

Классификация сообществ кедрового стланика
на севере Корякского округа (Камчатский край)

В. Ю. Нешатаева, В. Ю. Нешатаев, К. И. Скворцов, Е. Ю. Кузьмина, А. П. Кораблёв 951

Виды рода *Ruscinellia* (Роасеае) в растительных сообществах юга Западной Сибири

И. С. Чупина, А. Ю. Королюк 971

Структурные особенности зарастания водохранилищ бассейна
реки Вычегда (Республика Коми)

Е. В. Панюкова, Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков 980

Развитие мужских репродуктивных структур у *Campanula alliariifolia* (Campanulaceae)

Н. А. Жинкина, Е. Е. Евдокимова 992

Запасы потенциально токсичных элементов в напочвенном покрове
сосновых лесов северной тайги при аэротехногенном загрязнении

И. В. Лянгузова, А. И. Беляева, М. Н. Катаева, Е. Н. Волкова 1001

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Halimodendron halodendron (Fabaceae) — новый вид для флоры Ставропольского края

И. В. Доронин 1015

Fraxinus pennsylvanica (Oleaceae) — новый чужеродный вид во флоре Азербайджана

Р. Т. Абдыева, К. К. Асадова, Нигяр Мурсал 1018

ХРОНИКА

Ботанические итоги 6-й Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедиции
в междуречье Инда и Ганга

С. Ю. Золкин, Т. В. Крестовская, Б. К. Ганнибал, Г. А. Новицкая 1023

Contents

Vol. 108, No. 11, 2023

COMMUNICATIONS

Classification of dwarf pine communities in the North of the Koryak District (Kamchatka Territory) <i>V. Yu. Neshataeva, V. Yu. Neshataev, K. I. Skvortsov, E. Yu. Kuzmina, A. P. Korablev</i>	951
Species of <i>Puccinellia</i> (Poaceae) in plant communities in the south of Western Siberia <i>I. S. Chupina, A. Yu. Korolyuk</i>	971
Structural features of overgrowing of reservoirs in the Vychegda River basin <i>E. V. Panyukova, B. Yu. Teteryuk, A. A. Panyukov</i>	980
Development of male reproductive structures in <i>Campanula alliariifolia</i> (Campanulaceae) <i>N. A. Zhinkina, E. E. Evdokimova</i>	992
Stocks of potentially toxic elements in the ground cover of northern taiga pine forests under aerotechnogenic pollution <i>I. V. Lyanguzova, A. I. Belyaeva, M. N. Kataeva, E. N. Volkova</i>	1001

FLORISTIC RECORDS

<i>Halimodendron halodendron</i> (Fabaceae), a new species to the flora of the Stavropol Territory <i>I. V. Doronin</i>	1015
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> (Oleaceae), a new alien species to the flora of Azerbaijan <i>R. T. Abdiyeva, K. K. Asadova, Nigar Mursal</i>	1018

CHRONICLES

Botanical results of the 6 th West Himalayan Interdisciplinary Biogeographic Expedition to the Indus and Ganges interfluve <i>S. Yu. Zolkin, T. V. Krestovskaya, B. K. Gannibal, G. A. Novitskaya</i>	1023
---	------

СООБЩЕНИЯ

КЛАССИФИКАЦИЯ СООБЩЕСТВ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА НА СЕВЕРЕ КОРЯКСКОГО ОКРУГА (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ)

© 2023 г. В. Ю. Нешатаева^{1,*}, В. Ю. Нешатаев², К. И. Скворцов¹,
Е. Ю. Кузьмина¹, А. П. Кораблёв^{1,**}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова
Институтский пер., 5, Санкт-Петербург, 194021, Россия

*e-mail: vneshatayeva@binran.ru

**e-mail: akorablev@binran.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Впервые приведена геоботаническая характеристика сообществ кедрового стланика, распространенных в Олюторском и Пенжинском районах Корякского административного округа Камчатского края. На основании анализа 83 геоботанических описаний разработана эколого-фитоценотическая классификация формации: выделено 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов, отнесенных к 5 группам ассоциаций. Охарактеризованы особенности флористического состава, ценотической структуры, экологической приуроченности и географического распространения сообществ кедрового стланика на юге Корякского нагорья. Почвы под изученными сообществами представлены 5 типами и 7 подтипами.

Ключевые слова: кедровый стланник, стланиковые сообщества, классификация, Корякское нагорье, Камчатский край

DOI: 10.31857/S0006813623110066, **EDN:** APKVFR

Pinus pumila (Pall.) Regel — кедровый стланник, имеет своеобразную жизненную форму, которая значительно отличается как от деревьев, так и от кустарников. Стволы у стланика распростерты, с разветвленной системой ветвей. В долинах Корякского нагорья и на морских побережьях высота особей *P. pumila* достигает 2.5–3.0 м, а в горах, на верхнем пределе распространения стланика, не превышает 40–50 см, при этом диаметр стволов составляет около 12–15 см. Стволы и ветви стланика устойчивы к низким температурам и мощному снежному покрову: они способны полегать под снег и могут образовывать придаточные корни. Его ареал занимает обширные территории от реки Лена на восток до побережья Тихого океана и простирается на север от Корейского полуострова, острова Хонсю, горных массивов Хинган, Сихотэ-Алинь и Тукурингра до южной Чукотки (Tikhomirov, 1949; Kabanov, 1977; Kharkevich, 1984, 1989, и др.). В Камчатском крае, включающем полуостров Камчатка и северную часть Корякского административного округа (АО), общая площадь, занятая сообществами *P. pumila*, составляет около 8.6 млн га (Grushin, 1961). В Японии высотный пояс растительности,

в котором преобладает *P. pumila*, отмечен в высокогорьях двух северных островов, наиболее он выражен на острове Хоккайдо (Tatewaki, 1963; Kobayashi, 1967, 1971; Okitsu, Ito, 1984, 1989; Okitsu, 2003; Yasuda, Okitsu, 2012).

В Камчатском крае, в отличие от северной Японии и Восточной Сибири, *P. pumila* занимает более широкий высотный диапазон: в некоторых районах он распространен от морского побережья до горных тундр (Khomentovskiy, 1995; Neshatayeva, 2011). Кедровый стланник часто занимает сухие и бедные местообитания: каменистые склоны, приморские террасы и песчаные отложения “сухих речек” на полуострове Камчатка. Последние представляют собой временные селевые потоки, стекающие со склонов вулканов во время сильных дождей и снеготаяния. На севере Камчатского края сообщества *P. pumila* преобладают на дренированных равнинах и шлейфах гор (Neshatayeva et al., 2020).

Экология кедрового стланика на Камчатке подробно охарактеризована в работе П.А. Хоментовского (Khomentovskiy, 1995). *P. pumila* имеет широкий экологический ареал и может встречаться как на приморских террасах, так и в гор-

ных лишайниковых тундрах, на каменистых и щебнистых склонах и на перемытых и перевеянных отложениях сухих речек. Вид требователен к освещению. В лесах кедровый стланик встречается при сомкнутости древостоя не более 0.5–0.6. При сомкнутости древесного яруса более 0.3 он прекращает семеношение, а при сомкнутости выше 0.7–0.8 постепенно отмирает. К почвенному богатству кедровый стланик не требователен. Семена кедрового стланика созревают в начале сентября; их распространяют кедровка (*Nucifraga caucocatactes kamtschatskensis* Barret-Hamilton), белка (*Sciurus vulgaris jacutensis* Ognev), бурундук и другие животные (Mezhennyu, 1978; Saito, 1983). Урожайными обычно являются каждые 3–4 года.

Цель нашего исследования — выявить ценотическое разнообразие сообществ кедрового стланика на севере Корякского АО (материковая часть Камчатского края). В задачи входили: разработка эколого-фитоценотической классификации сообществ кедрового стланика на севере Корякского АО, анализ их экологической приуроченности, закономерностей высотного распределения и географического распространения, а также сравнение выделенных синтаксонов с данными других авторов, приведенными в литературе. Номенклатура сосудистых растений дана по: Kharkevich (1985–1996); Yakubov, Chernyagina (2004); мхов — по Czernyadjeva (2012), с учетом современных таксономических работ; лишайников — по: Santesson et al. (2004); названия почв даны по: Shishov et al. (2004).

Природные условия района исследований

Территория исследований представляет собой горную страну, образованную Корякским нагорьем с прилегающими депрессиями Парапольского дола и долины р. Пенжины (рис. 1). Абсолютные высоты от 500–700 до 1200–1700 м над уровнем моря; высшая точка — гора Ледяная (2453 м). Климатические условия районов Корякского нагорья и северо-восточного побережья Берингова моря значительно отличаются. Климат приморских районов связан с циклонической деятельностью Берингова моря. Зима продолжительная (6 мес.), холодная: средняя температура февраля –14, –16°C. Зимние суммы осадков до 250–300 мм. Высота снежного покрова 1.0–1.5 м. Лето короткое (июль–август). Средняя температура августа +12°C. В центральных районах Корякского АО климат континентальный, с холодной продолжительной малоснежной зимой и коротким теплым летом. Для Корякского нагорья характерна продолжительная зима (230 дней), средняя температура января и февраля –22°C. Вегетационный период составляет менее 100 дней. Наличие современного оледенения в центральной части Корякского нагорья обусловлено низкими температурами и обилием зимних осадков.

Районы Парапольского дола, нижнего и среднего течения р. Пенжины характеризуются умеренно континентальным климатом, испытывая влияние циклонов Охотского моря. Зима холодная, длится 190 дней; средняя температура февраля –20, –22°C. Зимние суммы осадков — до 250 мм; мощность снежного покрова 50–70 см. Лето короткое, прохладное, средняя температура июля +11, +13°C. Суммы активных температур 650–750°. Повсеместно распространена многолетняя мерзлота (Kondratyuk, 1974).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые данные собраны в 2008–2022 гг. в Олюторском и Пенжинском районах Корякского административного округа Камчатского края. Геоботанические исследования проводили в один и тот же вегетационный период: с середины июля по конец августа. Выполнено 83 геоботанических описания на пробных площадях размерами 10 × 10 м и 33 описания почвенных разрезов и прикопок. Географические координаты описаний и высоту над уровнем моря определяли с помощью навигатора GPS, экспозицию и крутизну склона — с помощью компаса и угломера. Общее проективное покрытие (в %) стланикового яруса, каждого из подчиненных ярусов, покрытие каждого вида травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов оценивали глазомерно.

Условия почвенного увлажнения оценивали в почвенных разрезах и прикопках в соответствии с общепринятой полевой методикой (Kachinskiy, 1970; Mazirov et al., 2012 и др.). Использовали первые четыре ступени (балла) пятиступенчатой шкалы увлажнения: 1 — *сухая почва*: пылит, не холодит руку, сырость не ощущается, 2 — *свежая почва*: холодит руку, не пылит, при высыхании цвет почвы становится светлее, 3 — *влажная почва*: фильтровальная бумага промокает, при высыхании почва заметно светлеет, сохраняет форму, приданную рукой, влажность почвы ощущается при прикосновении, 4 — *сырая почва*: при сжатии превращается в тестообразную массу; непроклеенная бумага промокает, почва смачивает руку, но не просачивается между пальцами.

В качестве показателя почвенного богатства использовали соотношение мощности гумусового горизонта (**A1**) к толщине подстилки (**A0**), или мощности оторфованного, торфянистого или торфяного горизонта (**AT**, **T**) (Chertov, 1981). При отсутствии гумусового горизонта в расчетах использовали значение **1**. В работах почвоведов Дальнего Востока это соотношение называется “подстильно-гумусовый коэффициент” (Sapozhnikov et al., 1993). Устойчивая корреляция между реальным плодородием почвы и значением подстильно-гумусового коэффициента подтверждена статистическими моделями (Chertov, 1981; Sapozhnikov et al., 1993; Ко-

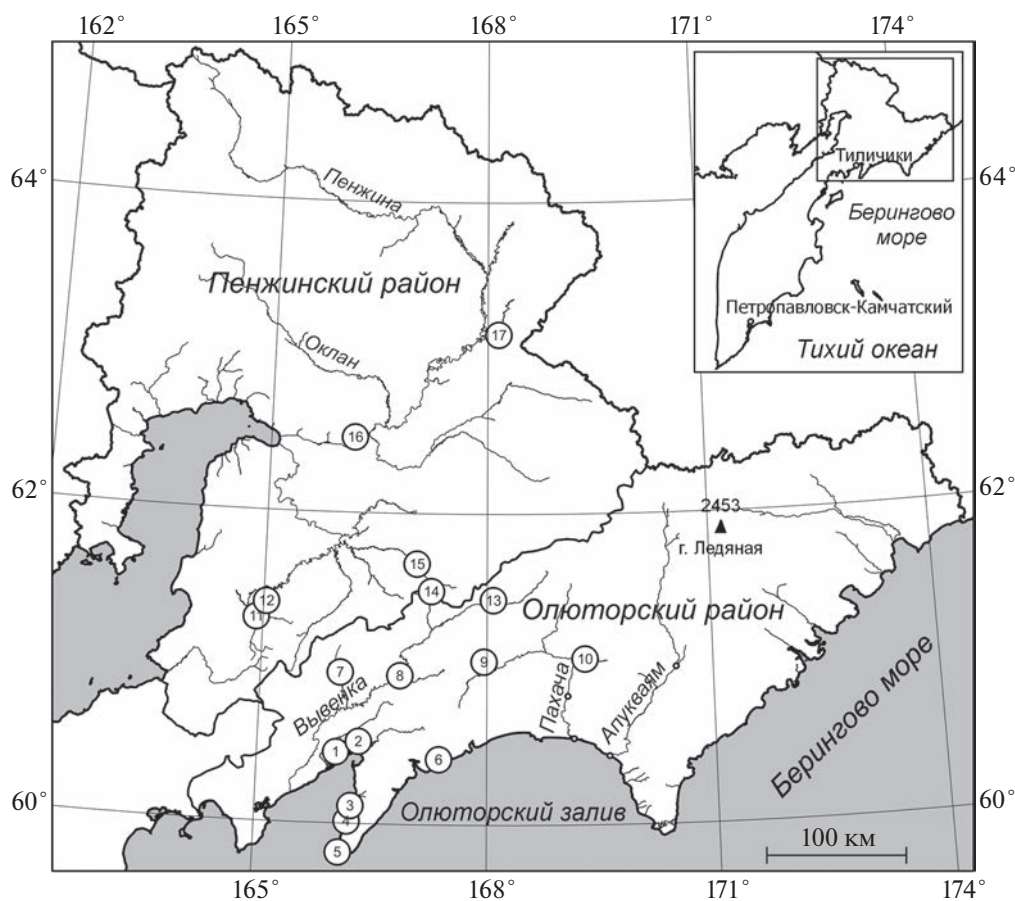


Рис. 1. Карта-схема районов исследований. 1 – с. Тилички и хребет Тиличинские горы; 2 – с. Култушное и гора Пипивитхан; 3 – Мыс Песчаный; 4 – Мыс Галинвилан; 5 – Мыс Говена; 6 – Бухта Средняя; 7 – горно-добывные участки (ГДУ) “Ледяной” и “Левтыринываям”; 8 – с. Хаилино; 9 – хребет Ивтыгин; 10 – Долина р. Майныльвыгоргын; 11 – горно-обогатительный комбинат (ГОК) “Аметистовое” и оз. Таловское; 12 – р. Ичигиннываям в среднем течении, близ впадения р. Тыклаваям; 13 – р. Вывенка в верхнем течении, близ впадения р. Вахавнитваям; 14 – Перевал Евъин-Энельхан; 15 – Долина р. Евъинваям; 16 – с. Каменское и Окланское плато; 17 – с. Слаутное.

Fig. 1. Schematic map of study areas. 1 – Tilichiki village and the Tilichinskiye Mountains range; 2 – Kultushnoye village and Mount Pipivtkhan; 3 – Cape Peschanyi; 4 – Cape Galinvilan; 5 – Cape Govenai; 6 – Sredny Bay; 7 – deposit “Ledyanoi” and “Levtyrinyayam”; 8 – Khailino village; 9 – Ivtygin Ridge; 10 – valley of the Mainylvygorgyn River; 11 – deposit “Ametistovoye” and Talovskoye Lake; 12 – Ichiginnynvayam River in its middle reaches, near the confluence of the Tyklavayam River; 13 – Vyvenka River in its upper reaches, near the confluence of the Vahavnitvayam River; 14 – Evyoin-Enelkhan Pass; 15 – valley of the Evyoinvayam River; 16 – Kamenskoye village and Oklanskoye Plateau; 17 – Slautnoye village.

тагова, 2004). Согласно этому коэффициенту, для *олиготрофных почв* значение $A1/A0$ находится в пределах от 0.00 до 0.10, для *мезоолиготрофных почв* – от 0.91 до 1.10 и для *мезотрофных почв* – более 1.10. На юге Корякского нагорья нет карбонатных пород и выходов известняков. При определении почвенного богатства мы также учитывали гранулометрический состав. Наиболее бедными (*олиготрофными*) являются каменистые, щебнистые и песчаные почвы; почвами среднего богатства (*мезоолиготрофными* или *олигомезотрофными*) – супеси или легкие суглинки; относительно более богатыми (*мезоэвтрофными*) – почвы на дренированных суглинках. Дополнительно учитывали наличие торфяного горизонта (**Т**), индицирующего олиготрофные почвы (из-за кислой реакции сфагнового торфа) и слабодренированные место-

обитания. Супесчаные почвы дренированных местообитаний отнесены к *мезоолиготрофным* или *олигомезотрофным*. Номенклатура почв приведена по руководству “Классификация и диагностика почв России” (Shishov et al., 2004).

Методы обработки данных. Для табличного анализа использовано 83 геоботанических описания, из них 64 описания, выполненных авторами, и 19 описаний А.Е. Катенина, выполненных в 1960 г. на побережье залива Корфа (окрестности дер. Култушное). При табличной обработке данных редкие виды, которые были встречены во всем массиве описаний менее трех раз, были удалены из таблицы до проведения табличного анализа (за исключением расчета среднего числа видов для типов сообществ). Классификация сообществ кедрового стланика основана на эколого-фитоцено-

ческих принципах Ленинградской геоботанической школы В.Н. Сукачева и А.П. Шенникова. При классификации учитывали флористический состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценологических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания. Основанием для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность видового состава доминантов и характерной группы индикаторных видов, встречающихся в фитоценозах в сходных местообитаниях. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации и варианты — по соотношению доминирующих и содоминирующих видов разных ярусов и по различиям во флористическом составе сообществ, отражающем экологические особенности местообитаний.

Диагностические признаки ассоциации устанавливали сравнительным изучением сходных фитоценозов путем их сопоставления в фитоценологической таблице. Методом табличного анализа определяли общее количество видов в сообществах ассоциации, степень ее флористической однородности, константность видов. Номенклатура синтаксонов соответствует рекомендациям Проекта Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры (Neshatayev, 2001).

Ординация описаний в комплексных осях выполнена методом NMS (non-metric multidimensional scaling) (Minchin, 1987) в среде статистического программирования R (R Core Team, 2020), пакет Vegan (Oksanen, 2022), в двух осях с использованием меры расстояния Брея—Кертиса. Проективные покрытия видов были логарифмированы по натуральному основанию для уменьшения степени варьирования переменных и улучшения качества ординации. Для уменьшения влияния редких и случайных видов на результаты ординации предварительно были удалены виды, встречающиеся менее трех раз, что является общепринятой практикой при ординации растительности (McCune et al., 2002). Связь распределения сообществ в ординационном пространстве с характеристиками местообитаний рассчитывали с помощью функции подбора линейных векторов (Envfit) в пакете Vegan, получая в качестве результирующей статистики коэффициент детерминации; уровень значимости рассчитан на основании 1000 пермутаций. В целях выявления влияния сомкнутости основного доминанта — кедрового стланика — на видовой состав сообществ, он был исключен из таблицы видов и использован как один из факторов (предикторов). Векторы наиболее скоррелированных характеристик помещали на ординационную диаграмму.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разработана эколого-фитоценологическая классификация сообществ формации кедрового стла-

ника (*Pineta pumilae*) для севера Корякского округа. Выявленное ценологическое разнообразие сообществ кедрового стланика составило 5 групп ассоциаций, 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов. Почвы под сообществами кедрового стланика представлены 5 типами и 7 подтипами.

Флористическое разнообразие сообществ кедрового стланика составило 200 видов, в т.ч. 92 вида сосудистых растений, 61 вид мохообразных и 47 эпигейных лишайников. Кроме того, на ветвях и стволах кедрового стланика отмечено до 20 эпифитов: *Cetraria sepincola*, *Cladonia scabriuscula*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. pulverata*, *H. vittata*, *Japewia tornensis*, *Lecanora boligera*, *L. chlarotera*, *L. fuscescens*, *Melanelia olivacea*, *Parmelia omphalodes*, *P. sulcata*, *P. squarrosa*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Pycnora leucococca*, *Pyrhospora cynnabarina*, *Vulpicida juniperinus*, *V. pinastri* и др.

В сообществах кедрового стланика, кроме собственно стланикового яруса, может быть выражено до трех подчиненных ярусов: кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый. Постоянными спутниками кедрового стланика в стланиковом ярусе являются березка Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и ольховый стланик (*Alnus fruticosa* s. l.); в кустарниковом ярусе часто встречаются спирея Бовера (*Spirea beauverdiana*) и рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*). Наиболее низким флористическим разнообразием характеризуются беднотравные кедровостланики (от 5 видов на 100 м²); наиболее высоким — лишайниковые кедровостланики (до 32 видов на 100 м²).

Группа ассоциаций I. *Pineta pumilae sphagnosa* — кедровостланики сфагновые

Диагностические признаки. Для сообществ этой группы ассоциаций характерно преобладание в моховом ярусе сфагновых мхов; доминирует *Sphagnum girgensohnii*, встречаются также *S. balticum*, *S. lenense*, реже — *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. aongstroemii*, *S. compactum*, *S. fuscum* и др. Развита кустарничковый ярус, где преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens* и *Vaccinium uliginosum*, встречаются *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*.

Распространение. Сфагновые кедровостланики встречаются на всем ареале формации. Описаны в Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), бассейне р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), бассейне р. Пенжина (Gorodkov, 1935), Магаданской обл. (Dokuchaeva, 1985), Якутии (Pivnik, 1958), на Охотском побережье (Vorob'ev, 1937; Kotlyarov, 1973, 1977, 1978; Vasil'ev, Chumin, 1979), в Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), на Южной Камчатке (Hultén, 1974), Восточной Камчатке и в Срединном хребте (Neshatayeva, 2009, 2011).

Акц. 1. *Pinetum pumilae fruticulosum-sphagnosum* — кедровостланик кустарничково-сфагновый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.5–0.8. Из кустарников иногда присутствует *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 1%). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 20–50%) обильны *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Из трав с высокой константностью встречаются *Carex globularis* и *Rubus chamaemorus*, которые зачастую достигают высокого покрытия; отмечены также *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex lugens*, *Equisetum sylvaticum*, *Aconogonon tripterocarpum*. В моховом ярусе (покрытие 50–95%) преобладает *Sphagnum girgensohnii* (45–85%), иногда встречаются другие виды сфагновых мхов (*S. balticum*, *S. fuscum*, *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. aongstroemii*, *S. compactum*), но их суммарное покрытие не превышает 10%. Зеленые мхи представлены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. elongatum*, *D. undulatum*, реже *Polytrichum commune* и др. Лишайники отсутствуют, или встречены единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 20 видов (сосудистых растений – 10, мохообразных – 7, лишайников – 3).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на пологих (10–20°) склонах различных экспозиций, по бортам речных долин, где имеется интенсивный поверхностный или внутрпочвенный сток, в переувлажненных присклоновых западинах, а также на мерзлых буграх крупнобугристых болот, где в состав сообществ входят *Sphagnum fuscum* и *S. lenense*. Почвы под сфагновыми кедровостланиками представлены торфяно-криоземами типичными или торфяно-глееземами типичными. Сообщества ассоциации приурочены к нижней части пояса стлаников, встречаются на высотах до 130 м над ур. моря.

Распространение. В Северной Корее сфагновые кедровостланики отмечены в Олюторском р-не в окрестностях дер. Култушное и пос. Хаилино; в Пенжинском р-не – в окрестностях с. Каменское, горно-обогатительного комбината (ГОК) “Аметистовое”, на Парапольском доле – по берегам оз. Таловское и в бассейне р. Ичигинная. На полуострове Камчатка сфагновые кедровостланики встречаются довольно редко: они отмечены на Восточной Камчатке и в Козыревском хребте на высотах 400–600 м, занимая крутые склоны (Neshatayeva, 2009). Для Южной Камчатки указаны Э. Хультемом под названием “*Pinus pumila*–*Spiraea*–*Sphagnum* ass.” (Hulten, 1974). Кедровостланики с покровом из *Sphagnum girgensohnii* описаны в Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976) и на Охотском побережье (Vasil’ev, Chumin, 1979).

Группа ассоциаций 2. *Pineta pumilae hylocomiosa* – кедровостланики зеленомошные

Диагностические признаки. Характерной особенностью сообществ группы ассоциаций является хорошо развитый моховой ярус (покрытие 70–95%), образованный зелеными мхами-мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. elongatum*, *Sanionia uncinata* и др.

Распространение. Сообщества группы зеленомошных кедровостлаников описаны в Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), Охотии (Vorob’ev, 1937; Vasil’ev, Chumin, 1979), Хамар-Дабане (Dmitrieva, 1978), бассейне р. Пенжина (Tikhomirov, 1949) и Японии (Horikawa, Kobayashi, 1965; Iwatsuki, Hattori, 1975; Kobayashi, 1971). На полуострове Камчатка зеленомошные кедровостланики указаны для юга полуострова (Hulten, 1974), для Восточной Камчатки и Срединного хребта (Neshatayeva, 2009, 2011).

Асс. 2. *Pinetum pumilae sphagnoso-hylocomiosum* – кедровостланик сфагново-зеленомошный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.6–0.9. Кустарниковый ярус слабо выражен; из кустарников отмечены *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 10%) и *Rhododendron aureum* (до 15%). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 5–70%) обильны *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Rubus chamaemorus*; константны *Empetrum nigrum* и *Carex globularis*; единично отмечены *Lycopodium annotinum*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Orthilia obtusata*. В моховом ярусе (общее покрытие до 65%) встречаются как зеленые, так и сфагновые мхи. Доминируют *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие – 26%); константны *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Polytrichum commune*, *Aquilonium plicatulum*. Покрытие *Sphagnum girgensohnii* не превышает 10–15%. Лишайники отсутствуют или отмечены единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 19 видов, в т.ч. сосудистых растений – 9, мохообразных – 7, лишайников – 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 50–200 м над ур. моря; отмечены на ровных поверхностях увалов и на пологих склонах северных и западных экспозиций; подстилаются многолетней мерзлотой, почвы – торфяно-криоземы.

Распространение. Сообщества ассоциации отмечены в Пенжинском районе в долинах рек Ичигинная и Евъинная, а также в окрестностях оз. Таловское. В составе ассоциации выделены два варианта:

Вар. **Typicum** – типичный. Диагностические признаки варианта совпадают с признаками ассоциации.

Таблица 1. Характеризующая синоптическая таблица ассоциаций формации кедрового стланика (*Pineta pumilae*) на юге Корякского нагорья**Table 1.** Synoptic table of associations of the Siberian dwarf pine (*Pineta pumilae*) formation in the south of the Koryak Highlands

Группы ассоциаций Groups of associations	<i>Pineta pumilae</i> sphag-nosa	<i>P. p. hylocomiosa</i>			<i>P. p. fruticulosa</i>		<i>P. p. lichenosa</i>	<i>P. p. oligoher-bosa</i>
Ассоциации Associations	<i>Pinetum pumilae</i> fruticu- loso- sphag- nosum	<i>P. p. sphagno- so- hyloco- miosum</i>	<i>P. p. hyloco- miosum</i>	<i>P. p. fruticu- loso- hyloco- miosum</i>	<i>P. p. fruticu- losum</i>	<i>P. p. hyloco- mioso- fruticu- losum</i>	<i>P. p. fruticulo- so-liche- nosum</i>	<i>P. p. oligoher- bosum</i>
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
Количество пробных площадей Number of sample plots	7	5	8	8	23	6	11	13
Число видов на 100 м ² Species number per 100 м ²	20	19	18	17	16	19	22	15
В т.ч. Сосудистые растения Including vascular plants	10	9	8	9	8	11	8	9
Мохообразные Bryophytes	7	7	6	5	5	6	4	4
Лишайники Lichens	3	3	3	3	3	6	10	2
Стланиковый ярус, покрытие, % 1st shrub layer coverage, %	67	80	72	76	77	66	58	90
<i>Pinus pumila</i>	V 54	V 73	V 72	V 76	V 70	V 62	V 54	V 89
<i>Betula middendorffii</i>	V 14	IV 6	IV 4	V 2	V 7	IV 4	III 2	III 1
<i>Alnus fruticosa</i>	II 3	I 1		II 1	I 2	I +	II 2	I 1
Кустарниковый ярус, покрытие, % 2nd shrub layer coverage, %	<1	6	8	+	+	6	+	<1
<i>Rhododendron aureum</i>		II 4	III 8				I +	II +
<i>Spiraea beauverdiana</i>	III < 1	II 2	III +	II +	II +	III 2	I +	II +
<i>Potentilla fruticosa</i>								I +
<i>Juniperus sibirica</i>								I +
Травяно-кустарничковый ярус, % Herb and dwarf-shrub layer coverage, %	38	31	8	30	18	41	21	1
<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i>	V 12	V 7	V 2	V 10	V 6	V 10	V 7	IV +
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> s. l.	V 6	V 9	V 4	V 10	V 6	V 21	V 10	IV +
<i>Vaccinium uliginosum</i>	IV 9	II 2	III 1	IV 5	IV 1	IV 4	III 2	IV +
<i>Empetrum nigrum</i>	III +	IV 2	IV 1	IV 3	IV 3	III 1	IV 2	IV +
<i>Rubus chamaemorus</i>	V 8	IV 9	II < 1	IV < 1	I +			I +
<i>Carex globularis</i>	V 6	V 2	II +	IV 5	II < 1	II 1		I +
<i>Calamagrostis purpurea</i>	II +		I +	II < 1			I +	II +
<i>Equisetum sylvaticum</i>	III 1	I 1	I +	II +	I +	I +		
<i>Lycopodium annotinum</i>		I +	I +				I +	I +

Таблица 1. Продолжение

Группы ассоциаций Groups of associations	Pineta pumilae sphag- nosa	P. p. hylocomiosa			P. p. fruticulosa		P. p. lichenosa	P. p. oligoher- bosa
Ассоциации Associations	Pinetum pumilae fruticu- loso- sphag- nosum	P. p. sphagno- so- hyloco- miosum	P. p. hyloco- miosum	P. p. fruticu- loso- hyloco- miosum	P. p. fruticu- losum	P. p. hyloco- mioso- fruticu- losum	P. p. fruticulo- so-liche- nosum	P. p. oligoher- bosum
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>	III +	I +	I +	II +	II +	III +	II +	I +
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>			II < 1					I 1
<i>Arctous alpina</i>	II +		II +	II +	I < 1	II 1	III 1	I +
<i>Calamagrostis lapponica</i>						IV 3	IV < 1	
<i>Carex lugens</i>	I 1				I +		II +	
<i>Hierochloe alpina</i>							II +	
<i>Rhododendron camtschaticum</i>							I +	I +
<i>Loiseleuria procumbens</i>							II +	
<i>Cassiope tetragona</i>							I < 1	
<i>Salix arctica</i>					I +	I < 1		I +
Мохово-лишайниковый ярус, % Moss and lichen layer coverage, %	64	41	70	67	4	32	49	2
Мхи, покрытие, % Bryophytes coverage, %	64	41	67	63	3	30	5	2
<i>Aulacomnium palustre</i>	V 3+	III +		I 1	I +	II 1		I +
<i>Sphagnum balticum</i>	II +		I +			I < 1		
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	V 40	V 9	I +	II 1				I < 1
<i>Pleurozium schreberi</i>	IV 7	V 26	V 35	V 46	II 1	III 5	I < 1	II 1
<i>Dicranum fuscescens</i>	III < 1	IV 1	III 11	I 1	II < 1	I 2	I +	II +
<i>Dicranum majus</i>	III 1	IV 2	V 5	II 4	III +	II 1	I 1	I +
<i>Sanionia uncinata</i>	I +	I +	II +		I < 1	II 1	I +	II +
<i>Dicranum elongatum</i>	II 3	II 1	II 1	IV 5	II +	II 7	II 1	I +
<i>Hylocomium splendens</i> s. l.		II +	II 4		I +	I +		I +
<i>Polytrichum commune</i>	I +	III 1	II 6	III 3	II +	II 6		II +
<i>Aquilonium plicatulum</i>		III < 1	II +			IV 3	I +	II +
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	I +	I +	II +	II +	II +		I +	
<i>Dicranum scoparium</i>	II +			I +				
<i>Dicranum undulatum</i>	II < 1	I +	I 1	II 2	II < 1	II 2		I +
<i>Aulacomnium turgidum</i>	I +			I +	I +	I +	I +	
<i>Polytrichum juniperinum</i>					I +		II 1	I +
<i>Polytrichum piliferum</i>				II 2			II < 1	
<i>Ceratodon purpureus</i>					I +		II +	I +
Лишайники, покрытие, % Lichens coverage, %	< 1	+	5	4	< 1	2	44	+
<i>Cladonia rangiferina</i>	III < 1	II +	III 2	V 2	III +	III 1	V 12	III +

Таблица 1. Окончание

Группы ассоциаций Groups of associations	Pineta pumilae sphag- nosa	P. p. hylocomiosa			P. p. fruticulosa		P. p. lichenosa	P. p. oligoher- bosa
Ассоциации Associations	Pinetum pumilae fruticu- loso- sphag- nosum	P. p. sphagno- so- hyloco- miosum	P. p. hyloco- miosum	P. p. fruticu- loso- hyloco- miosum	P. p. fruticu- losum	P. p. hyloco- mioso- fruticu- losum	P. p. fruticulo- so-liche- nosum	P. p. oligoher- bosum
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cladonia arbuscula</i>	III < 1	II +	IV 1	IV 1	III +	IV 1	V 15	III +
<i>Cladonia stellaris</i>	I +		II 1	I < 1	I +		IV 2	I +
<i>Cladonia gracilis</i> s. l.	III +	II +	II < 1	II +	II +	II +	III +	II +
<i>Cladonia stygia</i>		I +	I +				I +	
<i>Cladonia uncialis</i>	I < 1		I +	II +	I +	II +	IV < 1	I +
<i>Stereocaulon paschale</i>			I +		I +	I +	III 3	
<i>Cetraria ericetorum</i>					I +		I +	
<i>Cetraria islandica</i>			I +	I +	I +		III 1	I +
<i>Flavocetraria cucullata</i>	II 1			I +		II +	IV 1	
<i>Flavocetraria nivalis</i>	I +			II +	I +	I +	IV 1	
<i>Thamnolia vermicularis</i>	II < 1					I +	IV < 1	
<i>Cetraria laevigata</i>					I +		II < 1	
<i>Alectoria ochroleuca</i>							II 1	
<i>Ochrolechia frigida</i>							II 1	
<i>Bryocaulon divergens</i>							II 2	
<i>Cladonia deformis</i>	I +		I < 1		I +		II +	I +
<i>Cladonia cornuta</i>	I +	II +	I +	I +	I +		I +	I +

Примечание. Указаны константность и среднее проективное покрытие видов. Римскими цифрами (I–V) обозначена константность вида, арабскими – среднее проективное покрытие вида в пределах ассоциации.

Виды, встреченные 1–2 раза: № 1 – *Pedicularis labradorica* (+), *Arctagrostis latifolia* (+), *Polytrichum jensenii* (+), *Warnstorffia exannulata* (+), *Peltigera aptosa* (+), *Cladonia furcata* (+); № 2 – *Orthilia obtusata* (+), *Cladonia maxima* (<1), *C. pleurota* (+), *C. cenotea* (+); № 3 – *Dicranum bonjeanii* (+), *Rhytidiadelphus triquetrus* (+), *Peltigera aptosa* (<1), *P. canina* (+), *Cladonia coccifera* (+); № 4 – *Pedicularis labradorica* (<1), *Sphagnum steerei* (+), *Dicranum spadiceum* (+), *Warnstorffia sarmentosa* (+), *Polytrichum* sp. (<1), *Kiaeria* sp. (+), *Sphagnum* sp. (2); № 5 – *Bistorta plumosa* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Carex pallida* (+), *Dicranum bonjeanii* (+), *Bryum* sp. (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Ptilium crista-castrensis* (<1), *Gowardia nigricans* (+), *Mycoblastus alpinus* (+), *Peltigera didactyla* (+), *P. rufescens* (+), *P. malacea* (<1); № 6 – *Hedysarum hedysaroides* (<1), *Poa* sp. (+), *Pohlia sphagnicola* (+), *Cladonia mitis* (1); № 7 – *Sieversia pusilla* (<1), *Festuca* sp. (+), *Saxifraga multiflora* (+), *S. punctata* (+), *Boshniakia rossica* (+), *Diapensia obovata* (+), *Tomentypnum nitens* (+), *Sphenolobus minutus* (+), *Asachinea chrysantha* (+), *Gowardia nigricans* (1), *Bryoria nitidula* (+), *Cladonia kanewskii* (+), *C. botrytes* (+), *C. coccifera* (+), *Sphaerophorus globosus* (+); № 8 – *Festuca altaica* (+), *Sieversia pusilla* (+), *Pyrola incarnata* (+), *Tilingia ajanensis* (+), *Pohlia sphagnicola* (<1), *Cladonia maxima* (+), *C. crispata* (+), *Peltigera canina* (+).

Note. Constancy and mean coverage of species are indicated. Roman numerals (I–V) indicate the constancy of the species, Arabic numerals indicate the mean coverage of the species within the association.

Species encountered 1–2 times occur in the associations: No. 1 – *Pedicularis labradorica* (+), *Arctagrostis latifolia* (+), *Polytrichum jensenii* (+), *Warnstorffia exannulata* (+), *Peltigera aptosa* (+), *Cladonia furcata* (+); No. 2 – *Orthilia obtusata* (+), *Cladonia maxima* (<1), *C. pleurota* (+), *C. cenotea* (+); No. 3 – *Dicranum bonjeanii* (+), *Rhytidiadelphus triquetrus* (+), *Peltigera aptosa* (<1), *P. canina* (+), *Cladonia coccifera* (+); No. 4 – *Pedicularis labradorica* (<1), *Sphagnum steerei* (+), *Dicranum spadiceum* (+), *Warnstorffia sarmentosa* (+), *Polytrichum* sp. (<1), *Kiaeria* sp. (+), *Sphagnum* sp. (2); No. 5 – *Bistorta plumosa* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Carex pallida* (+), *Dicranum bonjeanii* (+), *Bryum* sp. (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Ptilium crista-castrensis* (<1), *Gowardia nigricans* (+), *Mycoblastus alpinus* (+), *Peltigera didactyla* (+), *P. rufescens* (+), *P. malacea* (<1); No. 6 – *Hedysarum hedysaroides* (<1), *Poa* sp. (+), *Pohlia sphagnicola* (+), *Cladonia mitis* (1); No. 7 – *Sieversia pusilla* (<1), *Festuca* sp. (+), *Saxifraga multiflora* (+), *S. punctata* (+), *Boshniakia rossica* (+), *Diapensia obovata* (+), *Tomentypnum nitens* (+), *Sphenolobus minutus* (+), *Gowardia nigricans* (1), *Bryoria nitidula* (+), *Cladonia kanewskii* (+), *C. botrytes* (+), *C. coccifera* (+), *Sphaerophorus globosus* (+); No. 8 – *Festuca altaica* (+), *Sieversia pusilla* (+), *Pyrola incarnata* (+), *Tilingia ajanensis* (+), *Pohlia sphagnicola* (<1), *Cladonia maxima* (+), *C. crispata* (+), *Peltigera canina* (+).

Вар. **Rubus chamaemorus** — морошковый. Характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Rubus chamaemorus* (35%) и значительным обилием *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*; отмечены также *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*. В стланиковом ярусе (сомкнутость 0.6) характерно участие *Betula middendorffii* (10%). В моховом ярусе (покрытие 65%) преобладает *Pleurozium schreberi* (60%), участвуют *Sphagnum girgensohnii* (1%), *Polytrichum commune* (1%), *Dicranum fuscescens*, *Sanionia uncinata*. Лишайники отмечены единично. Сообщества варианта встречаются на холмистых увалах Парапольского дола, в бассейне р. Ичигинная, на высотах 70–100 м, подстилаются торфяно-криоземами типичными. Сообщества варианта отмечены на полуострове Камчатка — в Ганальском и Срединном хребтах, а также на острове Карагинский (Neshatayeva, 2011).

Асс. 3. **Pinetum pumilae hylocomiosum** — кедровостланик зеленомошный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.5–0.9, часто присутствует березка Миддендорфа (покрытие 1–3%). Из кустарников встречаются *Spiraea beauverdiana* и *Rhododendron aureum*. Характерен разреженный кустарничковый ярус (общее покрытие не превышает 10%), образованный *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum nigrum*. Хорошо развит моховой ярус (покрытие 50–95%), его мощность достигает 8–10 см. Преобладают зеленые мхи-мезофиты: *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие 40%), *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Единично отмечены *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Sanionia uncinata*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. warnstorffii*, *Aquilonium plicatulum* и др. Лишайники отсутствуют, либо представлены отдельными экземплярами, реже — небольшими пятнами на освещенных прогалинах. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 18 видов, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 6, лишайников — 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 20–50 до 250 м над ур. моря, приурочены преимущественно к склонам северных и западных экспозиций; почвы подбурья иллювиально-железистые.

В составе ассоциации выделены две субассоциации:

Субасс. **typicum** — диагностические признаки соответствуют признакам ассоциации;

Субасс. **rhododendroso-hylocomiosum** — рододендрово-зеленомошная. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в кустарничковом ярусе рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*) — вечнозеленого мезоцихрофильного кустарника высотой 30–40 см; его

покрытие достигает 30%. Сомкнутость стланикового яруса 0.6–0.8, иногда имеется значительная примесь березки Миддендорфа (до 30%). Травяно-кустарничковый ярус разрежен (покрытие не более 10%), его видовое разнообразие невелико, константны *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum nigrum* и *Carex globularis*. Единично отмечены *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*. В моховом ярусе (покрытие 80–95%) преобладает *Pleurozium schreberi* (70–80%), с высоким обилием встречаются *Dicranum elongatum*, *D. flexicaule*, *D. majus*; единично отмечены *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. balticum*. Кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria laevigata*) встречаются единично, либо образуют синузии на освещенных прогалинах. Сообщества рододендрово-зеленомошных кедровостлаников встречаются на высотах 170–200 м над ур. моря, на сухоторфяно-подбурьях иллювиально-железистых. Сообщества субассоциации отмечены в Пенжинском р-не в окрестностях ГОК “Аметистовое” и в Олюторском р-не на юго-западном склоне хр. Ивтыгин. Встречаются также в бассейне р. Пенжина (Tikhomirov, 1949). На полуострове Камчатка отмечены в Южно-Камчатском заказнике, Кроноцком заповеднике, Центральной долине Камчатки, на склонах Срединного, Валагинского и Ганальского хребтов (Neshatayeva, 2011). Рододендрово-зеленомошные кедровостланики описаны на Южной Камчатке под названием “*Pinus pumila*—*Rhododendron chrysanthum*—Moss ass.” (Hulten, 1974) и на северном Сахалине под названием “кашкарский кедровник” (Kabanov, 1940). Встречаются также в Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976), Охотии (Kotlyarov, 1978; Vasil’ev, Chumin, 1979), Сихотэ-Алине (Zhudova, 1967; Kolesnikov, 1969), на острове Хоккайдо (Tatewaki, 1963; Kobayashi, 1967, 1971).

Асс. 4. **Pinetum pumilae fruticuloso-hylocomiosum** — кедровостланик кустарничково-зеленомошный (табл. 1).

Сомкнутость стланикового яруса 0.7–0.9. Сообщества ассоциации, наряду с сомкнутым моховым покровом (70–90%), характеризуются также развитым кустарничковым ярусом (25–50%). В освещенных межкрупных прогалинах обильны кустарнички; под пологом стлаников — зеленые мхи. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens* и *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*; менее обильны *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*; отмечены *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdoerffii*, *Equisetum sylvaticum* и др. В моховом ярусе (70–90%) доминирует *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие — 46%), с высоким обилием встречаются *Dicranum majus*, *D. fuscescens*,

D. elongatum, *D. undulatum*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*. Единично отмечены *Dicranum scoparium*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Лишайники (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*) иногда образуют синузии в межкрупных прогалинах, достигая покрытия до 10%. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 17 видов, в т.ч. сосудистых растений — 9, мохообразных — 5, лишайников — 3.

Сообщества ассоциации встречаются в Олюторском р-не на склонах Ветвейского хр., в окрестностях горно-добычных участков (ГДУ) “Левтырин” и “Ледяной”; в Пенжинском р-не — в окрестностях горно-обогатительного комбината (ГОК) “Аметистовое”, на высотах 150–200 м над ур. моря, на склонах С и СВ экспозиций. Почвы подбурь иллювиально-железистые, реже — торфяно-глееземы. В составе ассоциации выделено два варианта:

Вар. **Typicum** — типичный. Диагностические признаки варианта соответствуют признакам субассоциации. Сообщества варианта приурочены к подбурям иллювиально-железистым;

Вар. **Carex globularis** — отличается высоким обилием осоки шаровидной (5%), морошки (до 3%) и присутствием в моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* (1%). Сообщества варианта приурочены к торфяно-глееземам.

Асс. 5. **Pinetum pumilae chamaepericlymenosohylocomiosum** — кедровостланик дереново-зеленомошный.

Ассоциация выделена на основании описания одного сообщества. Отличается доминированием в травяном ярусе *Chamaepericlymenum suecicum* (15%), отсутствием кустарничков и лишайников, своеобразным видовым составом. Обильны также *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Equisetum arvense*. Единично отмечены *Rubus arcticus*, *Salix arctica*, *S. chamissonis*, *Avenella flexuosa*, *Veratrum oxyssepalum*. В разреженном кустарниковом ярусе присутствуют *Spiraea beauverdiana* (5%) и *Rhododendron aureum* (1%). В сравнительно разреженном моховом ярусе (общее покрытие 25%) преобладают *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Отмечены также *Aquilonium plicatulum*, *Brachythecium rutabulum*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Rhizomnium pseudopunctatum*. На пробной площади 100 м² отмечено 22 вида, в т.ч. сосудистых растений — 13, мохообразных — 9; лишайники отсутствуют.

Сообщество ассоциации описано на полуострове Говена, на пологом приморском склоне северной экспозиции, на высоте 30 м над ур. моря. Почвы — сухоторфяно-подбурь иллювиально-железистые.

Группа ассоциаций 3. **Pineta pumilae fruticulosa** — кедровостланики кустарничковые

Диагностические признаки. Сообщества группы отличаются развитым кустарничковым ярусом, образованным *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*; также могут встречаться *Cassiope tetragona*, *Betula exilis*, *Salix arctica* и др. Кустарничковый ярус обычно не выражен. Моховой ярус разрежен, образован зелеными мхами-мезофитами (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum* spp. и др.).

Распространение. Кустарничковые кедровостланики указаны для северного Сахалина (Kabanov, 1940), Прибайкалья (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), бассейна р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), Якутии (Tikhomirov, 1949), Сихотэ-Алиня (Kolesnikov, 1969), полуострова Камчатка (Neshatayeva, 2009, 2011), северной Японии (Suzuki, 1954, 1964; Numata et al., 1972; Kobayashi, 1967, 1971).

Асс. 6. **Pinetum pumilae fruticulosum** — кедровостланик кустарничковый (табл. 1).

Диагностические признаки ассоциации соответствуют диагностическим признакам группы. Кустарничковый ярус разрежен, единично отмечена *Spiraea beauverdiana*. В кустарничковом ярусе (покрытие 10–40%) доминируют *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*; константны *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*; встречаются *Cassiope tetragona*, *Betula exilis*, *Salix arctica*, *Arctous alpina*. Из трав отмечены *Aconogonon tripterocarpum*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*, *Hierochloa alpina*. Моховой ярус разрежен (проективное покрытие не превышает 10%), образован *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. elongatum*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Ptilidium ciliare* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 16 видов, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 5, лишайников — 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к дренированным местообитаниям, встречаются на высотах от 20–50 до 300 м над ур. моря на ровных участках или пологих склонах преимущественно южных и западных экспозиций. Почвы под ними — сухоторфяно-подбурь.

Распространение. Кустарничковые кедровостланики встречаются как в приморских, так и в континентальных районах. Отмечены в Олюторском р-не на полуострове Говена, на побережье залива Корфа (близ дер. Култушное), в верхнем течении р. Вывенка; в Пенжинском р-не — в окрестностях ГОК “Аметистовое” и бассейне р. Ичигинная. Они также указаны для севера Корякского нагорья (Tikhomirov, 1949).

В составе ассоциации выделено 4 субассоциации.

Субасс. **typicum** — типичная. Диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации. Почвы — сухоторфяно-подбурь

типичные. В составе субассоциации выделено 3 варианта, отличающиеся по структуре сообществ и условиям местообитания:

вар. **Typicum** — типичный — диагностические признаки варианта соответствуют признакам субассоциации;

вар. **Betula exilis** — ерниковый — отличается доминированием в кустарничковом ярусе березки тощей — *Betula exilis*, почва — подбур иллювиально-железистый;

вар. **Alnus fruticosa** — ольховниковый — отличается значительной примесью в стланиковом ярусе ольхового стланика (20%) и березки Миддендорфа (10%), травяно-кустарничковый ярус разрежен (10%), мохово-лишайниковый ярус не выражен, общее покрытие мхов не превышает 1%, почва — подбур иллювиально-гумусовый.

Субасс. **vaccinosum** — брусничная. В травяно-кустарничковом ярусе (30–60%) преобладает *Vaccinium vitis-idaea* (25–60%), прочие кустарнички отмечены единично. С высоким постоянством присутствует *Arctous alpina*. Из трав характерны *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis lapponica*. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, общее покрытие мхов — 3–5%, лишайников — 1–2%. Сообщества субассоциации встречаются на высотах 150–400 м над ур. моря в континентальных районах округа, удаленных от влияния моря. Отмечены в Пенжинском р-не в окрестностях с. Каменское, в окрестностях ГОК “Аметистовое”, в бассейне р. Евъинваям; в Олюторском р-не — в верхнем течении р. Вывенка. Брусничные кедровостланики могут формироваться на гаях. Приурочены к дренированным склонам северо-западных, западных и юго-восточных экспозиций, крутизной 10–20°. Почвы — подбуры иллювиально-железистые.

Субасс. **ledosum** — багульниковая. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 10–60%) преобладает *Ledum palustre* subsp. *decumbens* (10–35%), иногда может содоминировать брусника; прочие кустарнички отмечены единично. В стланиковом ярусе константны березка Миддендорфа (до 5–10%) и ольховый стланик (5%). Кустарничковый ярус отсутствует. Из трав характерны *Aconogonon tripterocarpum* и *Calamagrostis lapponica*. В разреженном мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие до 15–20%) преобладают лишайники (до 10–20%); из мхов (покрытие 1–5%) отмечены *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata* и др. Из лишайников преобладают ягели: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*; константны *C. gracilis*, *C. uncialis*, *Stereocaulon* spp. Сообщества субассоциации встречаются на высотах 100–250 м над ур. моря в континентальных районах, удаленных от моря. Отмечены на гаях в Пенжинском р-не в окрестностях с. Каменское, с. Слаутное; в Олюторском р-не — в бассейне р. Майныльвыгорган. Приурочены к ровным участкам или склонам СЗ и ССЗ экспозиций

крутизной 10–20°. Почвы — подбуры грубогумусированные иллювиально-железистые. Багульниковые кедровостланики, как правило, формируются на гаях с давностью пожара около 50–60 лет.

Субасс. **calamagrostidoso purpurea-fruticulosum** — вейниково-кустарничковая. Сообщества субассоциации отличаются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*) и флористическим своеобразием. Имеется разреженный кустарничковый ярус из *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra*, *Potentilla fruticosa*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечены *Aconogonon tripterocarpum*, *Carex vanheurckii*, *Equisetum pratense*, *Iris setosa*, *Luzula* sp., *Oxyria digyna*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*, *Rubus arcticus*, *Saussurea nuda*, *Viola epipsiloides*, что дифференцирует эти сообщества от типичных кустарничковых кедровостлаников. Почва — торфяно-глеезема перегнойно-торфяной, имеются признаки проточного увлажнения из-под склона горы. Сообщество описано на территории ГДУ “Ледяной” на высоте 160 м над ур. моря.

Субасс. **caricoso-rubosum chamaemori** — осоково-морошковая. Сообщества субассоциации отличаются значительным участием в травяно-кустарничковом ярусе морошки и осоки шаровидной (до 10–15%). В моховом ярусе обычны *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum elongatum*, участвуют *Aulacomnium palustre* и *Sphagnum girgensohnii*. Лишайники, как правило, отсутствуют, и лишь на торфяных буграх иногда образуют небольшие синузии. Сообщества приурочены к местообитаниям с признаками застойного увлажнения. Почвы — торфяно-криоземы и торфяно-глееземы. В пределах субассоциации выделено два варианта:

Вар. **Rubus chamaemorus** — в сообществах варианта обильна морошка (10–15%), встречается *Carex globularis*. Почвы — торфяно-криоземы типичные. Сообщества варианта описаны на полуострове Говена, на мысе Песчаный.

Вар. **Carex globularis** — в сообществах обильна осока шаровидная (10%), встречается *Rubus chamaemorus*. В моховом ярусе характерен *Sphagnum girgensohnii* (покрытие до 10%). Почвы — торфяно-глееземы типичные. Сообщества варианта описаны в окрестностях с. Хаилино.

Асс. 7. **Pinetum pumilae cassiopeosum tetragonae** — кедровостланик кассиопеевый.

Диагностические признаки. Отличается доминированием *Cassiope tetragona* и специфическим флористическим составом, охарактеризованным ниже. В сообществах ассоциации преобладают виды, устойчивые к ультраосновным породам (дунитам).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.7. Из кустарников обильны *Potentilla fruticosa* (10%) и *Juniperus sibirica* (7%). В травяно-ку-

старничковом ярусе (общее покрытие — 80%); преобладает *Cassiope tetragona* — 70%, встречаются *Empetrum nigrum* (5%), *Salix sphenophylla* (5%), *Phyllodoce caerulea* (1%). Отмечены также *Aconogonon ochreatum*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Carex melanocarpa*, *C. koraginensis*, *Dianthus repens*, *Dryas punctata*, *Festuca altaica*, *F. lenensis*, *Gastroluchnia involucrata*, *Lagotis minor*, *Minuartia obtusifolia*, *Poa platyantha*, *Saussurea nuda*, *Saxifraga funstonii*, *Stellaria laeta*, *Thalictrum alpinum*. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, из мхов единично отмечены пионерные виды *Ceratodon purpureus* и *Sanionia uncinata*; лишайники отсутствуют. В сообществе ассоциации 26 видов на 100 м², из них сосудистых растений — 24, мхов — 2.

Синэкология. Сообщество ассоциации приурочено к крупнощебнистой осыпи ультраосновных пород (дунитов), выходы которых на территории исследований встречаются только в Гальмоэннан-Сейнавском рудном массиве. Сообщество описано на высоте 215 м над ур. моря, на склоне ЮЮЗ экспозиции крутизной 20°.

Распространение. Встречено в южной части Ветвейского хр. в окрестностях ГДУ “Ледяной”. Кедровостланик кассиопеевый является очень редкой ассоциацией для севера Корякского округа; не описан в литературе.

Асс. 8. *Pinetum pumilae hylocomioso—fruticulosum* — кедровостланик зеленомошно-кустарничковый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.3–0.9. В примеси встречаются *Betula middendorffii* (до 10%) и *Spiraea beauverdiana* (до 10%). Покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 10 до 80% (в среднем 40%); преобладают кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* и *Ledum palustre* subsp. *decumbens*. С высокой константностью встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis lapponica*, а также *Empetrum nigrum* и *Aconogonon tripterocarpum*. Отмечены также *Arctous alpina*, *Carex globularis* и др. В моховом ярусе (15–45%) отмечены *Aquilonium plicatulum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. elongatum*, *D. undulatum* и др. Лишайники встречаются единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 19 видов, в т. ч. сосудистых растений — 11, мохообразных — 6, лишайников — 6.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к нормально дренированным местообитаниям, к пологим склонам холмов и увалов.

Распространение. Сообщества ассоциации были описаны А.Е. Катениным в 1960 г. на побережье зал. Корфа, в окрестностях дер. Култушное и у подножия хребта Тиличинские горы; но не были им опубликованы.

Группа ассоциаций 4. *Pineta pumilae oligoherbosa* (syn.: *Pineta pumilae pura*) — кедровостланики беднотравные (мертвопокровные)

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются разреженным напочвенным покровом (общее покрытие не превышает 3–5%) и мощной хвойной подстилкой (до 10 см). Характерны также высокая сомкнутость стланикового яруса (до 0.95), отсутствие подчиненных ярусов, бедный видовой состав. На пробной площади насчитывается около 200–300 стволиков кедрового стланика, их диаметр не превышает 8–10 см. Моховой покров отсутствует, либо представлен единичными экземплярами.

Синдинамика. По мнению ряда авторов (Kolesnikov, 1969; Molozhnikov, 1975 и др.), мертвопокровные (беднотравные) кедровостланики являются возрастной стадией зеленомошных. По мере роста и развития стланикового яруса, происходит изреживание полого, так как идет процесс отмирания части стволиков кедрового стланика, и под его полог внедряются зеленые мхи, травы и кустарнички. По данным других авторов, сообщества беднотравных кедровостлаников формируются на месте сгоревших горных лесов (Tyulina, 1954, 1956; Pivnik, 1958; Tikhomirov, Pivnik, 1961).

Распространение. Сообщества группы распространены по всему ареалу формации, встречаются на севере Сахалина (Kabanov, 1940), в Охотии (Vorob'ev, 1937; Vasil'ev, Chumin, 1979), бассейне Анадыря (Vasil'ev, 1956), Якутии (Pivnik, 1958), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969) и Японии (Kobayashi, 1971). Указаны для Южной Камчатки (Hulten, 1974; Trulevich, Plotnikova, 1974; Neshatayeva, 2002, 2011), Центральной долины Камчатки (Lipshits, Liverovski, 1937), Кроноцкого заповедника (Neshatayeva, 1994, 2011).

Асс. 9. *Pinetum pumilae oligoherbosum* — кедровостланик беднотравный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.8–0.95. В примеси встречается *Betula middendorffii* (до 5%), реже — *Alnus fruticosa*. Кустарничковый ярус не выражен; с покрытием до 1% отмечены *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum*, единично — *Potentilla fruticosa* и *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус не выражен: общее покрытие трав и кустарничков не превышает 1–5%; единично отмечены *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex vanheurckii*, *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata*, *Saussurea nuda*, *Trientalis europaea* и др. Моховой ярус также не выражен; мхи встречаются единично, их общее покрытие не превышает 1–5%; Отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Aquilonium plicatulum*, *Polytrichum commune*, *Saniomia uncinata* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается

ся 15 видов, в т.ч. сосудистых растений — 9, мохообразных — 4, лишайников — 2.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 100 до 600 м над ур. моря, на склонах небольшой крутизны (до 10–20°) различных экспозиций. В пределах ассоциации мы выделяем 2 субассоциации:

Субасс. **typicum** — типичная — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. **oligofruticulosum** — беднокустарничковая. Отличается флористическим составом: незначительным участием кустарничков (до 3–5%): *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. В сообществах единично встречаются кустарники — *Betula middendorffii*, *B. exilis*, *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana* и травы — *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Lycopodium annotinum*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др. Из мхов единично отмечены *Dicranum fuscescens*, *D. elongatum*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata* и др. Приурочены к более бедным и сухим местообитаниям, чем сообщества типичной субассоциации. Отмечены на высотах 25–250 м над ур. моря.

Распространение. В Олюторском р-не сообщества ассоциации отмечены на полуострове Говена, побережье залива Корфа, в окрестностях пос. Тилички; в Пенжинском р-не — на Парапольском доле и в бассейне р. Пенжина (Gorodkov, 1935). Они встречаются также на севере Камчатского перешейка (окрестности с. Оссора, пос. Карага) и острове Карагинский (Neshatayeva, 2009, 2011).

Синдинамика. Беднотравные кедровостланики, являясь возрастной стадией, впоследствии будут сменяться зеленомошными или кустарничково-зеленомошными кедровостланиками.

Группа ассоциаций 5. *Pineta pumilae lichenosa* — кедровостланики лишайниковые

Диагностические признаки. Для сообществ группы характерно преобладание в мохово-лишайниковом ярусе кустистых лишайников (ягель, цетрарий, пепельников и др.) (покрытие 40–95%). Стланиковый ярус разрежен (сомкнутость 0.4–0.6). В освещенных межкрупных пространствах преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*. Высота кедрового стланика не превышает 150 см. Находясь в экстремальных условиях на границе экологического ареала, стволы стланика характеризуются медленным линейным и радиальным приростом, в возрасте 100 лет достигая диаметра 5 см. Кустарники отсутствуют или встречаются единично. В кустарничковом ярусе (покрытие 20–40%) встречаются *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Из трав присутствуют *Festuca altaica*, *Hierochloë alpina*, *Acono-*

gonon tripterocarpum. Моховой покров разрежен (покрытие 10–25%), преобладают *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium* и др.

Синэкология. Сообщества группы приурочены к верхней границе пояса стлаников, встречаются на высотах от 150 до 600 м над ур. моря. Фрагменты разреженных низкорослых кедровостлаников лишайниковых нередко заходят в пояс горных тундр. Они приурочены к платообразным участкам рельефа и пологим склонам, к хорошо дренированным бедным каменистым почвам — литоземам.

Распространение. Лишайниковые кедровостланики распространены по всему ареалу формации, встречаются в бассейне р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), Забайкалье, Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), Якутии (Tikhomirov, 1949; Pivnik, 1958), на Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), севере Сахалина (Kabanov, 1940), в Охотии (Vorob'ev, 1937; Vasil'ev, Chumin, 1979; Kotlyarov, 1973, 1978), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), севере Японии (Horikawa, Kobayashi, 1965; Kobayashi, 1967, 1971). Указаны для Центральной долины Камчатки (Lipshits, Liverovskiy, 1937).

Асс. 10. **Pinetum pumilae fruticoso-lichenosum** — кедровостланик кустарничково-лишайниковый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.3–0.7. Кустарничковый ярус, как правило, не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 20–40%) преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, единично встречаются *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, изредка — низкорослый кустарник *Betula exilis*. Постоянно присутствует группа видов, характерных для пояса горных тундр: кустарнички — *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*, травы — *Hierochloë alpina*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Calamagrostis lapponica*. Лишайниковый ярус (среднее покрытие 50%) образован *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Stereocaulon paschale*. С высокой константностью встречаются *Cladonia gracilis*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*. Для верхней границы пояса стлаников характерны также *Asahinea chrysantha*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Ochrolechia frigida* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 22 вида, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 4, лишайников — 10.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 150–400 м, встречаются в наиболее бедных и сухих местообитаниях, на верхнем пределе распространения формации, на заросших каменистых и щебнистых осыпях. Почвы — литоземы грубогумусовые типичные.

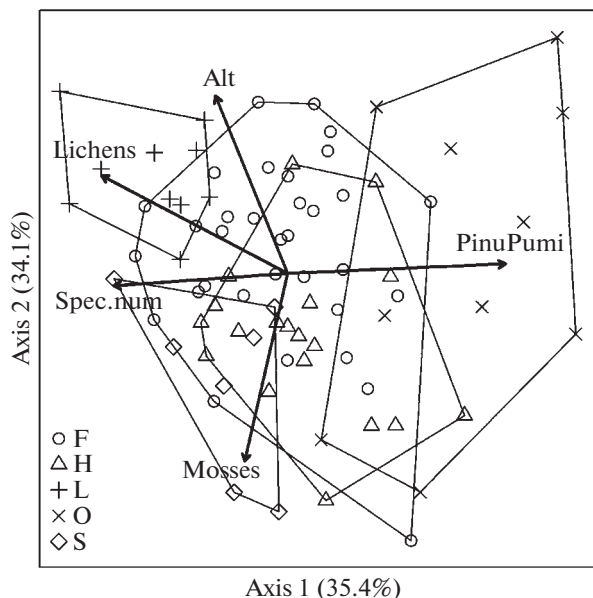


Рис. 2. Ординационная диаграмма NMS. В подписях к осям в скобках указана доля объясненной дисперсии. Символами обозначены группы ассоциаций: F – *Pineta pumilae fruticulosa*; H – *Pineta pumilae hylocomiosa*; L – *Pineta pumilae lichenosa*; O – *Pineta pumilae oligoherbosa*; S – *Pineta pumilae sphagnosa*. Векторы показывают направления изменения характеристик местообитаний: Alt – высота над ур. моря ($R^2 = 0.31$); PinuPumi – сомкнутость кедрового стланика ($R^2 = 0.27$); Lichens – проективное покрытие лишайников ($R^2 = 0.36$); Mosses – проективное покрытие мохообразных ($R^2 = 0.29$); Spec.num – число видов на пробной площади ($R^2 = 0.25$); уровень значимости всех факторов $p < 0.001$.

Fig. 2. NMS ordination diagram. Numbers in parentheses: values of explained variance by the axes. Symbols show groups of associations: F – *Pineta pumilae fruticulosa*; H – *Pineta pumilae hylocomiosa*; L – *Pineta pumilae lichenosa*; O – *Pineta pumilae oligoherbosa*; S – *Pineta pumilae sphagnosa*. Vectors show the directions of changes in the characteristics of habitats: Alt – altitude above sea level ($R^2 = 0.31$); PinuPumi – density of dwarf pine ($R^2 = 0.27$); Lichens – coverage of lichens ($R^2 = 0.36$); Mosses – coverage of bryophytes ($R^2 = 0.29$); Spec.num – the number of species in the sample plot ($R^2 = 0.25$); significance level of all factors $p < 0.001$.

Распространение. На севере Корякского округа лишайниковые кедровостланики обычно встречаются в континентальных районах, изолированных от воздействия морских воздушных масс. В Олюторском районе – в окрестностях ГДУ “Ледяной” и “Левтырин”, в Пенжинском районе – в окрестностях с. Каменское и ГОК “Аметистовое”. Указаны также для бассейна р. Пенжина (Sochava, 1932; Gorodkov, 1935). На Камчатке кустарничково-лишайниковые кедровостланики встречаются на склонах вулкана Авача, в Кроноцком заповеднике, Козыревском, Малкинском и Ганальском хребтах (Neshatayeva, 2011).

Ординация описаний сообществ кедрового стланика выполнена в двух осях, общая доля объясненной дисперсии по которым примерно одинако-

ва и составила в сумме 69.5% (рис. 2). Распределение сообществ на ординационной диаграмме объясняется двумя основными факторами: высотой над уровнем моря (коэффициент детерминации $R^2 = 0.31$, $p < 0.001$), который связан с осью 2, и сомкнутостью полога кедрового стланика ($R^2 = 0.27$, $p < 0.001$), проявляющийся по оси 1. Для улучшения восприятия точки описаний на диаграммах объединены в группы ассоциаций. Группы ассоциаций сменяют друг друга по градиенту сомкнутости кедрового стланика (за исключением сфагновой и лишайниковой). Сфагновые и лишайниковые кедровостланики характеризуются наименьшей сомкнутостью стланикового яруса, беднотравные – наибольшей. Отмечена слабая отрицательная корреляция проективного покрытия лишайников с сомкнутостью кедрового стланика ($R = -0.27$, $p < 0.05$). Кроме того, обнаружена отрицательная связь общего числа видов с сомкнутостью стланикового яруса ($R = -0.42$, $p < 0.001$). Высота над уровнем моря – комплексный градиент, включающий в себя на территории исследований не только климатические характеристики, но и изменение почвенно-грунтовых условий. В условиях предгорий на низких высотах значительно затруднен дренаж почвы, там формируются торфяные горизонты и часто отмечается близкое залегание многолетней мерзлоты. На больших высотах расчлененный горный рельеф способствует лучшему дренажу почв. Этот комплексный градиент объясняет разделение групп ассоциаций сфагновых и лишайниковых кедровостлаников. Проективное покрытие лишайников положительно скоррелировано с высотой над уровнем моря ($R = 0.41$, $p < 0.01$). В целом, по видовому составу и обилию видов хорошо разделяются группы ассоциаций, формирующиеся в контрастных экологических условиях: сфагновые, лишайниковые и беднотравные кедровостланики. Наиболее распространены кустарничковые и зеленомошные кедровостланики встречаются на различных высотах при средних значениях сомкнутости стланикового яруса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На севере Корякского округа, территория которого относится к Берингийской кустарничковой (лесотундровой) геоботанической области, сообщества кедрового стланика являются зональной формацией. Они широко распространены на дренированных равнинах, высоких террасах и шлейфах; в горах образуют хорошо выраженный стланиковый пояс на высотах от 50 до 400 м над ур. моря. Постоянными спутниками кедрового стланика являются березка Миддендорфа и ольховый стланик; в подлеске часто встречаются спирея Бовера и рододендрон золотистый. Флористическое разнообразие сообществ кедровостлаников невысокое: в

83 описаниях отмечено 92 вида сосудистых растений, 61 вид мохообразных, 47 лишайников (кроме того, до 20 вида лишайников-эпифитов).

Количество видов растений на пробной площади (100 м²) — от 5 до 32, среднее — 18.5 ± 0.7 вида. Наиболее бедным видовым составом характеризуются кедровостланики беднотравные (до 5 видов на 100 м²); наиболее богатым — кедровостланики лишайниковые (32 вида на 100 м²). Варьирование видового состава и структуры сообществ определяются положением фитоценоза в рельефе и сомкнутостью стланикового яруса. При сходной сомкнутости стланика в предгорьях формируются кедровостланики сфагновые, в горных условиях — лишайниковые. При максимальной сомкнутости стланика видовая насыщенность фитоценоза и проективное покрытие подчиненных ярусов существенно снижаются, формируются кедровостланики беднотравные.

Разработана эколого-фитоценотическая классификация сообществ формации **Pineta pumilae**; выявленное ценотическое разнообразие составило 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов, отнесенных к 5 группам ассоциаций: кедровостланики сфагновые (**Pineta pumilae sphagnosa**), кедровостланики зеленомошные (**Pineta pumilae hylocomiosa**), кедровостланики кустарничковые (**Pineta pumilae fruticulosa**), кедровостланики лишайниковые (**Pineta pumilae lichenosa**) и кедровостланики беднотравные (мертвопокровные) — **Pineta pumilae oligoherbosa** (= **Pineta pumilae pura**). Для каждого синтаксона приведена геоботаническая характеристика, отмечены особенности флористического состава, ценотической структуры, экологической приуроченности и географического распространения. С использованием морфологических характеристик почвенного профиля, охарактеризованных на основе 33 описаний почвенных разрезов, установлены основные типы почв, сопряженные с сообществами кедрового стланика. Всего выявлено 5 типов и 7 подтипов почв. На территории исследований наиболее часто встречаются зеленомошные кедровостланики, приуроченные к средним условиям увлажнения и почвенного богатства, распространенные на шлейфах и склонах гор и дренированных равнинах. Почвы под ними — сухоторфяно-подбуры, характеризующиеся накоплением сухого торфа, что свойственно для районов холодного гумидного климата. Сфагновые, сфагново-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные кедровостланики с участием сфагновых мхов, морошки и осоки шаровидной (*Carex globularis*) приурочены к торфяно-глееземам и торфяно-криоземам — торфяным почвам, подстилаемым многолетней мерзлотой; они также встречаются на мерзлых буграх крупнобугристых болот. Кустарничково-лишайниковые кедровостланики характерны для сухих и олиготрофных местообитаний, они приурочены к ка-

менистым и щебнистым субстратам, распространенным на склонах гор, и подстилаются литоземами грубогумусовыми.

На верхней границе пояса стлаников (400—500 м) встречаются сочетания разреженных кедровостлаников и сообществ горных тундр. Их особенностями является чередование низкорослых (0.5—1.0 м) куртин кедрового стланика и участков горных кустарничково-лишайниковых тундр. Здесь преобладают арктоальпийские шпалерные кустарники и кустарнички (*Cassiope tetragona*, *Loiseleuria procumbens*, *Salix arctica*, *S. sphenophylla*) и лишайники (*Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*, *Gowardia nigricans*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Thamnochloa vermicularis*). Своеобразные микрокомбинации, образованные куртинами кедрового стланика и чередующимися с ними участками ягельных тундр, характерны для внутренних районов Корякского округа, они распространены на низкогорных плато и флювиогляциальных равнинах, сложенных песчано-галечными отложениями, являясь ценными зимними пастбищами северного оленя. Наиболее редкими для региона сообществами формации являются кедровостланики кассиопеевые (с *Cassiope tetragona*), встреченные на ультраосновных породах (дунитах) Гальмоэннан-Сейнавского платиноносного рудного узла, а также кедровостланики дереновые (с *Chaetoperclymenum suecicum*), отмеченные на побережье залива Корфа (полуостров Говена).

Сообщества формации **Pineta pumilae** северной Корякии отличаются значительным своеобразием, по сравнению с сообществами кедрового стланика, описанными на полуострове Камчатка (Neshataeva, 2011). На севере Корякского АО не встречаются сообщества четырех групп ассоциаций, распространенных на Камчатке: кедровостланики травяные (**Pineta pumilae herbosa**), папоротниковые (**Pineta pumilae pteridosa**), кустарничковые (**Pineta pumilae fruticulosa**) и рододендроновые (**Pineta pumilae rhododendrosa**). Довольно сходны по составу и структуре сообщества трех групп ассоциаций: кедровостланики сфагновые (**Pineta pumilae sphagnosa**), зеленомошные (**Pineta pumilae hylocomiosa**), и лишайниковые (**Pineta pumilae lichenosa**), но они в северных и южных районах Камчатского края представлены разными ассоциациями. Очень близки сообщества кедровостлаников беднотравных (**Pineta pumilae oligoherbosa** (= **Pineta pumilae pura**)). Отмечены только две общие ассоциации, встречающиеся как на полуострове Камчатка, так и в Корякском АО: **Pinetum pumilae hylocomiosum** и **Pinetum pumilae oligoherbosum**.

В настоящее время, в связи с прокладкой дорог и освоением горнорудных месторождений, проблема охраны сообществ кедрового стланика от пожаров является очень острой. Сообщества кедрового стланика подвержены пожарам в ве-

сенне-летний период, поскольку *Pinus pumila* образует хвойную подстилку, выделяет горючие смолы и эфирные масла, легко возгорается. Во время пожаров выгорают обширные массивы стланиковых зарослей. Восстановление кедровых стлаников на горячих идет очень медленно, поскольку подстилка и органо-генный почвенный горизонт полностью выгорают. Свежие гари кедровостлаников активно заселяются березкой Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и ольховым стлаником (*Alnus fruticosa* s.l.), семена которых распространяются ветром. Под их полог происходит постепенный занос семян кедрового стланика животными, и начинается процесс возобновления стланика, который является более долгоживущей породой и сильным эдификатором. Не ранее, чем через 70–100 лет произойдет смена производных сообществ кустарников кедровостланиками (Tikhomirov, 1949).

В безлесных районах Северной Кореи кедровый стланник является важнейшим ресурсным растением, используемым местным населением на топливо. Съедобные семена кедрового стланика ценятся за высокие вкусовые качества. Заросли кедровостлаников являются основными станциями ценных промысловых животных — белки, соболя, горностая — и нуждаются в охране.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность к.б.н. В.В. Якубову (БПИ ДВО РАН) за помощь в определении гербарных сборов сосудистых растений, Д.Е. Гимельбранту и к.б.н. И.С. Степанчиковой (СПбГУ) — лишайников, а также В.Е. Кириченко, М.С. Откидач и к.б.н. доц. В.Н. Тюрину, принимавшим участие в полевых исследованиях разных лет. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00202.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Chertov] Чертов О.Г. 1981. Экология лесных земель: почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л. 192 с.
- [Czernyadjeva] Чернядьева И.В. 2012. Мхи полуострова Камчатка. СПб. 459 с.
- [Dmitrieva] Дмитриева Е.В. 1978. Кедровый стланник на южном пределе своего распространения (таксационно-типологическая характеристика). — Бот. журн. 63 (9): 1352–1358.
- [Dokuchaeva] Докучаева В.Б. 1985. Растительность юго-восточных отрогов хребта Большой Анначак. — В кн.: Пояс редколесий верховий Колымы. Владивосток. С. 44–63.
- [Gorodkov] Городков Б.Н. 1935. Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. — Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 1: 7–84.
- [Grushin] Грушин М.И. 1961. Лесные ресурсы Камчатки. — В кн.: Сырьевые ресурсы Камчатской области. М. С. 164–169.
- Horikawa Y., Kobayashi K. 1965. Bryophyte and lichen communities on the floor of *Pinus pumila* shrubs in the alpine region of Central Japan Alps. — Hicobia. Journ. of the Hiroshima Botanical Club. 4 (4): 290–301.
- Hultén E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka. — Arkiv för Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens. Andra serien. 7 (2–3): 181–257.
- Iwatsuki Z., Hattori S. 1975. The bryophyte communities in the *Pinus pumila* association of Central Japan. — Journ. Hattori Bot. Lab. 18: 70–77.
- [Kabanov] Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток. 212 с.
- [Kabanov] Кабанов Н.Е. 1977. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М. 175 с.
- [Kachinskiy] Качинский Н.А. 1970. Физика почвы. Часть 2. Водно-физические режимы и свойства почв. М. 359 с.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1984. Таксономический состав и географическое распространение сосудистых растений Северной Кореи (Камчатская область). — Комаровские чтения. 31: 3–45.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. (ред.). 1985–1996. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.; СПб.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. (ред.) 1989. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 4. Л.; СПб. 378 с.
- [Khomentovskiy] Хоментовский П.А. 1995. Экология кедрового стланика на Камчатке. Владивосток. 226 с.
- Kobayashi K. 1967. Phytosociological studies on *Pinus pumila* shrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. — Japan J. Ecol. 17 (5): 189–198.
- Kobayashi K. 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. — Journ. of science of the Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany). 14 (1): 1–52.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1969. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток. 106 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 2004. Сравнительная оценка условий среды на основе режимных наблюдений и экологических шкал. — Комаровские чтения. 50: 28–59.
- [Kondratyuk] Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М. 204 с.
- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1973. Заросли кедрового стланика на Охотском побережье. — В сб.: Материалы V Всесоюз. симпоз. “Биологические проблемы Севера”. Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. С. 208–214.
- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1977. Строение, рост и продуктивность кедровостланиковых зарослей. — Экспресс-информ. ЦБНТИ. Сер. лесовед. и лесоводство. Вып. 28. 31 с.

- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1978. К экологии кедрового стланика Охотского побережья. — Экология. 5: 87–90.
- [Lipshits, Liverovskiy] Липшиц С.Ю., Ливеровский Ю.А. 1937. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. — Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 4. Л. 250 с.
- [Mazirov et al.] Мазиров М.А., Шеин Е.В., Корчагин А.А., Шушкевич Н.И., Дембовецкий А. В. 2012. Полевые исследования свойств почв: учебное пособие. Владимир. 72 с.
- McCune B., Grace J.B., Urban D.L. 2002. Analysis of Ecological Communities. Oregon. 300 p.
- [Mezhennyy] Меженный А.А. 1978. О распространении кедрового стланика. — Лесное хозяйство. 3: 41–42.
- Minchin P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. — Vegetatio. 69: 89–107.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1975. Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья. М. 203 с.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1976. Ассоциации кедрового стланика. — В кн.: Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск. С. 200–212.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1986. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск. 272 с.
- [Neshatayev] Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры. — Растительность России. 1: 62–70. <https://doi.org/10.3111/vegrus/2001.01.62>
- [Neshatayev et al.] Нешатаев Ю.Н., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника. — В сб.: Тр. БИН РАН. Вып. 16. Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 7–12.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 1994. Сообщества кедрового стланика. — В сб.: Тр. БИН РАН. Вып. 16. Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 81–105.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2002. Растительность Южно-Камчатского заказника. — В сб.: Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 3. Флора и растительность Южной Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С. 137–232.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 537 с.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2011. Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) полуострова Камчатка. — Растительность России. 19: 71–100.
- [Neshatayeva et al.] Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кириченко В.Е. 2020. Растительность Северной Корякии (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование. — Вестник СПбГУ. Науки о земле. 65 (2): 1–32.
- Numata M., Miyawaki A., Ito D. 1972. Natural and semi-natural vegetation in Japan. — Blumea. 20 (2): 435–496.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. — In: Forest vegetation of northeast Asia / Ed. by Kolbek J., Shrutek M., Box E. Kluwer, and Dordrecht. P. 231–261.
- Okitsu S., Ito K. 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. — Vegetatio. 58 (2): 105–113.
- Okitsu S., Ito K. 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. — Vegetatio. 84: 127–132. <https://doi.org/10.1007/BF00036513>
- Oksanen J. 2022. Vegan: ecological diversity. URL: <https://cran.rstudio.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf/>.
- [Pivnik] Пивник С.А. 1958. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя. — Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 3: 128–153.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Saito S. 1983. On relations of caching by animals on the seed germination of Japanese stone-pine (*Pinus pumila* Regel). — Bull. of the Shiretoko Museum. 5: 23–40.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, Uppsala University, Museum of Evolution. 359 pp.
- [Sapozhnikov et al.] Сапожников А.П., Селиванова Г.А., Ильина Т.М., Дюкарев В.Н., Бутовец Г.Н., Гладкова Г.А., Гавренков Г.И., Жильцов А.С. 1993. Почвообразование и особенности биологического круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня. Хабаровск. 267 с.
- [Shishov et al.] Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с.
- [Sochava] Сочава В.Б. 1932. По тундрам бассейна Пенжинской губы. — Изв. ГГО. 64 (4–5): 1–24.
- Suzuki T. 1954. Forest and bog vegetation within Ozegahara Basin. — In: Sci. Res. Ozegahara Moor. Tokyo. P. 205–268.
- Suzuki T. 1964. Pflanzensoziologische Übersicht auf alpinen und subalpinen Vegetation in inneren Kurobe Gebiet, Japanischen Nordalpen. — In: Nature of Japan North Alps. Sci. Res. Toyama Univ. P. 219–254.
- Tatewaki M. 1963. The vegetation of the Daisetsu volcano group. — In: Scientific Researches of the Daisetsu volcano group. Ishikawa T. (Ed.). Reports of the Nature Conservation Society of Japan. 8: 25–59 (In Japan.).
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1949. Кедровый стланик, его биология и использование. М. 105 с.
- [Tikhomirov, Pivnik] Тихомиров Б.А., Пивник С.А. 1961. Кедровый стланик. Биология и использование. Магадан. 37 с.
- [Trulevich, Plotnikova] Трулевич Н.В., Плотникова Л.С. 1974. Растительный покров бассейна реки Паужетки. — В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. С. 42–52.

- [Tyulina] Тюлина Л.Н. 1954. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 9: 150–209.
- [Tyulina] Тюлина Л.Н. 1956. На озере Токо и северном склоне Станового хребта (краткий геоботанический очерк). — В сб.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. С. 558–571.
- [Vasil'ev] Васильев В.Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.; Л. 218 с.
- [Vasil'ev, Chumin] Васильев Н.Г., Чумин В.Т. 1979. Основные ассоциации кедрового стланика на южном побережье Охотского моря. — Проблемы ботаники. 14 (2): 47–51.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря. — Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 2: 19–102.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- Yasuda M., Okitsu S. 2012. Relationship between shoot elongation and tree-ring growth varies with the positional environment in *Pinus pumila*. — Journal of Horticultural Research. 66: 49–54.
- [Zhudova] Жудова П.П. 1967. Растительность и флора Судзунинского государственного заповедника Приморского края. — Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. 4: 3–245.

CLASSIFICATION OF DWARF PINE COMMUNITIES IN THE NORTH OF THE KORYAK DISTRICT (KAMCHATKA TERRITORY)

V. Yu. Neshataeva^{a, #}, V. Yu. Neshataev^b, K. I. Skvortsov^a, E. Yu. Kuzmina^a, and A. P. Korablev^a

^aKomarov Botanical Institute of RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bSt. Petersburg State Forest Technical University
Institutsky Lane, 5, St. Petersburg, 194021, Russia

[#]e-mail: vneshataeva@yandex.ru

A detailed geobotanical characteristic of Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities of the north of the Koryak District is presented. The vegetation classification based on 83 relevés has been elaborated using main principles and classification methods of Russian dominant-determinant approach. As the result 10 associations, 10 subassociations and 9 variants classified within 5 association groups were revealed. The peculiarities of their species composition, community structure, ecology and geographical distribution were characterized. Using soil characteristics, several types of sites were recognized. It was shown that mesophytic moss-rich dwarf-pine shrubs (**Pinetum pumilae hylocomiosum**) were closely connected to the mean values of soil moisture and soil fertility of the sites. Rhododendron-rich dwarf-pine communities (subass. **Pinetum pumilae rhododendroso aurei-hylocomiosum**) adjoined them but they usually occurred on higher altitudes. Lichen-rich dwarf-pine shrubs (**Pinetum pumilae fruticuloso-cladinosum**) occupied the driest and poorest sites at the upper border of dwarf-shrub altitudinal belt (350–400 m a.s.l.). The dwarf-shrub-rich Siberian dwarf-pine communities (ass. group **Pineta pumilae fruticulosa**) were closely connected to rather dry and poor sites. In wet sites with shallow groundwater, Sphagnum-rich dwarf-pine communities (**Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii**) were found. Cloudberry-rich dwarf-pine shrubs (subass. **Pinetum pumilae chamaemori-rubosum**) adjoined them but mainly occurred on the peat hillock of palsas. The variation in the species composition and structure of communities are determined by their position in the relief and the density of the dwarf-pine layer. With a similar density of dwarf-pine, Sphagnum-rich dwarf-pine communities form in the foothills, and lichen-rich dwarf-pine shrubs form in mountains. The species diversity and the abundance of the subordinate layers are significantly reduced at the maximum density of the dwarf-pine; so poor-herb dwarf-pine communities (**Pineta pumilae oligoherbosa**) are formed.

Keywords: Siberian dwarf-pine, elfin woods, classification, Koryak District, Kamchatka Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very grateful to PhD V.V. Yakubov for his kind assistance in identification of vascular plant species; to D.E. Himelbrant and PhD I.S. Stepanchikova who identified the lichen species; as well as to V.E. Kirichenko, M.S. Otkidatch and PhD V. N. Turin, who took part in the field research. The study was carried out with a support of a grant from the Russian Science Foundation № 23-27-00202.

REFERENCES

- [Ecology of Forest Lands: Soil and Ecological Study of Forest Sites]. Leningrad. 192 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V. 2012. Mosses of Kamchatka Peninsula. Saint Petersburg. 459 p. (In Russ.).
- Dmitrieva E.V. 1978. *Pinus pumila* at the southern boundary of its spreading (taxational-typological characterization). — Bot. Zhurn. 63 (9): 1352–1358 (In Russ.).
- Dokuchayeva V.B. 1985. Rastitel'nost' yugo-vostochnykh otrogov khrebt Bol'shoy Annachag [Vegetation of the southeastern spurs of the Bolshoy Annachag ridge]. — In: Poyas redkolesii verkhovii Kolymy [The belt of woodlands of the upper Kolyma]. Vladivostok. P. 44–63 (In Russ.).
- Gorodkov B.N. 1935. Geobotanicheskiy i pochvennyy ocherk Penzhinskogo rayona Dal'nevostochnogo kraya

- [Geobotanical and soil sketch of the Penzhinsky district of the Far Eastern Region]. — Tr. DVF AN SSSR. Ser. botan. 1: 7–84 (In Russ.).
- Grushin M.I. 1961. Lesnye resursy Kamchatki [Forest resources of Kamchatka]. — In: Syr'evye resursy Kamchatskoi oblasti [Raw materials of the Kamchatka region]. Moscow. P. 164–169 (In Russ.).
- Horikawa Y., Kobayashi K. 1965. Bryophyte and lichen communities on the floor of *Pinus pumila* shrubs in the alpine region of Central Japan Alps. — Hicobia. Journ. of the Hiroshima Botanical Club. 4 (4): 290–301.
- Hult  n E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka. — Arkiv f  r Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens. Andra serien. 7 (2–3): 181–257.
- Iwatsuki Z., Hattori S. 1975. The bryophyte communities in the *Pinus pumila* association of Central Japan. — J. Hattori Bot. Lab. 18: 70–77.
- Kabanov N.E. 1940. Lesnaya rastitel'nost' sovetского Sakhalina [Forest vegetation of Soviet Sakhalin]. Vladivostok. 212 p. (In Russ.).
- Kabanov N.E. 1977. Khvoinye derev'ya i kustarniki Dal'nego Vostoka [Coniferous trees and shrubs of the Far East]. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Kachinskiy N.A. 1970. Physics of the soil. Part II. Water-physical properties and soil regimes. Moscow. 359 p. (In Russ.).
- Kharkevich S.S. (Ed.). 1985–1996. Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 1–8. Leningrad; St. Petersburg. (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1984. Taksonomicheskiy sostav i geograficheskoe rasprostranenie sosudistyykh rasteniy Severnoy Koryakii (Kamchatskaya oblast') [Taxonomic composition and geographical distribution of vascular plants of Northern Koryakia (Kamchatka region)]. — Komarovskie chteniya. 31: 3–45 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1989. Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 4. Leningrad. 380 p. (In Russ.).
- Khomentovskiy P.A. 1995. Ekologiya kedrovogo stlanika na Kamchatke [Ecology of cedar elfin in Kamchatka]. Vladivostok. 226 p. (In Russ.).
- Kobayashi K. 1967. Phytosociological studies on *Pinus pumila* shrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. — Japan J. Ecol. 17 (5): 189–198. https://doi.org/10.18960/seitai.17.5_189.
- Kobayashi K. 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. — Journ. of science of the Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany). 14 (1): 1–52.
- Kolesnikov B.P. 1969. Vysokogornaya rastitel'nost' srednego Sikhote-Alinya [High-altitude vegetation of the middle Sikhote-Alin]. Vladivostok. 106 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 2004. Sravnitel'naya otsenka usloviy sredy na osnove rezhimnykh nabludeniy i ekologicheskikh shkal [Comparative estimation of environmental conditions based on regime observations and ecological scales]. — Komarovskie chteniya. 50: 28–59 (In Russ.).
- Kondratyuk V.I. 1974. Klimat Kamchatki [Climate of Kamchatka]. Moscow. 204 p. (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1973. Zarusli kedrovogo stlanika na Okhotskom poberezh'e [Thickets of *Pinus pumila* on the Okhotsk coast]. — In: Materialy V Vsesoyuz. Simpoz. “Biologicheskie problemy Severa”. Pochvy i rastitel'nost' merzlotnykh raionov SSSR [Materials of the V All-Union symposium “Biological problems of the North”. Soils and vegetation of permafrost regions of the USSR]. Magadan. P. 208–214 (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1977. Stroenie, rost i produktivnost' kedrovostlanikovyykh zarosley [Structure, growth and productivity of *Pinus pumila* thickets]. — Ekspres-inform. TsBNTI. Ser. lesoved. i lesovodstvo. Vol. 28. 31 p. (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1978. K ekologii kedrovogo stlanika na okhotskom poberezh'e [To the ecology of *Pinus pumila* of the Okhotsk Sea Coast]. — Ekologiya. 5: 87–90 (In Russ.).
- Lipshits S.Yu., Liverovskiy Yu.A. 1937. Pochvenno-botanicheskie issledovaniya i problema sel'skogo khozyaistva v tsentral'noy chasti doliny reki Kamchatki [Soil and botanical research and the problem of agriculture in the central part of the Kamchatka River valley]. — Tr. SOPS AN SSSR. Ser. Kamchatskaya. Vol. 4. Leningrad. 250 p. (In Russ.).
- Mazirov M.A., Shein E.V., Korchagin A.A., Shushkevich N.I., Dembovetskii A.V. 2012. Field studies of soil properties: manual. Vladimir. 72 p. (In Russ.).
- McCune B., Grace J.B., Urban D.L. 2002. Analysis of Ecological Communities. Oregon. 300 p.
- Mezhennyy A.A. 1978. O rasprostranении kedrovogo stlanika [On the distribution of *Pinus pumila*]. — Lesnoe khozyaistvo. 3: 41–42 (In Russ.).
- Minchin P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. — Vegetatio. 69: 89–107.
- Molozhnikov V.N. 1975. Kedrovyy stlanik gornyykh landshtaftov severnogo Priбайkal'ya [*Pinus pumila* of the mountain landscapes of the northern Baikal region]. Moscow. 203 p. (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1976. Assotsiatsii kedrovogo stlanika [*Pinus pumila* associations]. — In: Vlazhnyi pribaykal'skii tip poynosti rastitel'nosti [Wet Baikal type of vegetation belt]. Novosibirsk. P. 200–212 (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1986. Rastitel'nye soobshchestva Priбайkal'ya [Plant communities of the Baikal region]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Neshatayev V. Yu. 2001. The Project of the All-Russian code of phytosociological nomenclature. — Vegetation of Russia. 1: 62–70 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
- Neshatayev Yu.N., Neshatayev V.Yu., Neshatayeva V.Yu. 1994. Printsipy i metody klassifikatsii rastitel'nosti Kronotskogo zapovednika [Principles and methods of vegetation classification of the Kronotsky Reserve]. — In: Tr. BIN RAN. Vol. 16. Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka) [Proc. BIN RAN. Vol. 16. Vegetation of the Kronotsky State Reserve (Eastern Kamchatka)]. Saint Petersburg. P. 7–12 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 1994. Soobshchestva kedrovogo stlanika [Communities of *Pinus pumila*]. — In: Tr. BIN RAN. Vol. 16. Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka) [Proc. BIN RAN. Vol. 16. Vegetation of the Kronotsky State Reserve (Eastern Kamchatka)]. Saint Petersburg. P. 81–105 (In Russ.).

- Neshatayeva V.Yu. 2002. Rastitel'nost' Yuzhno-Kamchatskogo zakaznika [Vegetation of the South Kamchatka Nature Reserve]. — In: Tr. Kamchatskogo filiala TIG DVO RAN. Vol. 3. Flora i rastitel'nost' Yuzhnoy Kamchatki [Proc. of the Kamchatka branch of the TIG FEB RAS. Vol. 3. Flora and vegetation of Southern Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 137–232 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 2009. The vegetation of the Kamchatka Peninsula. Moscow. 537 p. (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 2011. Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities in the Kamchatka Peninsula. — Vegetation of Russia. 19: 71–100 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu., Neshatayev V.Yu., Kirichenko V.E. 2020. Vegetation cover of the North of the Koryak Region (Kamchatsky Krai) and its geobotanical subdivision. — Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences. 65 (2): 395–416 (In Russ.).
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Numata M., Miyawaki A., Ito D. 1972. Natural and semi-natural vegetation in Japan. — Blumea. 20 (2): 435–496.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. — In: Forest vegetation of northeast Asia. P. 231–261.
- Okitsu S., Ito K. 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. — Vegetatio. 58 (2): 105–113.
- Okitsu S., Ito K. 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. — Vegetatio. 84: 127–132.
<https://doi.org/10.1007/BF00036513>
- Oksanen J. 2022. Vegan: ecological diversity. URL: <https://cran.rstudio.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf/>
- Pivnik S.A. 1958. Rastitel'nost' prilenskikh otrogov Verkhoyanskogo khrebtu v raione ust'ya Vilyuya [Vegetation of the Prilensky spurs of the Verkhoyansky ridge near the mouth of the Vilyu River]. — Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie. 3: 128–153 (In Russ.).
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL: <https://www.R-project.org/>
- Saito S. 1983. On relations of caching by animals on the seed germination of Japanese stone-pine (*Pinus pumila* Regel). — Bull. of the Shiretoko Museum. 5: 23–40.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, Uppsala University, Museum of Evolution. 359 p.
- Sapozhnikov A.P., Selivanova G.A., Il'ina T.M., Djukarev V.N., Butovec G.A., Gladkova G.A., Gavrenkov G.I., Zhilcov A.S. 1993. Soil formation and the features of biological cycle of substances in the mountain forests of Southern Sikhote-Alin. Khabarovsk. 267 p. (In Russ.).
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk. 342 p. (In Russ.).
- Sochava V.B. 1932. Po tundram basseina Penzhinskoi guby [Along the tundras of the Penzhina Bay basin]. — Izv. GGO. 64 (4–5): 1–24 (In Russ.).
- Suzuki T. 1954. Forest and bog vegetation within Ozegahara Basin. — In: Sci. Res. Ozegahara Moor. Tokyo. P. 205–268.
- Suzuki T. 1964. A plant sociological review of alpine and subalpine vegetation of Inner Kurobe District, Japanese North Alps. — In: Nature of Japan North Alps. Sci. Res. Toyama Univ. P. 219–254.
- Tatewaki M. 1963. The vegetation of the Daisetsu volcano group. — In: Scientific Researches of the Daisetsu volcano group. — Reports of the Nature Conservation Society of Japan. 8: 25–59 (In Japan.).
- Tikhomirov B.A. 1949. *Pinus pumila*, its biology and usage. Moscow. 105 p. (In Russ.).
- Tikhomirov B.A., Pivnik S.A. 1961. *Pinus pumila*. Biology and usage. Magadan. 37 p. (In Russ.).
- Trulevich N.V., Plotnikova L.S. 1974. Rastitel'nyy pokrov basseyna reki Pauzhetki [Vegetation cover of the Pauzhetki River basin]. — In: Botaniko-geograficheskie raiony SSSR. Perspektivy introduksii rastenii [Botanical and geographical areas of the USSR. Prospects of plant introduction]. Moscow. P. 42–52 (In Russ.).
- Tyulina L.N. 1954. Listvennichnye lesa severo-vostochnogo poberezh'ya Baykala i zapadnogo sklona Barguzinskogo khrebtu [Larch forests of the northeastern coast of Lake Baikal and the western slope of the Barguzin ridge]. — Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 9: 150–209 (In Russ.).
- Tyulina L.N. 1956. Na ozere Toko i severnom sklone Stanovogo khrebtu (kratkiy geobotanicheskiy ocherk) [On Lake Toko and the northern slope of the Stanovoi Ridge (a brief geobotanical sketch)]. — In: Akademiku V.N. Sukachevu k 75-letiyu so dnya rozhdeniya [Academician V.N. Sukachev — on the 75th anniversary of his birth]. Moscow; Leningrad. P. 558–571 (In Russ.).
- Vasil'ev N.G., Chumin V.T. 1979. Osnovnye assotsiatsii kedrovogo stlanika na yuzhnom poberezh'e Okhotskogo morya [The main associations of cedar elfin on the Southern coast of the Sea of Okhotsk]. — Problemy botaniki. 14 (2): 47–51 (In Russ.).
- Vasil'ev V.N. 1956. Rastitel'nost' Anadyrskogo kraia [Vegetation of the Anadyr region]. Moscow; Leningrad. 218 p. (In Russ.).
- Vorob'ev D.P. 1937. Rastitel'nost' yuzhnoy chasti poberezh'ya Okhotskogo morya [Vegetation of the southern part of the coast of the Sea of Okhotsk]. — Tr. DVF AN SSSR. Ser. botan. 2: 19–102 (In Russ.).
- Yakubov V.V., Chernyagina O.A. 2004. Katalog Flory Kamchatki (sosudistye rasteniya) [Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatsky. 165 p. (In Russ.).
- Yasuda M., Okitsu S. 2012. Relationship between shoot elongation and tree-ring growth varies with the positional environment in *Pinus pumila*. — Journal of Horticultural Research. 66: 49–54.
- Zhudova P.P. 1967. Rastitel'nost' i flora Sudzhinskogo gosudarstvennogo zapovednika Primorskogo kraia [Vegetation and flora of the Suzukhinsky State Reserve of Primorsky Krai]. — Tr. Sikhote-Alinskogo zapovednika. 4: 3–245 (In Russ.).

ВИДЫ РОДА *PUCCINELLIA* (РОАСЕАЕ) В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. И. С. Чупина^{1,*}, А. Ю. Королюк^{1,**}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: irachupina@mail.ru

**e-mail: akorolyuk@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.03.2023 г.

После доработки 23.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

На основании 1415 геоботанических описаний, выполненных на юге Западной Сибири, проведен эколого-флористический анализ широко распространенных сообществ с участием или доминированием трех видов бескильниц: *Puccinellia tenuissima* (Litv.ex Krecz.) Pavlov, *P. gigantea* (Grossh.) Grossh., *P. kulundensis* Serg. С использованием программы PAST 4.03 (Hammer et al., 2001) по факторам увлажнения и богатства-засоления почв определена экологическая пластичность этих видов, а также выявлен их фитоценотический оптимум. Наибольшую пластичность по отношению к анализируемым факторам проявляет *P. tenuissima*, наименьшую — эндемик Западной Сибири *P. kulundensis*. В то же время *P. kulundensis* демонстрирует высокий доминантный потенциал: сообщества с ее господством — самые распространенные на юге Западной Сибири; реже других доминирует *P. gigantea*. С позиции флористической классификации сообщества с доминированием *P. kulundensis* отнесены к новой ассоциации **Puccinellietum kulundensis** ass. nov. из состава класса **Festuco-Puccinellietea** Soó ex Vicherek 1973, порядка **Scorzonero-Juncetalia gerardii** Vicherek 1973 и союза **Cirsion esculenti** Golub 1994.

Ключевые слова: *Puccinellia*, Кулундинская равнина, Приобское плато, галофитная растительность, экологическая пластичность видов, флористическая классификация

DOI: 10.31857/S0006813623110030, **EDN:** ZHA1UA

Лесостепная и степная зоны Западной Сибири характеризуются высоким разнообразием растительности, заметный вклад в которое вносит галофитный флороценотический комплекс. Близкое залегание соленосных морских отложений, аккумуляция солей в понижениях рельефа, переменный режим увлажнения в полугидроморфных условиях приводят к формированию на обширных площадях засоленных почв — солонцов и солончаков, на которых развиваются различные типы сообществ — от однолетнесолянковых ценозов на солончаках до полынно-дерновиннозлаковых степей на солонцах. При этом в галофитной растительности прослеживаются изменения, отражающиеся в смене видового состава и структуры фитоценозов, как в широтном, так и в долготном направлениях (Nikolskaya, 1985).

В сложении сообществ на засоленных почвах активное участие принимают представители рода *Puccinellia* Parl. На территории Барабинской низменности и Кулундинской равнины по межгрядным понижениям с избыточным увлажнением описаны ценозы с доминированием *Puccinellia gi-*

gantea, которые отнесены к группе формаций болотно-солончаковых лугов класса формаций солонцово-солончаковых лугов. На этой же территории на корковых и мелкостолбчатых солонцах развиваются полынно-бескильничевые луга с доминированием *Puccinellia tenuissima* и *Artemisia nitrosa*, рассматриваемые в составе группы формаций солонцово-солончаковых лугов одноименного класса формаций (Kuminova et al., 1963; Vagina, 1963). С позиций флористической классификации растительности описано три ассоциации, в сообществах которых доминирует *Puccinellia tenuissima* (Korolyuk, 1993; Korolyuk, Kipriyanova, 1998). Сообщества с обилием других видов бескильниц ранее не были описаны ни с позиций доминантной, ни с позиций флористической классификации.

Цель работы — определить эколого-фитоценотические позиции представителей рода *Puccinellia* на территории юга Западно-Сибирской равнины и описать широко распространенные сообщества с доминированием бескильниц.

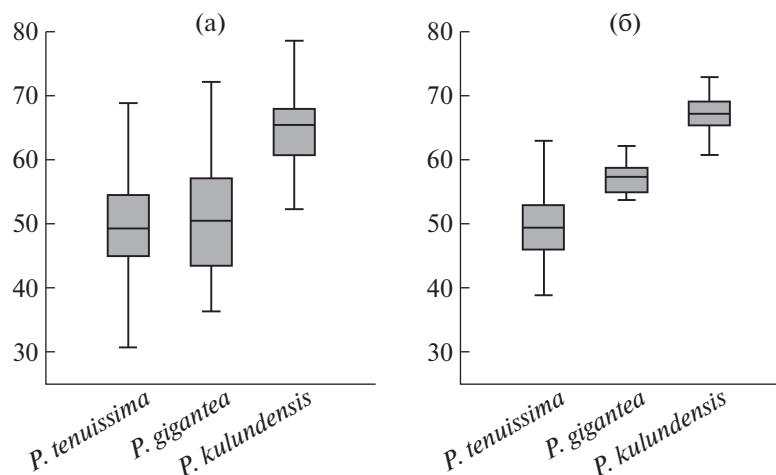


Рис. 1. Диаграммы размаха значений увлажнения почв: а — сообщества с присутствием бескильниц; б — сообщества с покрытием бескильниц от 10%. Выбросы исключены из графиков.

Fig. 1. Box-plot of values of soil moisture: а — communities with presence of *Puccinellia* species; б — communities with *Puccinellia* species cover more than 10%. Outliers are excluded from the graphs.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В базе данных геоботанических описаний лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН в программе IBIS 7.2 (Zverev, 2007) была составлена выборка описаний с участием бескильниц с территории Алтайского края, Омской и Новосибирской областей. Всего проанализировано 1415 описаний с участием 8 видов бескильниц. Все геоботанические описания выполнены на площади 100 м². Для дальнейшего анализа были выбраны три вида, которые заметно чаще других встречаются на юге Западной Сибири, а также проявляют себя как доминанты — *Puccinellia tenuissima*, *P. gigantea* и *P. kulundensis* — всего 1321 описание, 1119 из которых выполнены авторами.

Для каждого вида формировали по две выборки описаний: с его присутствием и с проективным покрытием 10% и более. Для каждого описания определяли положение на градиентах увлажнения и богатства-засоления почв с использованием экологических оптимумов растений для юга Сибири (Korolyuk, 2006). Для оценки экологической пластичности видов строили блочные диаграммы с использованием программы PAST 4.03 (Hammer et al., 2001). Для выявления группы фитоценотически значимых растений подсчитывали их активность в выборках описаний с проективным покрытием бескильниц 10% и более как квадратный корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие (Malyshev, 1973). Данный показатель отражает степень преуспеваемости растений в типах сообществ. В активное ядро ценофлоры включали виды с активностью 3 и более. Номенклатура растений приводится в соответствии с монографией С.К. Черепанова (Czerepanov, 1995).

Номенклатура синтаксонов приводится в соответствии с правилами 4-го издания “Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры” (Theurillat et al., 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее распространенная на юге Западной Сибири *Puccinellia tenuissima* отмечена в 1165 описаниях, в 390 (33%) из них она доминировала или содоминировала с покрытием 10% и более, что показывает высокий потенциал данного вида как доминанта. На градиенте увлажнения почв полная выборка описаний занимает отрезок от 31 до 70 ступени (рис. 1а). Ценозы с высоким обилием бескильницы попали в отрезок увлажнения от 39 до 63 ступени (рис. 1б). Эти условия могут рассматриваться как оптимальные, соответствующие фитоценоческому оптимуму вида.

На градиенте богатства-засоления почв *P. tenuissima* охватывает широкий диапазон — от богатых почв (13–16 ступень) до среднесолончаковых (20–21 ступень), редко встречается на сильносолончаковых (22 ступень) (рис. 2а). При покрытии вида от 10% диапазон сокращается незначительно и находится в пределах 14–21 ступеней (рис. 2б). Первые 10 активных видов ценофлоры тонко- и бескильнице-сообществ дают общее представление об их экологии. Среди растений выделяется постоянно содоминирующая *Artemisia nitrosa* (активность 32). Остальные виды подчеркивают ксерофитный степной характер сообществ: *Festuca valesiaca* (7), *Koeleria cristata* (4); индикаторами засоления выступают *Halimione verrucifera* (18), *Limonium gmelinii* (7), *Plantago salsa* (5), *Camphorosma songorica* (3), *Saussurea salsa* (3), эти виды можно

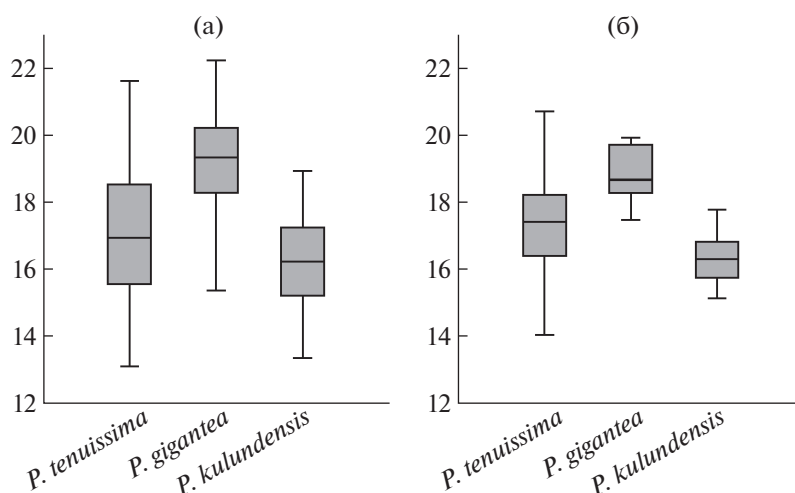


Рис. 2. Диаграммы размаха значений богатства-засоления почв: а — сообщества с присутствием бескильниц; б — сообщества с покрытием бескильниц от 10%. Выбросы исключены из графиков.

Fig. 2. Box-plot of values of soil fertility-salinity: а — communities with presence of *Puccinellia* species; б — communities with *Puccinellia* species cover more than 10%. Outliers are excluded from the graphs.

рассматривать как ксерогалофиты. Еще два растения являются широко распространенными луговыми видами, выносящими засоление почв: *Galatella biflora* (4) и *Elytrigia repens* (4). В целом анализ активного ядра ценофлоры позволяет говорить о фитоценоотическом оптимуме *P. tenuissima* в полынно-дерновиннозлаковых солонцеватых степях и лугах. Граница доминирования бескильницы на градиенте увлажнения располагается в солончаковатых лугах, в которых высокое обилие и встречаемость имеют *Hordeum brevisubulatum*, *Carex aspratilis*, *Plantago cornuti*, *Agrostis stolonifera* и др.

Puccinellia gigantea отмечена в 120 описаниях, и всего лишь в 17 из них (14%) с покрытием от 10%, что говорит о слабом доминантном потенциале вида. Значительный разброс значений по отношению к фактору увлажнения характерен для сообществ с ее участием (рис. 1а), при этом оптимальные значения сдвинуты в более влажную часть градиента, в сравнении с *P. tenuissima* — ступени 54–62 (рис. 1б). На градиенте богатства-засоления вид произрастает на почвах от богатых до сильносолончаковатых в диапазоне 15 (16)–22 ступеней (рис. 2а), при этом наиболее благоприятными являются слабо- и среднесолончаковатые почвы (ступени 17–20) (рис. 2б). В фитоценозах бескильница гигантская редко выступает основным доминантом, чаще она согосподствует в разнообразных галофитных ценозах, о чем говорит экологически гетерогенный характер активного ядра ценофлоры гигантскобескильницевого сообществ, включающего многолетние галофитные травы и полукустарнички (*Artemisia nitrosa* (активность 22), *Limonium gmelinii* (10), *Halimione verrucifera* (7), *Puccinellia tenuissima* (4), *Limonium suffruticosum* (3)), однолетние галофиты (*Salicornia*

perennans (19), *Halimione pedunculata* (11), *Suaeda salsa* (9), *Atriplex patens* (7), *Suaeda corniculata* (3)) и растения солончаковатых лугов (*Tripolium pannonicum* (12), *Triglochin maritimum* (7), *Puccinellia hauptiana* (3)) и *Phragmites australis* (5).

Эндемичный вид юга Западной Сибири *Puccinellia kulundensis* отмечен в 83 описаниях, из них в 33 (40%) с покрытием от 10%, проявляя наибольший доминирующий потенциал среди трех анализируемых бескильниц. На градиенте увлажнения почв она занимает влажные местообитания в диапазоне от 52 до 79 ступени (рис. 1а), а на отрезке 60–73 ступеней доминирует (рис. 1б). *P. kulundensis* может достигать высокого обилия на богатых и слабосолончаковатых почвах (15–18 ступени) (рис. 2б), в малом обилии может встречаться на довольно богатых почвах (13 ступень) (рис. 2а). Оптимальными условиями для развития бескильницы кулундинской являются хорошо или избыточно увлажненные засоленные почвы, на которых формируются солончаковатые луга, что подтверждается активными растениями: *Triglochin maritimum* (14), *Phragmites australis* (10), *Hordeum brevisubulatum* (9), *Scorzonera parviflora* (8), *Bolboschoenus planiculmis* (6), *Tripolium pannonicum* (5), *Plantago salsa* (4), *Tripolium vulgare* (3), *Elytrigia repens* (3). При этом активность самой бескильницы максимальная среди всех проанализированных бескильницевого сообществ и равна 61. Следует отметить значительное экологическое единство активного ядра ценофлоры кулундинскобескильницевого сообществ в сравнении с фитоценозами, сформированными *Puccinellia tenuissima* и *P. gigantea*.

Таким образом, на градиенте увлажнения почв *P. gigantea* и *P. tenuissima* встречаются и в сухостеп-

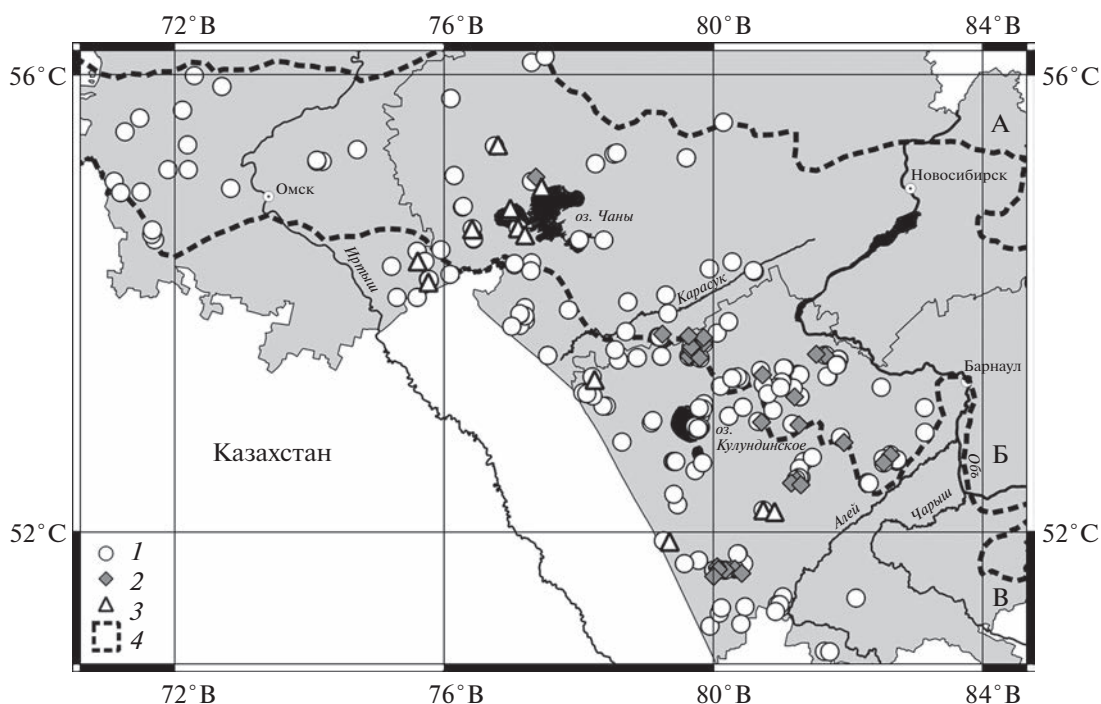


Рис. 3. Картограмма ареала бескильничевых сообществ на юге Западной Сибири: 1 — *Puccinellia tenuissima*, 2 — *P. kulundensis*, 3 — *P. gigantea*, 4 — зоны растительности: А — лесная, Б — лесостепная, В — степная.

Fig. 3. Map of the area of *Puccinellia* dominated communities in the south of Western Siberia: 1 — *Puccinellia tenuissima*, 2 — *P. kulundensis*, 3 — *P. gigantea*, 4 — vegetation zones: А — forest; Б — forest-steppe; В — steppe.

ных, и во влажнолуговых сообществах, но при значительном проективном покрытии *P. gigantea* обычен на почвах сухолугового увлажнения, а *P. tenuissima* — лугостепного. *P. kulundensis* — наиболее мезофитный вид и чаще всего произрастает на влажнолуговых местообитаниях, реже на лугостепных. Все три вида бескильниц являются настоящими галофитами и хорошо адаптированы к засолению. Экологическая пластичность *P. tenuissima* максимальна как по отношению к увлажнению, так и к засолению почв. На наиболее засоленных почвах хорошо развивается *P. gigantea*, а *P. kulundensis* занимает слабозасоленные влажные местообитания.

Приуроченность бескильниц к засоленным местообитаниям определяет границы ареала бескильничевых сообществ, который охватывает степную и лесостепную зоны Западной Сибири (рис. 3).

Сообщества с доминированием *Puccinellia tenuissima* являются наиболее распространенными в пределах обеих зон, отдельные местонахождения отмечены в южной части подзоны подтаежных лесов. Вид экологически пластичен и встречается в разнообразных сообществах классов **Festuco-Brometea** Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, **Therosalicornietea** Tx. in Tx. et Oberd. 1958, **Kalidietea foliati** Mirkin et al. ex Rukhlenko 2012. Значительное обилие *P. tenuissima*

характерно для ценозов из состава класса **Festuco-Puccinellietea**. Бескильница вместе с *Artemisia nitrosa* образуют повсеместно распространенные полынно-бескильничевые сообщества на корковых и мелко столбчатых солонцах, отнесенные к трем ассоциациям союза **Artemision nitrosae** Korolyuk in Korolyuk et Kipriyanova 1998, порядка **Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii** Golub et V. Solomakha 1988 (Korolyuk, 1993; Korolyuk, Kipriyanova, 1998; Korolyuk et al., 2022).

Сообщества с высоким обилием *Puccinellia gigantea* на юге Западной Сибири представлены менее широко. Вид крайне редко образует монодоминантные ценозы, большая часть таких описаний была выполнена нами по днису пересохшего Юдинского плеса, ранее являющегося частью озера Чаны. На быстро образовавшихся открытых пространствах осушенного дна озера бескильница гигантская смогла быстро заселить значительные площади и уже почти два десятилетия на многих участках удерживает господствующие позиции. На большей же части своего ареала данный вид лишь на небольших участках выступает содоминантом в различных галофитных сообществах по периферийным солонцово-солончаковым комплексам соленых озер. *Puccinellia gigantea* нередко отмечается в сообществах класса **Festuco-Puccinellietea**, чаще всего союза **Cirsion esculenti**, порядка **Scorzonero-Juncetalia gerardii**, а также в

более ксерофитных ценозах союза *Artemision nitrosae*. С малым обилием, но с высоким постоянством она встречается в лебедовых, сарсазановых, поташниковых и кермековых сообществах класса *Kalidietea foliati* и однолетнесолянковых ценозах класса *Therosalicornietea*.

Puccinellia kulundensis приурочена к влажным местообитаниям, наибольшего обилия она достигает в солончаковых лугах класса *Festuco-Puccinellietea*, реже в клубнекамышовых сообществах класса *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941. Зачастую единично отмечается в лебедовых сообществах класса *Kalidietea foliati*, а также произрастает совместно с однолетними галофитами и в маловидовых сообществах временно затопляемых местообитаний из класса *Crypsidetea aculeatae* Vicherek 1973.

Таким образом, из трех проанализированных бескильниц *Puccinellia kulundensis* проявляет наибольший доминирующий потенциал. В то же время, формируемые ею ценозы не описаны в литературе, в отличие от тонковатобескильницевых сообществ. Состав активного ядра ценофлоры кулундинскобескильницевых сообществ экологически однороден, что позволяет нам описать ассоциацию, встречающуюся на территории Алтайского края и Новосибирской области.

Ассоциация *Puccinellietum kulundensis* ass. nov. Номенклатурный тип (holotypus) — описание 9 в табл. 1. Полевой номер описания 22–382, Новосибирская обл., Краснозерский р-н, 2 км 3 пос. Половинное, 53.75449° с.ш., 79.20552° в.д. 30.06.2022, автор — А.Ю. Корюлюк.

Диагностический вид: *Puccinellia kulundensis* (дом.).

Ассоциация представляет бескильницевые луга, развивающиеся на гидроморфных солончаковых почвах степной и лесостепной зон Западной Сибири. Сообщества занимают влажные местообитания по плоским днищам логов, в долинах рек, по периферийным частям болотно-озерных котловин. Они формируют контуры различного размера, наибольшие из зафиксированных нами в поперечнике превышали 50–80 метров. Нередко кулундинскобескильницевые луга образуют пояса между более сухими полынно-бескильницевыми (*Puccinellia tenuissima*, *Artemisia nitrosa*) и лебедовыми (*Halimione verrucifera*) ценозами с одной стороны и тростниковыми или клубнекамышовыми с другой. Чаще всего это маловидовые ценозы, но на менее засоленных почвах число видов увеличивается до 20–25 на 100 м². Видовой состав образован преимущественно галофитами, роль эдификатора выполняет бескильница кулундинская. Данная ассоциация относится к классу *Festuco-Puccinellietea*, порядку *Scorzonero-Juncetalia gerardii* и союзу *Cirsion esculenti*, в составе которого для территории юга За-

падной Сибири ранее было описано две ассоциации: *Hordeo-Caricetum aspratilis* Korolyuk et Kipriyanova 1998 и *Alopecuretum arundinaceae* Mirkin, Gogoleva, Kononov 1985 (Mirkin et al., 1985; Korolyuk, 1993; Korolyuk, Kipriyanova, 1998). В составе ассоциации мы выделяем три варианта.

Вариант **typica** (оп. 1–10, табл. 1).

Диагностический вид: *Puccinellia kulundensis* (дом.).

Сообщества развиваются по периферии болотных западин, озер и соров в виде микропоясов, часто разорванных, шириной от нескольких метров до 20–30 м (редко больше), постепенно сменяющихся по направлению к водоему тростниковыми зарослями. Видовое разнообразие составляет 6–11 видов на описание. В составе преобладают диагностические виды класса. Высокое постоянство *Triglochin maritimum* и *Phragmites australis* указывают на избыточное увлажнение почв. Проективное покрытие травостоя колеблется от 35 до 85%, основной ярус высотой 30–50 см образует *P. kulundensis*.

Вариант **Sonchus arvensis** (оп. 11–15, табл. 1).

Диагностические виды: *Artemisia nitrosa*, *Cirsium esculentum*, *Elytrigia repens*, *Hordeum jubatum*, *Juncus gerardii*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*.

Вариант объединяет более богатые солончаковые луга (17–25 видов на 100 м²) с покрытием 30–60%, развивающиеся по плоским понижениям, где формируют крупные контуры между сообществами на солонцах и зарослями тростника. Видовой состав варианта значительно обогащен, как за счет диагностических видов класса и входящих в него порядков, так и за счет широко распространенных луговых растений.

Вариант **inops** (оп. 16–25, табл. 1).

Вариант объединяет бедные сообщества, число видов в которых не превышает 5 на 100 м². Ценозы связаны с избыточно влажными местообитаниями, сезонно заливаемыми водой. Они однородны, с проективным покрытием от 22 до 70%, единственный ярус образован *P. kulundensis*. Малое число видов и приуроченность сообществ к периферии пересыхающих водоемов дают нам право предположить, что вариант **inops** представляет пионерную растительность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На юге Западно-Сибирской равнины широко распространены бескильницевые сообщества с активным участием *Puccinellia tenuissima*, *P. gigantea*, *P. kulundensis*. Все три вида являются настоящими галофитами и на засоленных местообитаниях нередко проявляют себя как доминанты. Наиболее экологически пластичным видом по отношению к увлажнению и засолению почв

Таблица 1. Ассоциация *Puccinellietum kulundensis* ass. nov.
Table 1. Association *Puccinellietum kulundensis* ass. nov.

[illegible]

Таблица 1. Окончание

Вариант/Variant	Typica (a)										Sonchus arvensis (b)		Inops (c)									
<i>Plantago salsa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex aspratilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Taraxacum bessarabicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Saussurea salsa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Plantago cornuti</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.

<i>Phragmites australis</i>	4	1	1	2	1	1	+	1	1	.	.	.	+	2	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bolboschoenus planiculmis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Suaeda kulundensis</i>	.	.	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.
<i>Lepidium crassifolium</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Camphorosma songorica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.

Прочие виды/Other species

Примечание/Note
 В описаниях в таблице даны баллы проективного покрытия по следующей шкале / The scores of projective coverage in relevés are given according to the following scale: + < 1%, 1–14%, 2–5–9%, 3–10–24%, 4–25–49%, 5–50–74%, 6–75–100%.

Кроме того встречаются в 1–3 описаниях / Species with presence in 1–3 relevés: *Agrostis gigantea* (15+), *Agrostis stolonifera* (14 2, 15+), *Alopecurus arundinaceus* (11 1, 15 3), *Althaea officinalis* (13+), *Amoria repens* (14+), *Artemisia pontica* (15+), *Artemisia rupestris* (12+), *Atriplex patens* (13+, 15+, 25+), *Atriplex prostrata* (13+, 15+, 25+), *Chenopodium botryoides* (7 1), *Chenopodium chenopodioides* (1 2, 15+), *Cirsium alatum* (12+, 13+), *Eleocharis uniglumis* (15 1), *Epilobium tetragonum* (12+), *Festuca rubra* (12+), *Galatella biflora* (12+), *Glaux maritima* (1+, 13 1), *Gypsophila perfoliata* (12 1), *Halimione verrucifera* (10+, 13+), *Inula britannica* (14+), *Juncus compressus* (11+), *Lactuca scariola* (1+, 15+), *Lactuca sibirica* (1+), *Lepidium densiflorum* (11+), *Lepidium latifolium* (13+, 15+), *Lepidium ruderales* (15+), *Leymus paboanus* (8+, 13 1), *Myosurus minimus* (11+), *Odontites vulgaris* (12+), *Plantago tenuiflora* (11 1), *Poa angustifolia* (11+), *Polygonum patulum* (11+, 15+), *Primula longiscapa* (12+), *Rumex pseudonatronatus* (11+), *Saussurea amara* (8+), *Suaeda corniculata* (22+, 24+), *Suaeda* sp. (4+, 5 1, 13 2), *Tripleurospermum perforatum* (11+).

Локалитеты описаний: Алтайский край: 1, 16–19 – Михайловский р-н, 18–20 км В с. Малиновое Озеро; 2, 3 – Каменский р-н, 9 км ССВ с. Луговое; 4, 5 – Романовский р-н, 2 км СВ с. Мормышанское; 6 – Баевский р-н, 4 км Ю с. Плотавка; 7, 24 – Хабаровский р-н, 3 км С с. Серп и Молот; 8 – Хабаровский р-н, 2 км 3 с. Усть-Курыя; 10 – Хабаровский р-н, 10 км ЮЗ с. Плесо-Курыя; 11 – Мамонтовский р-н, 2 км 3 с. Кадниково; 12 – Угловский р-н, 15 км 3 с. Симоново; 13 – Алейский р-н, 2 км Ю пос. Комариха; 14 – Алейский р-н, 3 км В с. Моховское; 15, 25 – Хабаровский р-н, 7–8 км В с. Хабары; 20 – Томенцевский р-н, 4 км Ю с. Черемшанка; 21 – Завьяловский р-н, северная окраина с. Глубокое; 22, 23 – Хабаровский р-н, 8 км ЮВ с. Хабары; Новосибирская область: 9 – Краснозерский р-н, 2 км 3 пос. Половинное.

Localities of relevés: Altai Territory: 1, 16–19 – Mikhailovsky district, 18–20 km E of Malinovoje Ozero village; 2, 3 – Kamensky district, 9 km NNE of Lugovoje village; 4, 5 – Romanovsky district, 2 km NE of Mormyshanskoye village; 6 – Bayevsky district, 4 km S of Plotava village; 7, 24 – Khabarsky district, 3 km N of Serp i Molot village; 8 – Khabarsky district, 2 km W of Ust'-Kur'ya village; 10 – Khabarsky district, 10 km SW of Pleso-Kur'ya village; 11 – Mamontovsky district, 2 km W of Kadnikovo village; 12 – Uglvsky district, 15 km W of Simonovo village; 13 – Aleisky district, 2 km S of Komarikha village; 14 – Aleisky district, 3 km E of Mokhovskoye village; 15, 25 – Khabarsky district, 7–8 km E of Khabary village; 20 – Tyumentsevsky district, 4 km S of Cheremshanka village; 21 – Zavyalovsky district, northern fringe of Glubokoye village; 22, 23 – Khabarsky district, 8 km SE of Khabary village; Novosibirsk Region: 9 – Krasnozersky district, 2 km W of Polovinnoye village.

Авторы описаний: 1–6, 9–16, 18–23, 25 – А.Ю. Королюк; 7, 8, 24 – И.С. Чупина, 17 – И. Хрусталева, О. Маслова.

Authors of relevés: 1–6, 9–16, 18–23, 25 – A.Yu. Korolyuk; 7, 8, 24 – I.S. Chupina, 17 – I. Khrustaleva, O. Maslova.

Даты описаний / Dates of relevés: 1–11.09.2006; 2–14.09.2009; 3–15.09.2009; 4, 5–29.06.2010; 6–07.08.2021; 7, 24–25.08.2022; 8, 10–26.08.2022; 9–30.06.2022; 11–09.06.1993; 12–13.09.2006; 13–23.06.2022; 14–24.06.2022; 15, 25–02.07.2022; 16, 17–12.09.2006; 18, 19–25.05.2007; 20, 21 – 16.09.2009; 22, 23–22.09.2009.

является бескильница тончайшая, что подтверждается ее высоким обилием в сообществах разных классов: **Festuco-Brometea**, **Therosalicornietea**, **Kalidietea foliati**, **Festuco-Puccinellietea**. Наименьшей пластичностью характеризуется бескильница кулундинская, для развития которой оптимальными условиями выступают хорошо увлажненные засоленные почвы. При этом, вид проявляет наибольший доминирующий потенциал и может достигать высокого обилия в сообществах класса **Festuco-Puccinellietea**. Сообщества с доминированием бескильницы кулундинской описаны нами в ранге новой для науки ассоциации **Puccinellietum kulundensis** ass. nov. Самый слабый доминантный потенциал наблюдается у бескильницы гигантской, которая крайне редко выступает доминантом и чаще с небольшим обилием присутствует в сообществах классов, представляющих галофитную растительность.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания № АААА-А21-121011290026-9 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4 (1): 1–9.
- [Korolyuk] Королук А.Ю. 1993. Синтаксономия растительности юга Западной Сибири. Гигрофильная и галофильная растительность. Новосибирск. 33 с. Деп. в ВИНТИ 11.06.93. № 1643–В93.
- [Korolyuk] Королук А.Ю. 2006. Экологические оптимумы растений юга Сибири. — *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. 12: 3–28.
- [Korolyuk, Kipriyanova] Королук А.Ю., Киприянова Л.М. 1998. Продромус естественной растительности юго-востока Западной Сибири (Алтайский край и Новосибирская область). — *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. 4: 63–89.
- [Korolyuk et al.] Королук А.Ю., Лысенко Т.М., Голованов Я.М., Синельникова Н.В., Полякова М.А., Чупина И.С., Ямалов С.М. 2022. Синтаксономические заметки. 1. — *Растительный мир Азиатской России*. 15 (2): 152–165.
- [Kuminova et al.] Куминова А.В., Вагина Т.А., Лапшина Е.И. 1963. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности. — В кн.: *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири*. Труды Центрального сибирского ботанического сада. Вып. 6. Новосибирск. С. 35–62.
- [Malyshev] Малышев Л.И. 1973. Флористическое районирование на основе количественных признаков. — *Бот. журн.* 58 (11): 1581–1588.
- Mirkin B.M., Gogoleva P.A., Kononov K.E. 1985. The Vegetation of Central Yacutian Alases. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 20: 345–396.
- [Nikolskaya] Никольская Н.И. 1985. Закономерности в распределении растительности солончаков на территории степной и пустынной областей в пределах СССР. — *Бот. журн.* 70 (3): 332–340.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Carni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. — *Appl. Veg. Sci.* 24 (1): e12491.
- [Vagina] Вагина Т.А. 1963. Засоленные луга Барабы и Кулунды. — В кн.: *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири*. Труды Центрального сибирского ботанического сада. Вып. 6. Новосибирск. С. 163–182.
- [Zverev] Зверев А.А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск. 304 с.

SPECIES OF *PUCCINELLIA* (POACEAE) IN PLANT COMMUNITIES IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

I. S. Chupina^{a, #} and A. Yu. Korolyuk^{a, ##}

^aCentral Siberian Botanical Garden of SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: irachupina@mail.ru

^{##}e-mail: akorolyuk@rambler.ru

The study is based on analysis of 1415 relevés representing communities with presence or dominance of *Puccinellia tenuissima*, *P. gigantea*, and *P. kulundensis* from the southern part of Western Siberia. The ecological plasticity of these species has been shown. Their phytocenotic optimum is revealed using the species indicator values in relation to soil moisture and richness-salinity gradients. The communities dominated by *P. tenuissima* are most common in the south of Western Siberia. This is the reason of the highest ecological plasticity of this species. In contrast, *P. kulundensis* is the most environmentally stable and shows the greatest dominant

potential. Among the studied species *P. gigantea* rarely achieves high cover. The West-Siberian communities dominated by endemic *P. kulundensis* are described as a new association **Puccinellietum kulundensis** ass. nov. from the class **Festuco-Puccinellietea** Soó ex Vicherek 1973, the order **Scorzonero-Juncetalia gerardii** Vicherek 1973 and the alliance **Cirsion esculenti** Golub 1994.

Keywords: *Puccinellia*, Kulunda Plain, Priobskoye Plateau, halophytic vegetation, ecological plasticity of plants, phytosociological classification

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is performed within the framework of the state assignment No. AAAA-A21-121011290026-9 of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

REFERENCES

- Czerepanov S.K. 1995. Vascular Plants of Russia and Neighboring States (within the Former USSR). Saint Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4 (1): 1–9.
- Korolyuk A.Yu., Lysenko T.M., Golovanov Ya.M., Sinelnikova N.V., Polyakova M.A., Chupina I.S., Yamalov S.M. 2022. Syntaxonomical notes. 1. — *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 15 (2): 152–165 (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu., Kipriyanova L.M. 1998. Prodrum es-testvennoy rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri (Altayskiy kray i Novosibirskaya oblast') [The prodrum of natural vegetation of the south-eastern part of western Siberia (Altai Territory and Novosibirsk Region)]. — *Botanicheskie Issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. 4: 63–89 (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu. 1993. Sintaksonomiya rastitel'nosti yuga Zapadnoy Sibiri. Gigrofil'naya i galofil'naya rastitel'nost' [Vegetation syntaxonomy of southern part of Western Siberia. Hygrophilous and halophilous vegetation]. Novosibirsk. 33 p. Deposited in VINITI 11.06.93. No. 1643–B93 (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu. 2006. Ekologicheskiye optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optima of plants in the south of Siberia]. — *Botanicheskie Issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. 12: 3–28 (In Russ.).
- Kuminova A.V., Vagina T.A., Lapshina E.I. 1963. Geobotanicheskoye rayonirovaniye yugo-vostoka Zapadno-Sibirskoy nizmennosti [Geobotanical zoning of the southeast of the West Siberian lowland]. — In: *Rastitel'nost' steponoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri*. Trudy Tsentralnogo sibirskogo botanicheskogo sada. Vyp. 6. Novosibirsk. P. 35–62 (In Russ.).
- Malyshev L.I. 1973. Floristic zoning based on quantitative characteristics. — *Bot. Zhurn.* 58 (11): 1581–1588 (In Russ.).
- Mirkin B.M., Gogoleva P.A., Kononov K.E. 1985. The Vegetation of Central Yacutian Alases. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 20: 345–396.
- Nikolskaya N.I. 1985. Distribution pattern of solonchak vegetation in steppe and desert areas of the USSR. — *Bot. Zhurn.* 70 (3): 332–340 (In Russ.).
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. — *Appl. Veg. Sci.* 24 (1): e12491.
- Vagina T.A. 1963. Zasolennye luga Baraby i Kulundy [Saline meadows of Baraba and Kulunda]. — In: *Rastitel'nost' steponoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri*. Trudy Tsentralnogo sibirskogo botanicheskogo sada. Vyp. 6. Novosibirsk. P. 163–182 (In Russ.).
- Zverev A.A. 2007. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technology in vegetation research]. Tomsk. 30+4 p. (In Russ.).

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩ БАССЕЙНА РЕКИ ВЫЧЕГДА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2023 г. Е. В. Панюкова^{1,*}, Б. Ю. Тетерюк^{1,**}, А. А. Панюков^{1,***}

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982, Россия

*e-mail: ev_knyazeva@mail.ru

**e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru

***e-mail: panjukov.a.a@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 26.01.2023 г.

После доработки 31.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

По материалам исследования трех водохранилищ, расположенных в южной части Республики Коми, было показано, что характерной особенностью зарастания изученных искусственных водоемов бассейна р. Вычегда является преобладание в его структуре осоковых сообществ. На водохранилищах выделено три типа мелководий: открытые, защищенные приустьевые и защищенные заостровные. Для каждого типа мелководий определены формула и степень их зарастания.

Ключевые слова: водохранилища, осоковые сообщества, зарастание

DOI: 10.31857/S0006813623110078, **EDN:** CEOAQC

Водохранилища — искусственно созданные водные объекты, как правило, не имеющие аналогов в природе (Avakyan et al., 1987). При создании речных водохранилищ происходит зарегулирование речного стока, что нередко сопровождается процессами зарастания акватории созданных водных объектов (Ekzercev, 1972; Naumenko, 2007; Papchenkov, 2001, 2012, 2013; Kochetkova, 2013; Zueva et al., 2022 и др.). Водохранилища бассейна р. Вычегда используются в рыбохозяйственных и рекреационных целях (Rafikov, 2016; Kononova et al., 2019; Zakharov et al., 2022), а одно из них — Кажимское имеет статус особо охраняемой природной территории (Cadastre..., 2014), поэтому мониторинг их зарастания является важной теоретической и практической задачей.

Цель работы — определить степень и основные структурные особенности зарастания водохранилищ бассейна р. Вычегда.

Краткая характеристика района исследований и обследованных водохранилищ

Согласно ботанико-географическому районированию европейской части России (Rastitel'nost', 1980) водохранилища располагаются в Северо-Европейской таежной провинции в пределах Евразийской таежной области. В соответствии с региональным геоботаническим районированием (Proizvoditel'nye..., 1954) они находятся

в подзоне средней тайги (рис. 1). Климат исследуемой территории умеренно-континентальный: лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом (Panasenkov et al., 1973). Воды исследованных водохранилищ по классификации химического состава вод (Alekin, 1970) относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция.

Нювчимское водохранилище (рис. 1 и 2) в пос. Нювчим (Сыктывдинский р-н, Респ. Коми) и находится на месте слияния двух водотоков: рек Нювчим (приток р. Сысола) и Дендель. Водохранилище было возведено в середине XVIII в. В 1977 г. по причине полного износа конструкций водосброс был разрушен и водохранилище спущено. После восстановления плотины водохранилище вновь введено в действие в 1998 г. Площадь водного зеркала составляет 172 га, наибольшая длина — 3.4 км, ширина — до 0.6 км, глубина — при нормальном подпорном уровне (НПУ) до 7 м. Воды ультрапресные с минерализацией 66 мг/дм³.

Нючпасское водохранилище (рис. 1, 3 и 4) расположено на р. Нючпас (приток р. Лопью) у пос. Нючпас (Койгородский р-н, Респ. Коми). Впервые оно было возведено в середине XVIII в. Имеет два пруда. В 2010 г. после реконструкции плотины запущен второй (верхний) пруд. Площадь нижнего пруда 11 га, наибольшая длина —

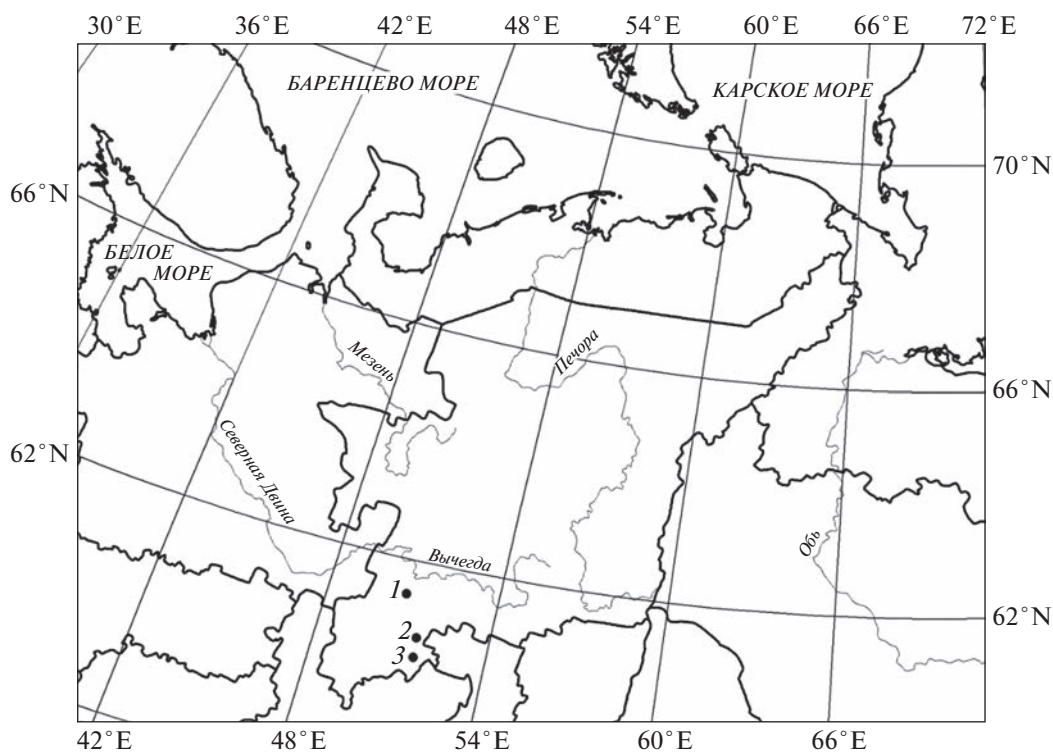


Рис. 1. Расположение водохранилищ: 1 – Нювчимское, 2 – Нючпасское, 3 – Кажимское.

Fig. 1. Location of reservoirs: 1 – Nyuvchimskoye, 2 – Nyuchpasskoye, 3 – Kazhimskoye.

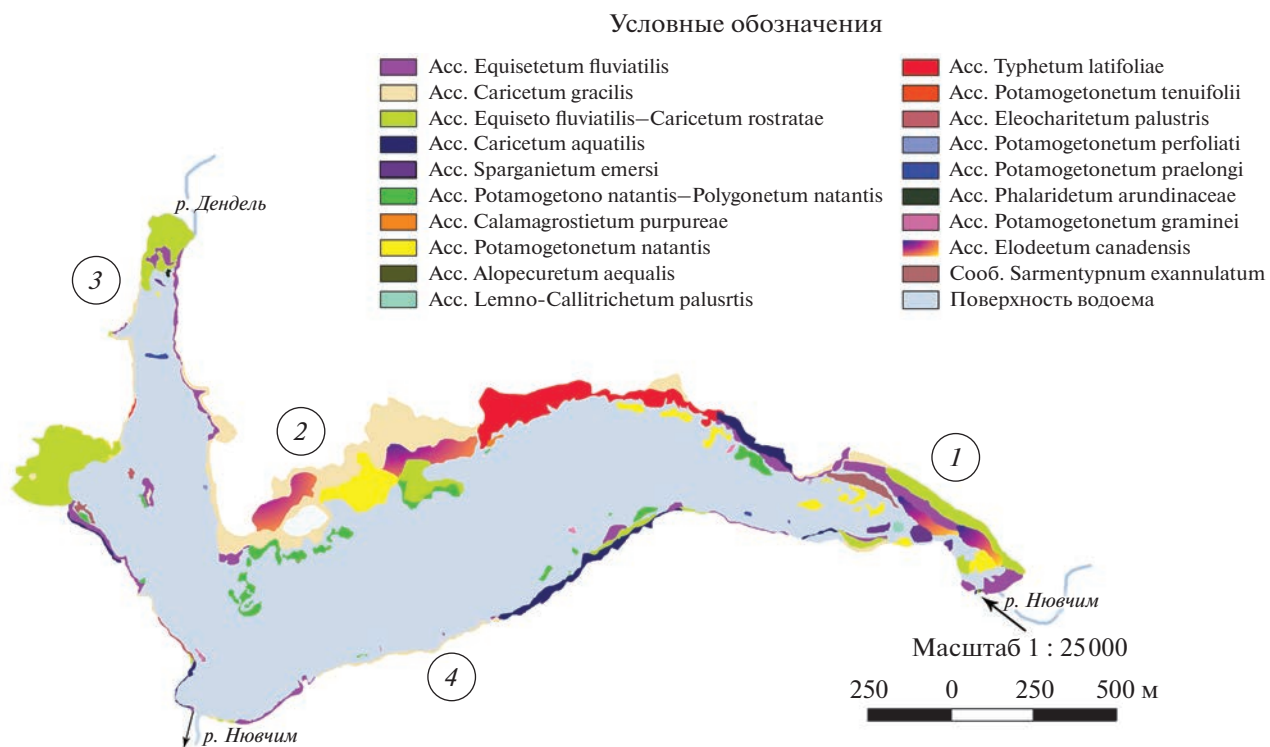


Рис. 2. Картограмма расположения сообществ в Нювчимском водохранилище.

Fig. 2. Schematic map of the location of communities in the Nyuvchimskoye reservoir.

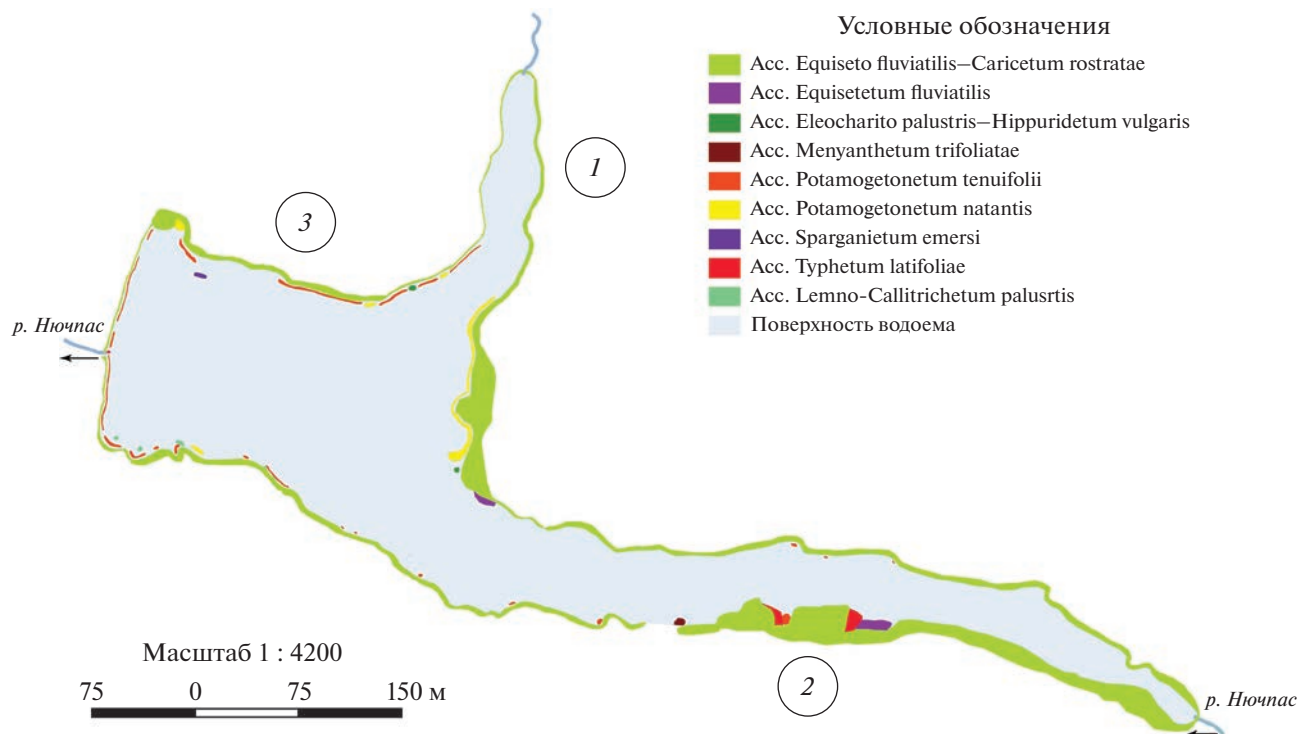


Рис. 3. Картограмма расположения сообществ в верхнем пруду Нючпасского водохранилища.

Fig. 3. Schematic map of the location of communities in the upper pond of the Nyuchpasskoye reservoir.

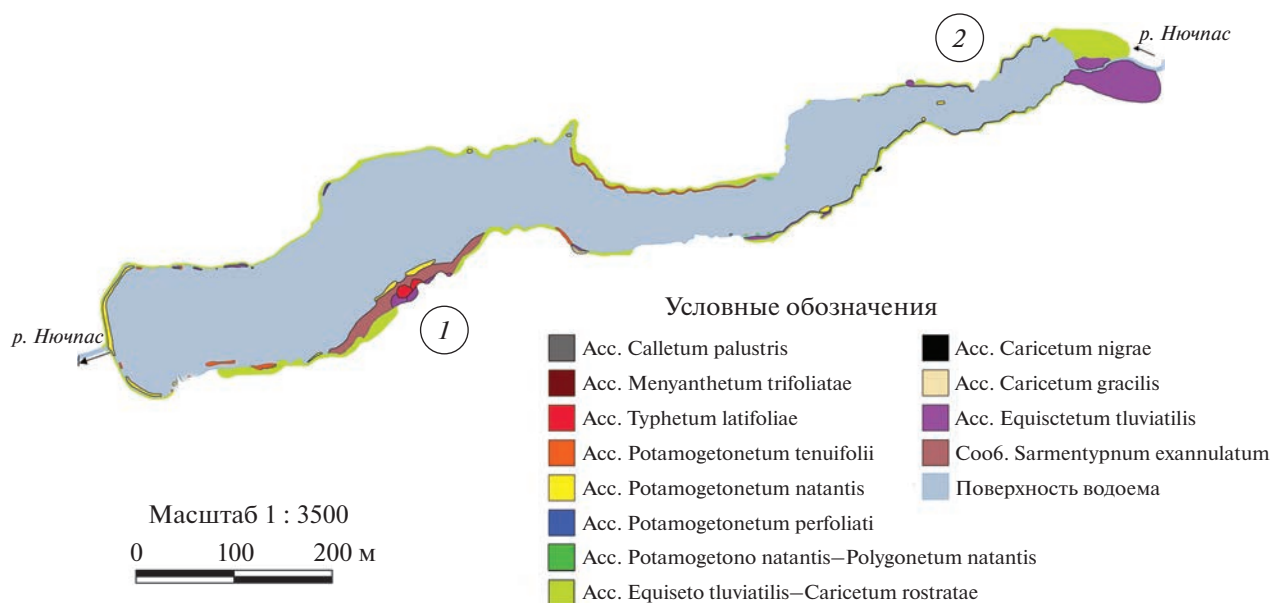


Рис. 4. Картограмма расположения сообществ в нижнем пруду Нючпасского водохранилища.

Fig. 4. Schematic map of the location of communities in the lower pond of the Nyuchpasskoye reservoir.

1000 м, ширина — до 130 м, глубина — при НПУ до 4 м; площадь верхнего пруда — 7.2 га, длина — 780 м, ширина — до 200 м. Воды ультрапресные с минерализацией 42 мг/дм³.

Кажимское водохранилище (рис. 1 и 5) расположено близ пос. Кажим (Койгородский р-н, Респ. Коми) на р. Кажим (бассейн р. Сысола). Водохранилище построено и задействовано в 1759 г. Общая

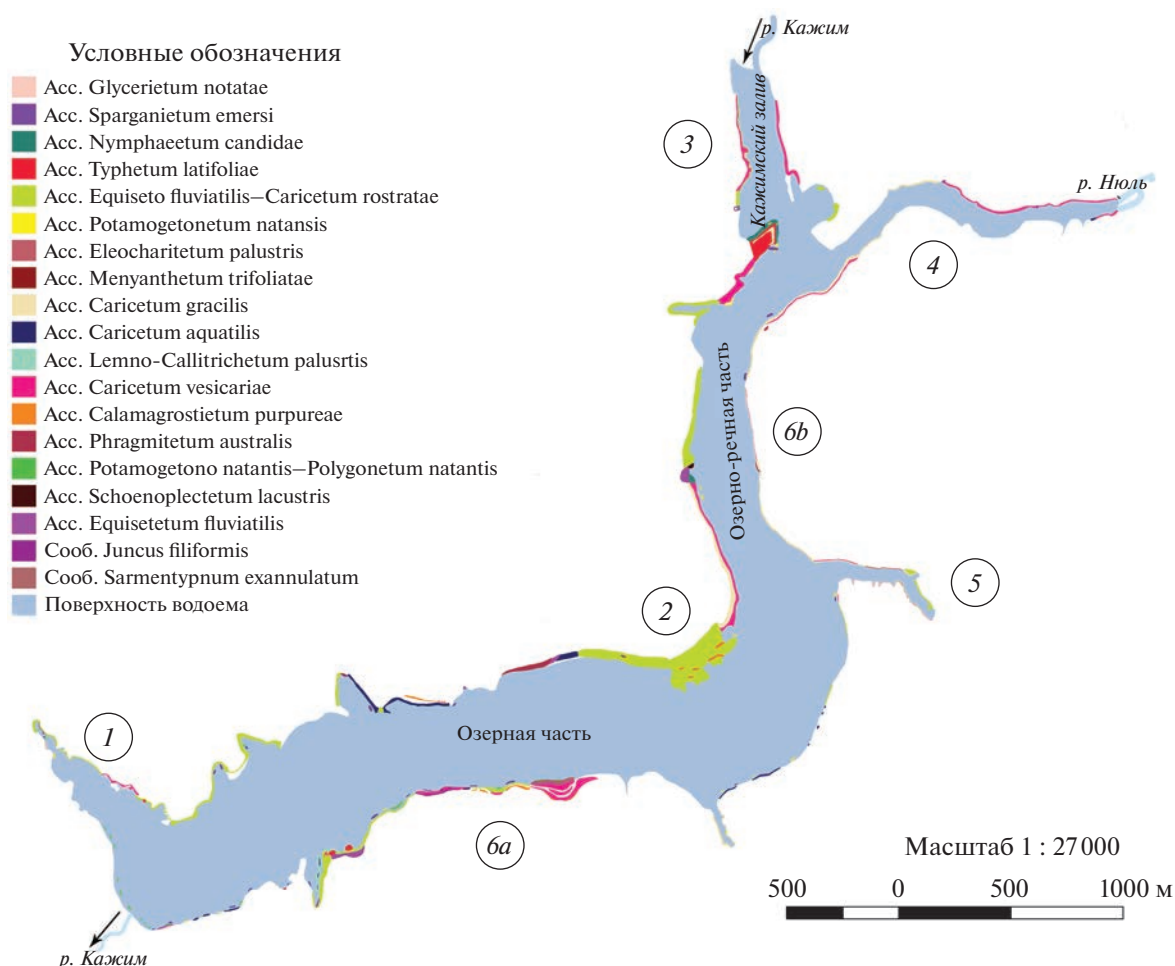


Рис. 5. Картограмма расположения сообществ в Кажимском водохранилище.

Fig. 5. Schematic map of the location of communities in the Kazhimskeye reservoir.

длина плотины составляет 1.2 км, площадь водохранилища — 324 га. Наибольшая длина — 5.5 км, ширина — до 0.6 км, глубина — при НПУ (нормальном подпорном уровне) до 8.8 м. Воды ультрапресные с минерализацией 21 мг/дм³. Реконструкция плотины (ее поднятие и ремонт запорных сооружений) завершилась в 2013 г. По ее окончании площадь водного зеркала увеличилась с 145 га до нынешних 324 га.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение закономерностей зарастания высшей водной растительностью проводили в июне—июле 2019–2021 гг. на трех водохранилищах: Кажимском, Нювчимском и Нючпасском. Согласно классификации А.Б. Авакяна с соав. (Avakyan et al., 1987) Нювчимское и Нючпасское относятся к категории малых водохранилищ, а Кажимское — небольших.

Площадь мелководий с глубинами до 2 м при НПУ в пределах акватории водохранилищ рассчитывали на основании температурных карт, полученных в результате съемок радиометра TIRS (Thermal Infrared Sensor) спутника Landsat 8 и полевых инструментальных измерений.

Для определения характера и степени зарастания изученных водохранилищ было выполнено детальное картирование их растительного покрова. Оно проводилось в ходе маршрутного обследования. Продвигаясь по водоему (на лодке или пешком), на предварительно подготовленные космические снимки наносили детальные контуры всех встреченных фитоценозов с фиксированием их расположения с помощью GPS-навигатора.

Выполнено 210 полных геоботанических описаний на ключевых участках. Дополнительно по ходу маршрутов проведена серия кратких характеристик фитоценозов (кратких описаний). Эти краткие характеристики включали следующую информацию: указаны ценозообразователь,

основные виды-ассектаторы, общее проективное покрытие сообщества, проективное покрытие травостоя, проективное покрытие мохового яруса, высота травостоя.

Сбор и обработку гидробиотических материалов выполняли согласно методике В.М. Катанской (Katanskaja, 1981) с учетом методических подходов В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001).

Полевые картосхемы были переведены в электронный формат в программе Quantum GIS 2.0, что позволило рассчитать площади растительных сообществ. Степень зарастания определяли согласно методике В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001). Тип зарастания приведен по классификации, разработанной К. Стармах (Starmach, 1954).

Формула зарастания составлена, исходя из сведений о доле (%) площади, занятой сообществами той или иной ассоциации в данном типе мелководий. Расшифровка принятых сокращений дана в таблице 1. Жирным шрифтом выделены названия преобладающих ассоциаций. Сообщества одной экологической группы соединены знаком “+”, разные — разделены знаком “—”: гелофиты+гелофиты—гидрофиты+гидрофиты.

Названия синтаксонов даны в соответствии с общими установками эколого-флористического подхода (Braun-Blanquet, 1964; Mirkin, Naumova, 2012). Номенклатура синтаксонов — согласно “Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры” (Theurillat J.-P. et al., 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ценотическое разнообразие изученных водоемов представлено 45 ассоциациями и двумя неранговыми сообществами высшей водной растительности. Основные из них нанесены на картосхемы (рис. 2–5) и включены в таблицу 1.

Известно (Papchenkov, 2001, 2011; Kipriyanova et al., 2009; Kochetkova, 2013; Krolová et al., 2013; Kochetkova et al., 2022; Papchenkov, Papchenkova, 2020; Zueva et al., 2022), что степень зарастания водоемов во многом определяется степенью зарастания мелководий и их долей от площади водоема (табл. 2). В изученных водных объектах общая площадь мелководных участков (глубины до 2 м при НПУ) составляет 42.7% в Кажимском водохранилище, 56.4% в Нювчимском и от 80.5 до 100% в верхнем и нижнем прудах Нючпасского водохранилища.

Береговая линия исследованных водоемов имеет довольно изрезанную конфигурацию (рис. 2–5). Глубины распределяются равномерно от берега к срединной линии водоема, проходящей вдоль затопленных русел, с общим уклоном к приплотинной части. Таким образом, все мелководья имеют прибрежную локализацию. Выделено два типа мелководий: открытые и защищен-

ные (Poddubnyi, 2013). Защищенные мелководья, в свою очередь, подразделены на приустьевые и заостровные (Poddubnyi, 2013). Каждый из обозначенных выше типов мелководий обладает особенностями состава формирующихся здесь растительных сообществ (табл. 1).

Защищенные приустьевые мелководья занимают 66.5 га (48.1% от общей площади мелководий) в Кажимском, 48.3 га (49.8%) в Нювчимском и 3.7 га (64.2%) и 1.6 га (14.5%), соответственно в верхнем и нижнем прудах Нючпасского водохранилища.

Основной фон в растительном покрове защищенных приустьевых мелководий во всех изученных водоемах на береговых экотопах создают осоковые сообщества: в Кажимском водохранилище это ценозы ассоциации **Caricetum vesicariae** с дополняющим участием сообществ **Caricetum gracilis** и **Equiseto fluviatilis**—**Caricetum rostratae**, в Нювчимском — **Equiseto**—**Caricetum rostratae** с дополнением в первом — **Equisetum fluviatilis** и **Caricetum gracilis**, во втором — **Equisetum fluviatilis** и **Typhetum latifoliae** (рис. 2–5). В зарастании водных экотопов приустьевых мелководий наблюдается некоторая закономерность, в небольшой степени обусловленная возрастом изученных водоемов. Так, в сравнительно недавно наполненном Кажимском водохранилище широкое распространение имеют сообщества псаммофильного вида **Persicaria amphibia** (L.) Delarbre (**Potameto natantis**—**Polygonetum natantis**), перемежающегося с сообществами **Potameto natantis**. В Нючпасском (среднем по возрасту наполнения) в приустьевых мелководьях на некотором удалении от берега часты мелкоконтурные ценозы **Potameto natantis**, а на участках подтопленных заболоченных низин — ценозы с доминированием **Sarmentypnum exannulatum** (Schimp.) Hedenäs, чередующиеся с мелкоконтурными зарослями **Potameto tenuifolii**. В Нювчимском (самом продолжительно существующем в заполненном состоянии) водохранилище, приустьевые мелководья которого уже обогащены органическими отложениями, широкое распространение имеют заросли **Elodeetum canadensis**, а на участках с песчаными грунтами — **Potameto natantis**—**Polygonetum natantis**, на месте подтопленных низин — сообщ. **Sarmentypnum exannulatum**.

Тип зарастания защищенных приустьевых мелководий в Кажимском водохранилище — равномерный, в Нювчимском — неравномерный островной, в Нючпасском — равномерный и неравномерный островной. Наибольшее зарастание данного типа мелководий высшей водной растительностью отмечено в Нювчимском водохранилище — 41.2% от общей площади защищенных приустьевых мелководий, в Кажимском наименьшее — 4.8%. В верхнем пруду Нючпасского водохранилища зарастание составило 21.9%, а в нижнем — 39.2%.

Таблица 1. Доля (%) от общей площади зарастания, занимаемая разными ассоциациями
Table 1. Share (%) of the total area of overgrowth occupied by different associations

Ассоциации/сообщества Associations/communities		Водохранилище/Reservoir		
		Кажимское Kazhimskoye	Нювчимское Nyuvchimskoye	Нючпасское Nyuchpasskoye
Гелофиты/Helophytes				
Calamagrostietum purpureae Taran 1995	Cal. pur.	0.2	—	—
Calletum palustris Van den Berghen 1952	Cal. pal.	—	—	0.1
Caricetum aquatilis Savich 1926	Car. aqu.	3.9	3.9	—
Caricetum gracilis Savich 1926	Car. gra.	8.1	24.7	0.1
Caricetum nigrae Br.-Bl. 1915	Car. nig.	—	—	0.1
Caricetum vesicariae Chouard 1924	Car. ves.	35.3	—	—
Eleocharitetum palustris Savich 1926	Ele. pal.	—	0.1	—
Eleocharito palustris—Hippuridetum vulgaris Pass. 1964	Hip. vul.	—	—	0.1
Equisetetum fluviatilis Nowiński 1930	Equ. flu.	5.7	11.5	14.1
Equiseto fluviatilis—Caricetum rostratae Zumpfe 1929	Car. ros.	37.1	21.7	67.4
Glycerietum notatae Kulczyński 1928	Gly. not.	0.1	—	—
Сооб. Juncus filiformis	Jun. fil.	—	—	—
Menyanthetum trifoliatae Nowiński 1927	Men. tri.	0.1	—	0.1
Phalaridetum arundinaceae Libbert 1931	Pha. aru.	—	0.1	—
Phragmitetum australis Savich 1926	Phr. aus.	0.7	—	—
Sparganietum emersi Mirkin et al. 1985	Spa. em.	1.5	0.5	0.1
Typhetum latifoliae Nowiński 1930	Ty. lat.	3.3	6.3	1.6
Гидрофиты/Hydrophytes				
Elodeetum canadensis Nedelcu 1967	Elo. can.	—	10.9	—
Lemno—Callitrichetum palusrtis A.Bobrov et Chemeris 2006	Clt. pal.	0.2	—	0.4
Nymphaeetum candidae Miljan 1958	Ny. can.	2.1	—	—
Potametum graminei Lang 1967	Pot. gr.	—	0.3	—
Potametum natantis Hild 1959	Pot. nat	0.6	10.2	5
Potametum perfoliati Miljan 1933	Pot. per.	—	0.1	—
Potametum praelongi Hild 1959	Pot. pra.	—	0.2	—
Potametum tenuifolii Kipriyanova et Lashchinsky 2000	Pot. ten.	—	—	3.4
Potamo natantis—Polygonetum natantis Knapp et Stoffers 1962	Pol. nat.	0.6	6.9	—
Сооб. Sarmentypnum exannulatum	Sarm. ex.	0.4	2.6	7.4

Примечание. “—” — ассоциация не отмечена.

Note. “—” — association is not specified.

В обобщенном виде формулы зарастания защищенных приустьевых мелководий изученных водоемов следующие. Для Кажимского водохранилища: **Car. ves.** + **Car. ros.** + **Car. gr.** — **Pot. nat.** + **Pol. nat.** Для Нювчимского водохранилища: **Car. ros.** + **E. flu.** — **Elo. can.** + **Sarm. ex.** + **Pol. nat.**

Для Нючпасского водохранилища: **Car. ros.** + **Ty. lat.** — **Pot. nat.** + **Pot. ten.** + **Sarm. ex.**

Заостровные мелководья отмечены в Кажимском и Нювчимском водохранилищах (рис. 2, 3). Они занимают малые площади: в Кажимском —

Таблица 2. Степень зарастания (%) мелководий от общей площади водохранилищ
Table 2. Share of overgrowth (%) of shallow waters in the total area of reservoirs

Водохранилище/Reservoir	Тип мелководий/Type of shallow water		
	открытые/open	закрытые/closed	
		приустьевые/estuary	заостровные/ behind the island
Кажимское Kazhimskoye	6.8	1.0	0.5
Нючпасское (верхний пруд) Nyuchpasskoye (upper pond)	3.2	4.5	—
Нючпасское (нижний пруд) Nyuchpasskoye (lower pond)	5.4	3.4	—
Нювчимское Nyuvchimskoye	8.9	11.6	3.5

Примечание. “—” — тип мелководий не отмечен.
Note. “—” — type of shallow water is not specified.

4.0 га (2.9% от общей площади мелководий), в Нювчимском — 6.8 (7.0%).

Общий облик растительного покрова береговых экотопов в обоих случаях определяют заросли осочников: *Equiseto fluviatilis*—*Caricetum rostratae* с незначительным участием сообществ *Calamagrostietum purpureae* в Кажимском водохранилище и *Caricetum gracilis* — в Нювчимском водохранилище (рис. 2, 3). Состав сообществ водных экотопов, принимающих участие в формировании растительного покрова заостровных мелководий Кажимского водохранилища, значительно отличается от такового в Нювчимском. В первом основной вклад вносят сообщества *Potametum natantis* и в меньшей степени — *Nymphaetum candidae*. В Нювчимском — основные площади занимают сообщества *Elodeetum canadensis*, чередующиеся с ценозами *Potametum natantis* и сообщ. *Sarmentypnum exanulatum*.

Тип зарастания в Кажимском водохранилище — неравномерный островной, в Нювчимском — сплошной. Зарастание заостровных мелководий довольно высокое: в Кажимском водохранилище оно составило 38.3% от общей площади заостровных мелководий, а в Нювчимском — 86.9%.

Формулы зарастания заостровных мелководий выглядят следующим образом. Для Кажимского водохранилища: *Car. ros.* + *Cal. rig.* — *Pot. nat.* + *Ny. can.* Для Нювчимского водохранилища: *Car. gr.* — *Elo. can.* + *Sarm. ex.* + *Pot. nat.*

Открытые мелководья занимают 67.9 га (49.0% от общей площади мелководий) в Кажимском, 41.9 га (43.2%) в Нювчимском и 2.1 га (35.8%) и 9.4 га (85.5%), соответственно в верхнем и нижнем прудах Нючпасского водохранилища.

Основной облик растительному покрову открытых мелководий во всех изученных водоемах

на береговых экотопах, как и во всех выше рассмотренных местообитаниях создают осоковые сообщества (рис. 2–5), но в отличие от защищенных мелководий сообщества *Equiseto fluviatilis*—*Caricetum rostratae* здесь уже не имеют столь широкого распространения. Кроме открытых мелководий Нючпасского водохранилища (рис. 4, 5), где ценозы осоки носатой непрерывно тянутся вдоль всей береговой линии, лишь крайне редко сменяясь мелкоконтурными сообществами *Equisetum fluviatilis* и *Typhetum latifoliae*. На береговых местообитаниях правобережья Кажимского водохранилища, сложенного в основном песчаными грунтами, сообщества *Equiseto fluviatilis*—*Caricetum rostratae* чередуются с ценозами *Caricetum aquatilis* и *Caricetum gracilis*. Здесь же отмечено два разреженных мелкоконтурных ценоза *Phragmitetum australis* (рис. 2). На левобережье Кажимского водохранилища узкой, иногда расширяющейся полосой, вдоль береговой линии открытых мелководий, чередуясь, почти в равных соотношениях, тянутся осоковые сообщества ассоциаций *Caricetum vesicariae*, *Equiseto fluviatilis*—*Caricetum rostratae* и *Caricetum aquatilis*. В Нювчимском водохранилище в процессе зарастания береговых экотопов открытых мелководий основная роль принадлежит ценозам ассоциаций *Caricetum gracilis*, *Equiseto fluviatilis*—*Caricetum rostratae*, *Equisetum fluviatilis* и *Typhetum latifoliae*. В зарастании водных экотопов открытых мелководий изученных водоемов выявлена следующая закономерность. В сравнительно недавно заполненном Кажимском водохранилище основной вклад вносят сообщества ассоциаций *Potameto natantis*—*Polygonetum natantis* и *Potametum natantis*. Как правило эти ценозы мелкоконтурные и прижаты к сообществам гелофитов. В Нючпасском водохрани-

лище, как и в Кажимском, разнообразие гидрофитных сообществ в открытых мелководьях очень низкое. Его в основной массе формируют ценозы ассоциации **Potametum tenuifolii** и сообщ. **Sarmentypnum exannulatum**. В Нювчимском (самом продолжительно заполненном) водохранилище среди гидрофитных сообществ наибольшее распространение имеют ценозы ассоциаций **Potameto natantis**—**Polygonetum natantis**, **Elodeetum canadensis**, **Potametum natantis** и в меньшей степени **Potametum graminei**.

Тип зарастания открытых мелководий в Кажимском водохранилище — равномерный, в Нювчимском — неравномерный островной, в Нючпасском — неравномерный островной (верхний пруд) и неравномерный (нижний пруд). Наибольшее зарастание открытых мелководий отмечено в Нювчимском водохранилище — 36.5% от общей площади открытых мелководий, в Кажимском и верхнем пруду Нючпасского водохранилища эти значения также высоки — 32.6% и 28.0% соответственно. Минимальные значения отмечены в нижнем пруду Нючпасского водохранилища — 10.5%.

Формулы зарастания открытых мелководий следующие. Для Кажимского водохранилища: **Car. ros.** + **Car. ves.** + **Car. aq.** — **Pol. nat.** + **Pot. nat.** Для Нювчимского водохранилища: **Car. gr.** + **Car. ros.** + **Equ. flu.** + **Ty. lat.** — **Pol. nat.** + **Elo. can.** Для Нючпасского водохранилища: **Car. ros.** — **Pot. ten.** + **Sarm. ex.**

В ходе полевых исследований было установлено, что общая площадь зарастания высшей водной растительностью от общей площади водоема в Кажимском водохранилище составила 26.9 га (8.3%), в Нювчимском — 41.1 га (24.4%), в Нючпасском — 3.0 га (16.5%). По степени зарастания по классификации В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001) Кажимское водохранилище относится ко второму классу — “слабо заросшие водоемы”, Нювчимское и Нючпасское — к третьему классу “умеренно заросшие водоемы”.

В ряде работ В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001, 2011, 2012; Papchenkov, Papchenkova, 2020) показано, что на процессы зарастания водного объекта большое влияние оказывает его возраст. Все три изученных нами водохранилища находятся практически в одинаковых природно-климатических условиях. Еще один важный фактор — это то, что сезонного сброса воды в них не происходило после их наполнения до НПУ. То есть все происходящие в нем процессы идут без негативных воздействий на их растительный покров. Имеются различия в периоде существования водохранилищ в заполненном состоянии после реконструкции их плотин: Кажимское — с 2013, Нючпасское — с 2010, Нювчимское — с 1998 года, а также в размерных характеристиках каждого водохранилища, в том числе площадей мел-

ководий, доступных для распространения сообществ высшей водной растительности. Комплекс вышеперечисленных условий нашел свое отражение в структуре растительного покрова исследованных водоемов.

На момент проведения полевых работ мелководья изученных водохранилищ заняты растительными сообществами от потенциально возможных на 42.4% в Нювчимском, на 24.0% в верхнем пруду Нючпасского и на 19.4% в Кажимском водохранилищах. Мелководья нижнего пруда Нючпасского водохранилища, который потенциально может зарости полностью (на всей его акватории глубины не превышают 2 м), на данный момент заняты растительностью лишь на 14.6%.

Анализ зарастания мелководий исследуемых водоемов показал, что наибольшие площади в них занимают сообщества гелофитов (рис. 6). При этом наблюдается закономерность, требующая дальнейшего изучения: чем меньше прошло времени с момента заполнения котловины изученных водохранилищ водой после ее реконструкции, тем больше доля сообществ гелофитов от общей площади их зарастания. Так на долю сообществ гелофитов от общего зарастания приходится в Кажимском водохранилище — 96.1%, в Нючпасском — 83.8%, в Нювчимском — 68.8%. При этом во всех водохранилищах наибольшие площади заняты осоковыми сообществами: в Кажимском — 84.5%, Нючпасском — 67.6%, Нювчимском — 50.3% от общей площади зарастания водоема (рис. 6).

На долю сообществ гидрофитов в Кажимском водохранилище приходится — 3.9%, в Нючпасском — 16.2%, в Нювчимском — 31.2% от общей площади зарастания. При этом соотношение — укореняющиеся гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями / укореняющиеся погруженные гидрофиты (без учета сообществ **Sarmentypnum exannulatum**) выглядит следующим образом. В Кажимском водохранилище — 3.3/0.2%, в Нючпасском — 5.0/3.8%, в Нювчимском — 17.1/11.5% (рис. 6).

Важной особенностью водохранилищ бассейна р. Вычегда является почти полное отсутствие в составе их растительного покрова сообществ плейстофитов (свободно плавающих на поверхности воды и в верхних ее слоях растений). Лишь в Нювчимском водохранилище отмечены небольшие куртины сообществ ассоциаций **Lemnetum trisulcae** и **Hydrochritetum morsus-ranae** площадью до 5 м².

Анализ литературных источников показал, что доминирующее положение в зарастании равнинных водохранилищ европейской части России принадлежит небольшому числу видов. Чаще всего это *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Kochetkova, 2013; Kochetkova et al., 2022; Papchenkov,

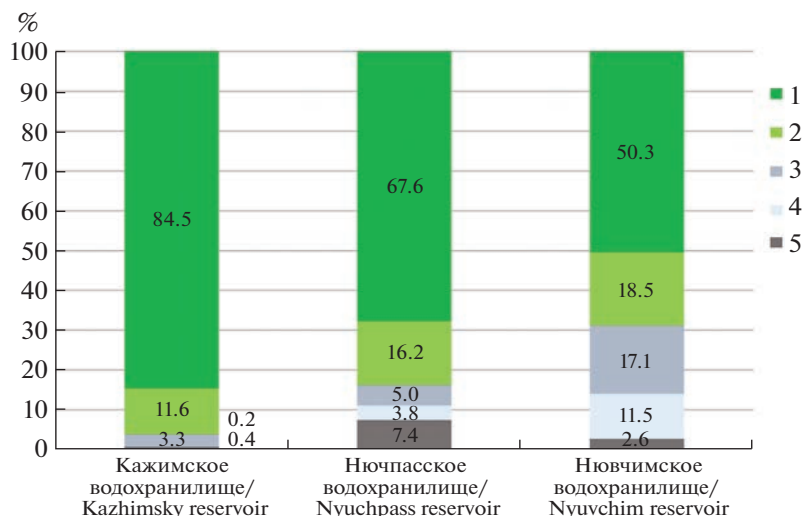


Рис. 6. Доля участия разных типов сообществ в зарастании водохранилищ. Условные обозначения: 1 — сообщества гелофитных осок, 2 — сообщества всех остальных видов гелофитов, 3 — сообщества гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями, 4 — сообщества погруженных гидрофитов, 5 — сообщества *Sarmentypnum exannulatum*.

Fig. 6. Share of participation of different types of communities in the overgrowing of the reservoirs. Symbols: 1 — communities of helophytic sedges, 2 — communities of all other species of helophytes, 3 — communities of hydrophytes with leaves floating on the surface of the water, 4 — communities of submerged hydrophytes, 5 — communities of *Sarmentypnum exannulatum*.

2013; Solov'eva et al., 2013; Fominykh, 2016; Paklyashova, 2017; Poddubnyi et al., 2017), *Typha angustifolia* L. (Likhacheva, 2007; Kochetkova et al., 2022; Papchenkov, Papchenkova, 2020; Fedorova, Grishantseva, 2021) и *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. (Papchenkov, 2011; Papchenkov, 2013; Paklyashova, 2017; Poddubnyi et al., 2017). Перечисленные выше виды либо вовсе отсутствуют во флоре региона (*Glyceria maxima*), либо имеют в регионе единичные местонахождения (*Typha angustifolia*), либо как *Phragmites australis*, находящийся в регионе на северном пределе своего ареала, при относительно широком, но спорадичном распространении формируют малоразмерные (до 100 м²) разреженные ценозы. Единственный пункт в таежной зоне Республики Коми (бассейн верхнего и среднего течения р. Вычегда и бассейн р. Печора) где отмечены относительно протяженные тростниковые сообщества — реликтовое озеро Синдор (Teteryuk, 2012). Здесь они имеют реликтовый характер. В целом же ведущая роль в зарастании мелководий изученных нами водохранилищ, как и в ценотической структуре естественных ненарушенных водоемов региона, принадлежит осоковым ценозам. Полагаем, что это региональная черта растительного покрова малых водохранилищ бассейна реки Вычегда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, по классификации степени зарастания водоемов В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001) Кажимское водохранилище, площадь за-

растания которого составляет 8.3%, относится ко второму классу — “слабо заросшие”, Нювчимское и Нючпасское (23.9 и 16.5%) — к третьему классу “умеренно заросшие”. В структуре зарастания выявлено значительное преобладание воздушно-водных макрофитов над собственно водными, что говорит о начальной стадии формирования растительного покрова изученных водохранилищ. Преобладание осоковых сообществ в структуре зарастания водохранилищ является региональной особенностью их растительного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alekin] Алекин О.А. 1948. Гидрохимия рек СССР. Л. 296 с.
- [Avakyan et al.] Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарпов В.А. 1987. Водохранилища. М. 323 с.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. Wien, N. York. 865 p.
- [Cadastre...] Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми. 2016. Сыктывкар. 428 с.
- [Ekzercev] Экзерцев В.А. 1972. Зарастание мелководий Горьковского водохранилища. — Биология внутренних вод. Информ. бюл. 14: 28–32.
- [Fedorova, Grishantseva] Федорова Л.П., Гришанцева Е.С. 2021. Изучение процессов зарастания водной растительностью заливов Иваньковского водохранилища. — Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. “Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана”. Астрахань. С. 250–255.

- [Fominykh] Фоминых А.С. 2016. Высшая водная растительность Исетского водохранилища. Сообщение 2. Зарастание и продуктивность. — Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 1: 17–30.
- [Katanskaja] Катанская В.М. 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методика изучения. Л. 187 с.
- [Kipriyanova et al.] Киприянова Л.М., Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. 2009. О современном состоянии высшей водной растительности Новосибирского водохранилища. — Мир науки, культуры, образования. 5 (17): 19–22.
- [Kochetkova] Кочеткова А.И. 2013. Пространственно-временной анализ зарастания Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 22 с.
- [Kochetkova et al.] Кочеткова А.И., Брызгалина Е.С., Филиппов О.В., Баранова М.С. 2022. Динамика зарастания Волгоградского водохранилища (1972–2018 гг.). — Принципы экологии. 1: 68–73. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2022.10002>
- [Kononova et al.] Кононова О.Н., Тетерюк Б.Ю., Батурина М.А., Фефилова Е.Б. 2019. Особенности распределения зоопланктона в зарастающем малом водохранилище. — Изв. Коми научного центра УрО РАН. 1 (37): 16–25. <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2019-1-16-25>
- Krolová M., Čížková H., Hejzlar J. 2013. Response of littoral macrophytes to water level fluctuations in a storage reservoir. — Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. Vol. 408 (07). P. 2. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013042>
- [Likhacheva] Лихачева Т.В. 2007. Эколого-фитоценологические закономерности распределения растительного покрова водохранилищ Удмуртской Республики: Дис. ... канд. биол. наук. Ижевск. 344 с.
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 483 с.
- [Naumenko] Науменко М.А. 2007. Эвтрофирование озер и водохранилищ. СПб. 100 с.
- [Paklyashova] Пакляшова Н.А. 2017. Характер зарастания Кондошских мелководий Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. — Материалы I Всероссийской науч. конф. “Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи”. Череповец. С. 80–85.
- [Panasenکو et al.] Панасенко В.А., Роговская Е.Г., Брайнина М.И., Римант Г.Н. 1973. Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л. 134 с.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль. 200 с.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2011. Растительный покров залива и подпорных участков рек Юхоть и Улейма. — Ярославский педагогический вестник. 1 (3): 119–127.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2012. Динамика зарастания водохранилищ Волги. — В кн.: Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докладов Всероссийской конф. Борок. С. 214–217.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2013. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова. — Биология внутренних вод. 1: 24–31. <https://doi.org/10.7868/S0320965212030102>
- [Papchenkov, Papchenkova] Папченков В.Г., Папченкова Г.А. 2020. Динамика и зарастание водохранилищ Волги. — Водные ресурсы. 47 (4): 402–410. <https://doi.org/10.31857/S0321059620040112>
- [Podubnyj] Поддубный С.А. 2013. Защищенные мелководья верхневолжских водохранилищ и их экологическое значение. — Вода: химия и экология. 11: 35–40.
- [Podubnyj et al.] Поддубный С.А., Папченков В.Г., Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2017. Зарастание защищенных мелководий Верхневолжских водохранилищ в связи с их морфометрией. — Биология внутренних вод. 1: 65–73. <https://doi.org/10.7868/S0320965217010144>
- [Proizvoditel'nye...] Производительные силы Коми АССР. Растительный мир. 1954. М. 376 с.
- [Rafikov] Рафиков Р.Р. 2016. Формирование рыбного населения искусственных водоемов на территории Республики Коми: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 144 с.
- [Rastitel'nost'] Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 429 с.
- [Solov'eva et al.] Соловьёва В.В., Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2013. Флора и растительность Сызранского водохранилища. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 8 (1): 66–74.
- Starmach K. 1954. Metody badań śpódowiska stawowego. — Biul. zakładu. Biol. Stawow PAN. 2: 10–21.
- [Teteryuk] Тетерюк Б.Ю. 2012. Флора и растительность древних озер Европейского Северо-Востока России. СПб. 237 с.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. — Applied Vegetation Science. 24 (2): 1–62.
- [Zakharov et al.] Захаров А.Б., Бознак Э.И., Рафиков Р.Р. 2022. Рост форели (*Parasalmo mykiss* Walbaum, 1792) в разных экологических условиях водоемов Республики Коми. — Рыбоводство и рыбное хозяйство. 8 (199): 543–559. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2208-05>
- [Zueva et al.] Зуева Н.В., Гришуткин О.Г., Зуев Ю.А., Ефимов Д.Ю., Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2022. Оценка состояния растительного покрова трансграничного водотока северной Фенноскандии (российская часть р. Паз). — Биол. внутр. вод. 4: 381–394. <https://doi.org/10.31857/S0320965222040325>

STRUCTURAL FEATURES OF OVERGROWING OF RESERVOIRS IN THE VYCHEGDA RIVER BASIN

E. V. Panyukova^{a, #}, B. Yu. Teteryuk^{a, ##}, and A. A. Panyukov^{a, ###}

^a*Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of RAS
Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, 167982, Russia*

[#]*e-mail: ev_knyazeva@mail.ru*

^{##}*e-mail: b_teteryuk@ib.komisc.ru*

^{###}*e-mail: panjukov.a.a@ib.komisc.ru*

Based on the materials of the study of three artificial reservoirs located in the southern part of the Komi Republic, in the Vychegda River basin, it was shown that a characteristic feature of the overgrowth of the studied reservoirs is the predominance of sedge communities in its structure. There are three types of shallow water in the reservoirs: open, protected estuarine, and protected insular shallow water. For each type of shallow water, the formula and the degree of their overgrowth are determined. It has been established that the degree of overgrowth of the reservoirs and their coenotic composition largely depends on age (the time elapsed from filling the reservoir with water).

Keywords: reservoirs, sedge communities, overgrowth

REFERENCES

- Alekin O.A. 1948. *Gidrokimiya rek SSSR* [Hydrochemistry of rivers of the USSR]. Leningrad. 296 p. (In Russ.).
- Avakyan A.B., Saltankin V.P., Sharapov V.A. 1987. *Vodokhranilishcha* [Reservoirs]. Moscow. 323 p. (In Russ.).
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde*. Wien, New York. 865 p.
- Kadastr osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Respubliki Komi [Cadastre of specially protected natural areas of the Komi Republic]. 2016. Syktyvkar. 428 p. (In Russ.).
- Ekzercev V.A. 1972. Zarastanie melkovodiy Gor'kovskogo vodokhranilishcha [Overgrowing of shallow waters of the Gorky reservoir]. — *Biologiya vnutrennikh vod*. In-form. byul. 14: 28–32 (In Russ.).
- Fedorova L.P., Grishantseva E.S. 2021. Studying processes overgrowth of aquatic vegetation of the bays of the Ivanovsky reservoir — *Materialy II mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii "Biologicheskoe rasnoobrazie prirodnykh i antropogennykh landshaf-tov: izuchenie i okhrana"*. Astrakhan'. P. 250–255 (In Russ.).
- Fominykh A.S. 2016. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' Isetskogo vodokhranilishcha. Soobshchenie 2. Zarastanie i produktivnost' [Supreme aquatic vegetation of the Iset reservoir. Communication 2. Overgrowing and productivity]. — *Vodnoe khozyaystvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie*. 1: 17–30 (In Russ.).
- Katanskaja B.M. 1981. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' kontinental'nykh vodoyomov SSSR. Metody izucheniya [Higher aquatic vegetation of continental reservoirs of the USSR. Study methods]. Leningrad. 187 p. (In Russ.).
- Kipriyanova L.M., Zarubina E.Yu., Sokolova M.I. 2009. O sovremennom sostoyanii vysshey vodnoy rastitelnosti Novosibirskogo vodokhranilishcha [On the current state of higher aquatic vegetation in Novosibirsk reservoir]. — *Mir nauki, kultury, obrazovaniya*. 5 (17): 19–22 (In Russ.).
- Kochetkova A.I. 2013. Prostranstvenno-vremennoy analiz zarastaniya Volgogradskogo vodokhranilishcha [Spatio-temporal analysis of the overgrowth of the Volgograd reservoir]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Borok. 22 p. (In Russ.).
- Kochetkova A.I., Bryzgalina E.S., Filippov O.V., Baranova M.S. 2022. Dinamika zarastaniya Volgogradskogo vodokhranilishcha (1972–2018 gg.) [Dynamics of overgrowing of the Volgograd reservoir (1972–2018)]. — *Printsipy ekologii*. 12 (1): 3–19 (In Russ.). <https://doi.org/10.15393/jl.art.2022.10002>
- Kononova O.N., Teteryuk B.Yu., Baturina M.A., Fefilova E.B. 2019. Osobennosti raspredeleniya zooplanktona v zarastayushchem malom vodokhranilishche [Features of the distribution of zooplankton in an overgrown small reservoir]. — *Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 1 (37): 16–25 (In Russ.). <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2019-1-16-25>
- Krolová M., Čížková H., Hejzlarc J. 2013. Response of littoral macrophytes to water level fluctuations in a storage reservoir. — *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst*. 408 (07): 21–42. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013042>
- Likhacheva T.V. 2007. Ekologo-fitotsenoticheskie zakonomernosti raspredeleniya pastitel'nogo pokrova vodokhranilishch Udmurtskoy Respubliki [Ecological and phytocenotic patterns of distribution of vegetation cover in reservoirs of the Udmurt Republic]: Dis. ... Kand. Sci. Izhevsk. 344 p. (In Russ.).
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 2012. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 483 p. (In Russ.).
- Naumenko M.A. 2007. Evtrofirovanie ozer i vodokhranilishch [Eutrophication of lakes and reservoirs]. St. Petersburg. 100 p. (In Russ.).
- Paklyashova N.A. 2017. Kharakter zarastaniya Kondoshskikh melkovodiy Sheksninskogo plesa Rybinskogo vo-

- dokhranilishcha [Character overgrowing Kondoshskiye shallow waters of Rybinsk reservoir]. — *Materialy I Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii "Evolutsionnye i ekologicheskie aspekty izucheniya zhivoy materii"*. Cherepovets. P. 80–85 (In Russ.).
- Panasenko V.A., Rogovskaya E.G., Brainina M.I., Rimant G.N. 1973. Agroklimaticheskie resursy Komi ASSR [Agro-climatic resources of the Komi ASSR]. Leningrad. 134 p. (In Russ.).
- Papchenkov V.G. 2001. Rastitel'nyy pokrov vodoemov i vodotokov Srednego Povolzhya [Vegetation cover of reservoirs and streams of the Middle Volga region]. Yaroslavl. 200 p. (In Russ.).
- Papchenkov V.G. 2011. Vegetative Cover of the Gulf and Retaining Parts of the Rivers Jukhot and Ulejma. — *Yaroslavskiy pedagogicheskiy vestnik*. 1 (3): 119–127 (In Russ.).
- Papchenkov V.G. 2012. Dinamika zarastaniya vodokhranilishch Volgi [Dynamics of overgrowing of the Volga reservoirs]. — In: *Bassein Volgi v XXI veke: struktura i funktsionirovanie ecosystem vodokhranilishch*. Sbornik materialov dokladov Vserossiyskoy konferentsii. Borok. P. 214–217 (In Russ.).
- Papchenkov V.G. 2013. The Degree of Overgrowing of the Rybinsk Reservoir and Productivity of Its Vegetation Cover. — *Biologiya vnutrennikh vod*. 1: 24–31 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0320965212030102>
- Papchenkov V.G., Papchenkova G.A. 2020. Dinamika i zarastanie vodokhranilishch Volgi [Dynamics and overgrowth of Volga reservoirs]. — *Vodnye resursy*. 47 (4): 402–410 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0321059620040112>
- Poddubnyi S.A., Papchenkov V.G., Chemeris E.V., Bobrov A.A. 2017. Overgrowing of Protected Shallows in the Upper Volga Reservoirs in Relation to Their Morphometry. — *Biologiya vnutrennikh vod*. 1: 65–73 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0320965217010144>
- Poddubnyj S.A. 2013. Protected shallow waters of the Upper Volga reservoirs and their ecological importance [Protected shallows of the Upper Volga reservoirs and their ecological importance]. — *Water: chemistry and ecology*. 11: 35–40 (In Russ.). *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR. Rastitel'nyy mir*. 1954. [The productive forces of the Komi ASSR. Vegetable world]. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Rafikov R.R. 2016. Formirovaniye rybnogo naseleniya iskusstvennykh vodoyemov na territorii Respubliki Komi [Formation of the fish population of artificial reservoirs on the territory of the Komi Republic]: Dis. ... Kand. Sci. Syktuvkar. 144 p. (In Russ.).
- Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR. 1980. [Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad. 429 p. (In Russ.).
- Solovyova V.V., Saksonov S.V., Senator S.A. 2013. Flora and vegetation of the Syzran reservoir. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 8 (1): 66–74 (In Russ.).
- Starmach K. 1954. Metody badan' spodowiska stawowego. — *Biul. zakladu. Biol. Stawow PAN*. 2: 10–21.
- Teteryuk B.Yu. 2012. Flora i rastitel'nost' drevnikh ozer Yevropeyskogo Severo-Vostoka Rossii [Flora and vegetation of ancient lakes of the European North-East of Russia]. St. Petersburg. 237 p. (In Russ.).
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. — *Applied Vegetation Science*. 24 (2): 1–62.
- Zakharov A.B., Boznak E.I., Rafikov R.R. 2022. Rost foreli (Parasalmo mykiss Walbaum, 1792) v raznykh ekologicheskikh usloviyakh vodoyemov Respubliki Komi [Growth of trout (Parasalmo mykiss Walbaum, 1792) in different ecological conditions of water bodies of the Komi Republic]. — *Fish Farming and Fisheries*. 8 (199): 543–559 (In Russ.). <https://doi.org/10.33920/sel-09-2208-05>
- Zueva N.V., Grishutkin O.G., Zuev Yu.A., Efimov D.Yu., Chemeris E.V., Bobrov A.A. Otsenka sostoyaniya rastitel'nogo pokrova transgranichnogo vodotoka severnoy Fennoskandii (rossiyskaya chast' r. Paz [Assessment of vegetation cover state in Northern Fennoscandia transboundary watercourse (Russian part of the Paz River)]. — *Inland Water Biology*. 4: 381–394 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0320965222040325>

РАЗВИТИЕ МУЖСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У *CAMPANULA ALLIARIIFOLIA* (CAMPANULACEAE)

© 2023 г. Н. А. Жинкина¹, Е. Е. Евдокимова^{1,*}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

Поступила в редакцию 11.05.2023 г.

После доработки 05.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Проведено цитоэмбриологическое исследование формирования стенки гнезда пыльника и развития пыльцевого зерна у *Campanula alliariifolia* Willd. Выявлено значительное сходство строения мужских эмбриональных структур этого вида с другими представителями сем. Campanulaceae, а именно: симультанное образование тетрад микроспор, двуклеточные пыльцевые зерна с относительно крупной вегетативной клеткой, клеточный секреторный тапетум, двуслойный эндотеций. Характерными для этого вида признаками является отсутствие плацентиоидов, присущих примитивным представителям семейства, а также длительное сохранение тапетума в виде тяжа из деформированных тапетальных клеток, расположенных в ряд и плотно прилегающих друг к другу.

Ключевые слова: *Campanula alliariifolia*, Campanulaceae, стенка гнезда пыльника, микроспорогенез, пыльцевое зерно

DOI: 10.31857/S000681362311008X, **EDN:** APOETT

Сем. Campanulaceae принадлежит к порядку Campanulales и насчитывает 40 родов и около 1000 видов. Структуры репродуктивных органов, в частности, пыльника у представителей сем. Campanulaceae мало изучены. Однако именно на основании исследований морфологических признаков можно решить дискуссионные вопросы в систематике и филогении этого семейства. Например, монотипный род *Ostrowskia* на основании признаков строения цветка был перемещен из трибы Campanuleae в особую трибу Ostrowskieae, что согласуется с результатами исследования пыльцевых зерен данного вида, имеющих борозды, а не поры, как у большинства представителей трибы Campanuleae. В роде *Platycodon* был оставлен только *P. grandiflorus*, а *P. homallanthinus* отнесен к роду *Astrocodon*.

Выявлено, что по строению пыльника представители семейства подразделяются на две группы: имеющие плацентиоиды – выросты стерильной ткани в спорогенную (Eames, 1961) на внутренней стороне гнезда пыльника и те, у кого эти выросты отсутствуют. Среди изученных нами видов у *Ostrowskia magnifica* (Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, 1995), *Campanula taurica* (Miroshnichenko, 2014), *Platycodon grandiflorus* (Zhinkina, Evdokimova, 2020), *Codonopsis clematidea* (Zhinkina et al., 2022) плацентиоиды имеются.

У *Azorina vidalii* и *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997) плацентиоиды отсутствуют. Наличие плацентиоидов, по мнению некоторых исследователей (Kamelin et al., 1999), является примитивным признаком.

Campanula alliariifolia (рис. 1а) является декоративным растением, и для его успешного культивирования на Северо-Западе России следует изучить особенности строения и размножения растений, возрастные состояния, а также уровень адаптивных возможностей вида. Т.И. Фомина (Fomina, 2009) изучила его жизненный цикл в условиях Новосибирска. Однако *C. alliariifolia* мало изучен с точки зрения цитоэмбриологии и это одна из причин его выбора в качестве объекта исследования. Целью работы было изучение развития мужских репродуктивных структур у *Campanula alliariifolia*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Campanula alliariifolia Willd. (Sect. Cordifoliae (Fomin) Charadze) встречается в Малой Азии, на Кавказе, а также на севере Волгоградской области, где вид внесен в Красную книгу этого региона (Red Book, 2017). Впервые семена *C. alliariifolia* были доставлены в г. Ленинград из Германии (г. Кёльн) в 1939 году, впоследствии растения раз-

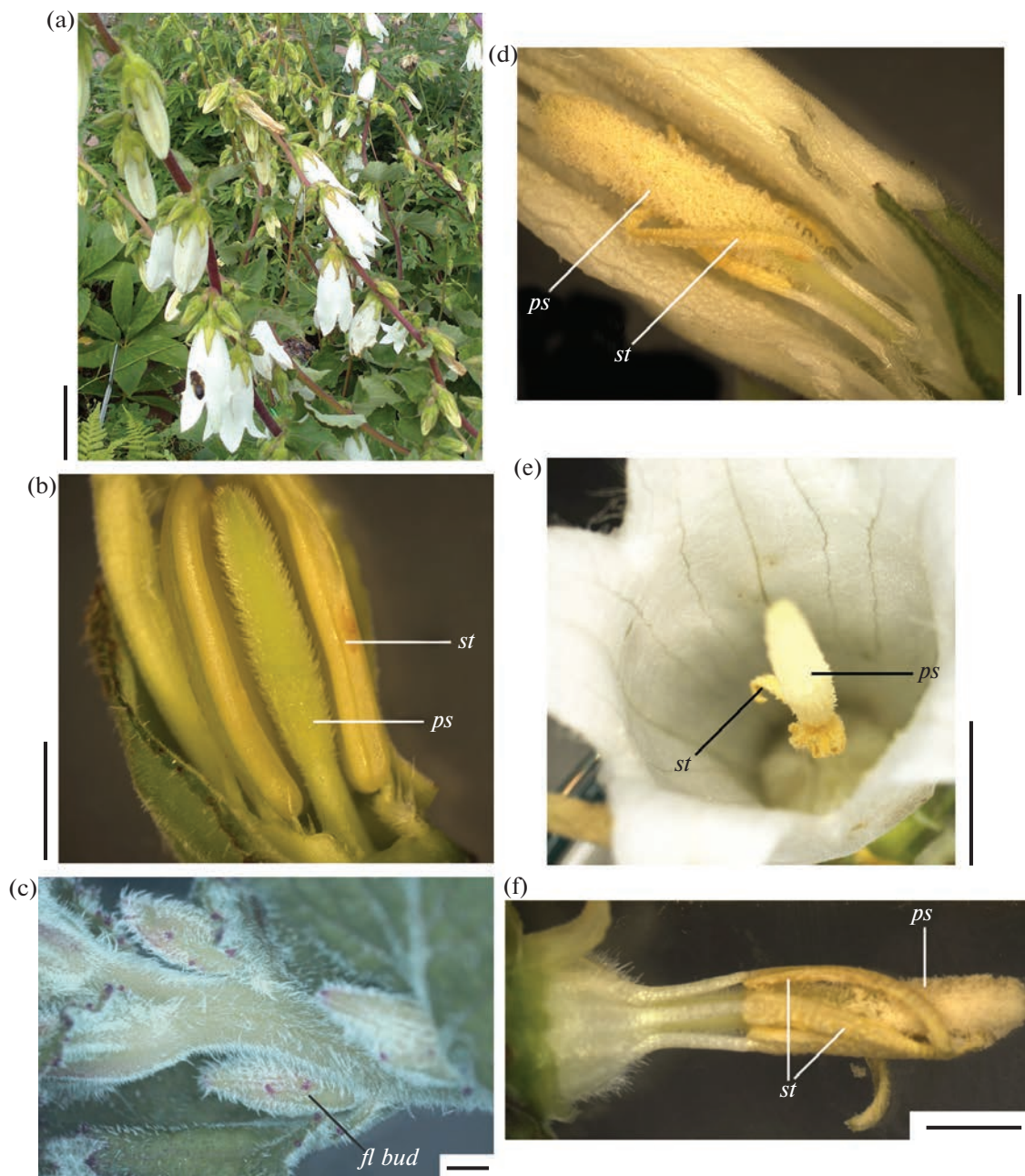


Рис. 1. Строение цветка у *Campanula alliariifolia*. а – цветущее растение; б – пестик и тычинки на ранней стадии; с – бутоны на ранней стадии развития; д – пестик покрыт пылью в еще не раскрывшемся бутоне; е – во время открытия бутона пестик покрыт пылью, а тычинки деградировали; ф – верхняя часть пестика покрыта пылью, пыльники тычинок деформированы. *fl bud* – бутон, *ps* – пестик, *st* – тычинка. Масштабная линейка, см: а, е – 1, мм: б – 3; с – 1, 2; д, ф – 4.

Fig. 1. Flower structure of *Campanula alliariifolia*. а – flowering plant; б – stamens and pistil at the early stage of development; с – flower buds at the early stage of development; д – the pistil is covered with pollen in unopened flowering bud; е – at the time of bud opening, the pistil is covered with pollen and the stamens have degraded; ф – upper part of the pistil is covered with pollen, the anthers are deformed. *fl bud* – flowering bud, *ps* – pistil, *st* – stamen. Scale bars, cm: а, е – 1, mm: б – 3; с – 1, 2; д, ф – 4.

множились самосевом и продолжают успешно культивироваться в Ботаническом саду БИН РАН.

Соцветия *C. alliariifolia* с цветками и бутонами на разных стадиях развития были собраны на территории альпийских горок Ботанического сада

Петра Великого. Постоянные препараты для исследования готовили по общепринятой методике (Prozina, 1960). Материал фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7) по-

сле проводки через серию спирто-хлороформовых смесей заливали в парафин, блоки резали на микротоме Microm 325 (фирмы Carl Zeiss). Срезы делали толщиной в 12 мкм, после депарафинирования окрашивали гематоксилином по Эрлиху, сафранином с подкраской алциановым синим. Препараты исследовали и фотографировали на микроскопе AxioPlan-2 mot (Zeiss), с использованием камеры AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программы AxioVision 4.8 (Zeiss).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Campanula alliariifolia — травянистый поликарпик. Прямостоячие стебли 30–60 см выс., как и листья, густо опушены мягкими короткими волосками. Цветки длиной 22–26 мм, на цветоножках, собранные в малоцветковую одностороннюю кисть; чашелистики ланцетные, вниз отогнутые; венчик желтовато-белый, воронковидно-колокольчатый, по краю реснитчатый, отгиб лепестков до 18 мм шир.; тычинок пять, пестик тонкий, длинный, густо покрыт короткими волосками, рыльце раздвоенное (рис. 1b). Чашелистики бутонов опушенные, (рис. 1c). Вскрытие пыльников и высвобождение пыльцы происходит в еще нераскрывшихся бутонках (рис. 1d). Пыльца обильно покрывает пестик. Уже после открытия бутонов можно видеть, что пыльники уменьшились в размерах, деформировались и сжежились (рис. 1e, f), то есть к моменту, когда цветок становится доступным для опыления насекомыми, его пестик покрыт пыльцой, а тычинки дегенерируют.

Развитие пыльника начинается с заложения примордия, представленного меристемой, снаружи покрытой однослойным эпидермисом. Формируются четыре бугорка, в каждом из которых выделяются археспориальные клетки, расположенные в субэпидермисе, отличающиеся от окружающих более плотной цитоплазмой и крупным ядром. В результате периклиналиного деления каждой археспориальной клетки формируются спорогенная и парietальная клетки (рис. 2a). Parietalные клетки делятся, образуя наружный и внутренние слои. Внутренний парietальный слой дает начало тапетуму (Teryokhin et al., 1994). Вероятно, по аналогии с другими исследованными видами колокольчиковых, в результате периклиналиных делений клеток наружного парietального слоя формируются эндотечий и средний слой. Развитие, очевидно, происходит по типу двудольных, или центробежного типу, но этот вопрос нуждается в дальнейших исследованиях.

Спорогенные клетки делятся и образуют спорогенную ткань, клетки которой преобразуются далее в микроспороциты (рис. 2b). Они отличаются большими размерами, крупными ядрами и

более плотной цитоплазмой (рис. 2c). Клетки располагаются в несколько рядов. К моменту образования микроспороцитов стенка гнезда пыльника полностью сформирована и состоит из эпидермиса, эндотечия, среднего слоя и тапетума (рис. 2d). Тапетум — секреторного типа, однорядный. Его клетки прямоугольной формы, нередко имеют два ядра и крупные вакуоли.

В процессе формирования тетрад микроспор после первого мейотического деления перегородки не образуются и после второго деления все четыре клетки возникают одновременно (рис. 2e), то есть, тетрады микроспор формируются по симультанному типу.

К моменту образования тетрад микроспор (рис. 2f) стенка гнезда пыльника состоит из эпидермиса с кутикулой, частично сохранившегося среднего слоя, одно-двурядного эндотечия и тапетума. Клетки эпидермиса вытягиваются, уплощаются. Тапетальные клетки также сжимаются и большую часть их занимают крупные вакуоли. Клетки приобретают неправильную форму, их ядра деформируются.

Тетрады микроспор тетраэдральной формы, они окружены каллозной оболочкой, которая впоследствии разрушается при распаде их на отдельные микроспоры. Первоначально тетрады располагаются в непосредственной близости от тапетума и сохраняют с ним тесный контакт (рис. 3a).

На момент распада тетрад слои стенки гнезда пыльника продолжают претерпевать изменения. В клетках тапетума также все более заметны признаки реорганизации — вакуоли увеличиваются, протопласт сжимается, сами тапетальные клетки уплощены и расположены в ряд (рис. 3b, e). Впоследствии клетки тапетума плотно прилегают друг к другу, образуя структуру, напоминающую тяж (рис. 3c). Этот слой сохраняется вплоть до момента вскрывания пыльника.

Высвободившиеся из тетрады невакуолизованные микроспоры относительно небольшого размера, их ядро расположено в центре клетки, цитоплазма плотная (рис. 3d, 1). По мере дальнейшего развития наблюдается увеличение размера микроспор, сопровождающееся вакуолизацией. На стадии слабовакуолизированной микроспоры (рис. 3d, 2) вакуоли относительно мелкие (рис. 3d, 3). В дальнейшем наступает стадия вакуолизированной микроспоры, образуется крупная вакуоль (рис. 3d, 4), занимающая большую часть объема клетки. Ядро оказывается смещенным из центрального положения в пристенное (рис. 3d, 5). Внутренние изменения сопровождаются образованием апертур — у *C. alliariifolia* формируются поры и относительно длинные шипики на поверхности экзины развивающегося пыльцевого зерна (рис. 3d, 1–6).

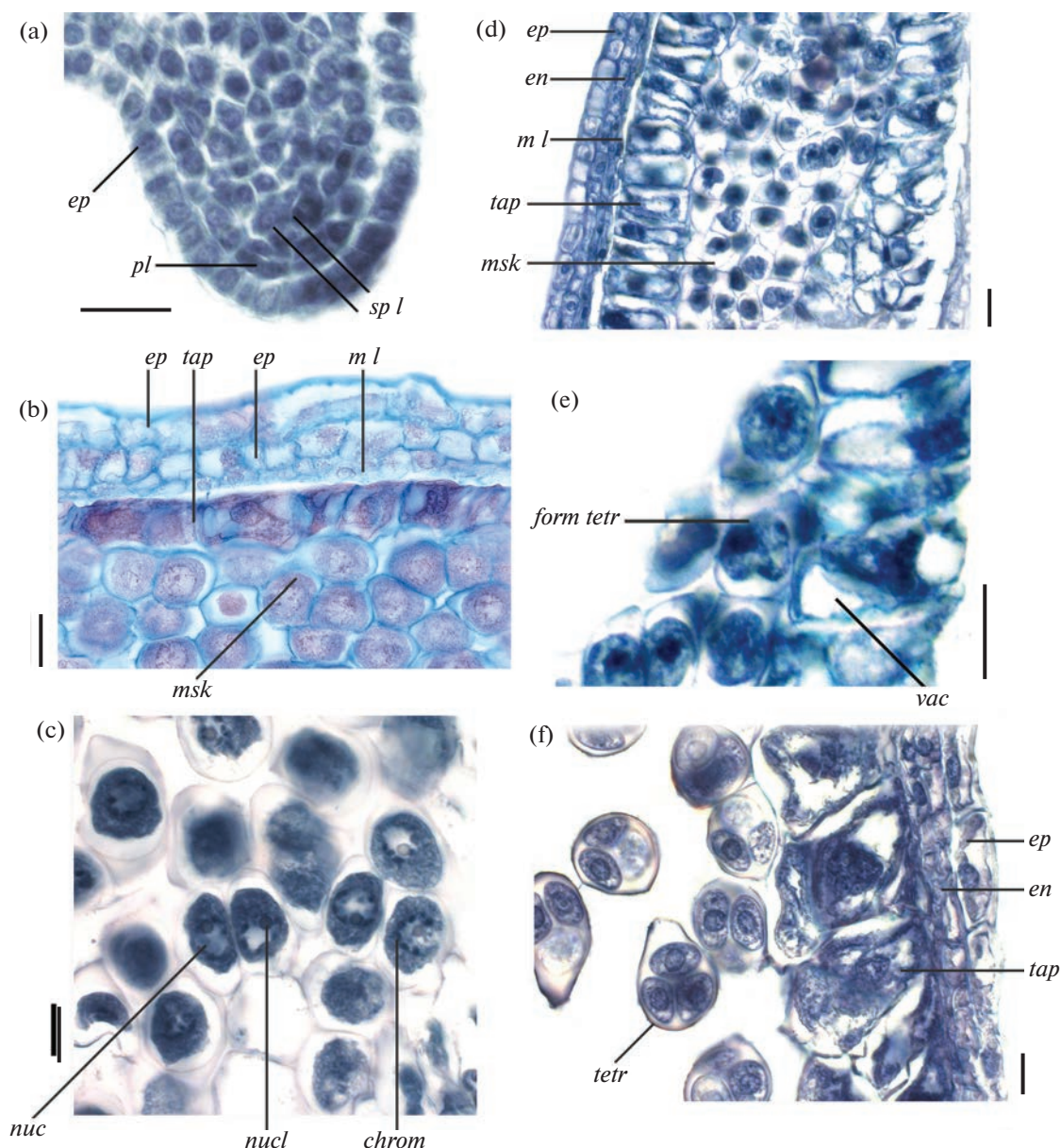


Рис. 2. Формирование стенки гнезда пыльника. а – примордий тычинки с инициальными клетками гнезда пыльника, б – фрагмент гнезда пыльника на стадии микроспороцитов; с – микроспороциты; д – строение сформированной стенки гнезда пыльника; е – фрагмент стенки гнезда пыльника на стадии мейоза; ф – тетрады микроспор. *Chrom* – хроматин, *en* – эндотеций, *ep* – эпидермис, *form tetr* – формирующиеся тетрады, *mks* – микроспороциты, *ml* – средний слой, *nuc* – ядро, *nucl* – ядрышко, *pl* – парietальный слой, *sp l* – спорогенные клетки, *tap* – тапетум, *tetr* – тетрады микроспор, *vac* – вакуоль. Масштабная линейка, мкм: с, е, ф – 10; а, б, д – 20.

Fig. 2. Formation of microsporangium wall. а – stamen primordium with initial cells of microsporangium; б – fragment of microsporangium at the stage of microsporocytes; с – microsporocytes; д – structure of a formed microsporangium wall; е – fragment of microsporangium wall at the stage of meiosis; ф – microspore tetrads. *Chrom* – chromatin, *en* – endothecium, *ep* – epidermis, *form tetr* – tetrad in the process of formation, *mks* – microsporocytes, *ml* – middle layer, *nuc* – nucleus, *nucl* – nucleolus, *pl* – parietal layer, *sp l* – sporogenous cells, *tap* – tapetum, *tetr* – microspore tetrads, *vac* – vacuole. Scale bars, μm : с, е, ф – 10; а, б, д – 20.

Стенка гнезда пыльника на стадии микроспор состоит из следующих слоев: эпидермиса, местами двуслойного эндотеция, кое-где сохранившегося среднего слоя и слоя плотно прилегающих друг к другу тапетальных клеток. В эпидер-

мисе и эндотеции некоторые клетки лишились содержимого либо сохранили остатки деформированного протопласта. В тапетальных клетках заметны вакуоли, ядра местами еще сохраняются (рис. 3д).

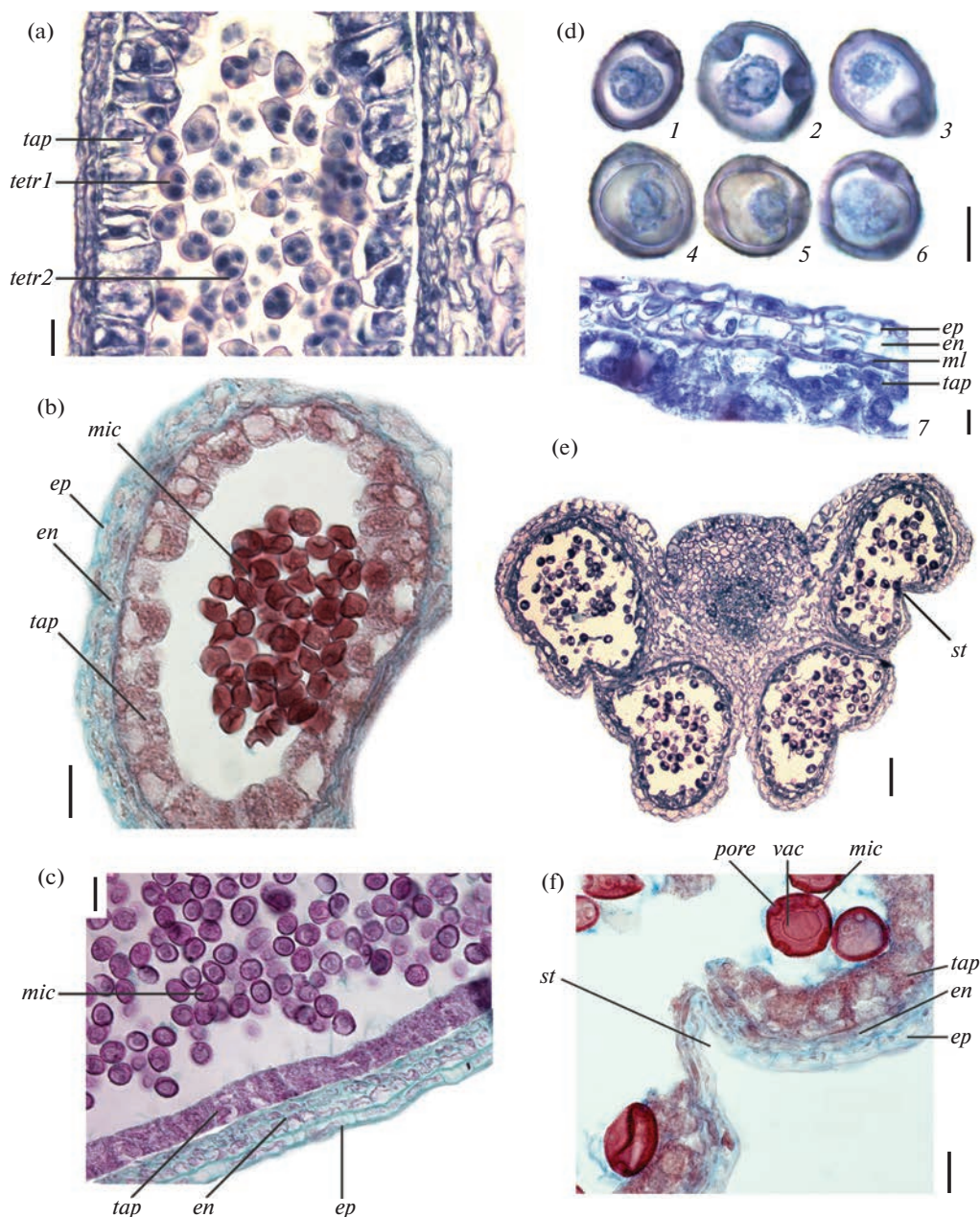


Рис. 3. Тетрады микроспор, микроспоры на разных стадиях развития и стенка гнезда пыльника. а – расположение тетрады микроспор в полости гнезда пыльника; б – гнездо пыльника на стадии свободных микроспор; с – стенка гнезда пыльника на стадии слабо вакуолизированной микроспоры; д – микроспоры на разных стадиях развития и стенка гнезда пыльника: 1 – невакуолизированная микроспора; 2 – слабовакуолизированная микроспора; 3 – ядро сместилось к периферии; 4 – крупная вакуоль в центре клетки; 5 – на стадии вакуолизированной микроспоры ядро смещено в пристенное положение; 6 – митотическое деление ядра, в результате которого образуются вегетативная и генеративная клетки; 7 – строение стенки гнезда пыльника на стадии вакуолизированной микроспоры; е – поперечный срез пыльника на стадии вакуолизированной микроспоры; ф – область вскрывания пыльника. *ep* – эпидермис, *en* – эндотечий, *mic* – микроспора, *ml* – средний слой, *pore* – пора, *st* – стомиум, *tap* – тапетум, *tetr1* – тетрады микроспор, прилегающие к тапетуму, *tetr2* – тетрады микроспор в центре полости гнезда пыльника, *vac* – вакуоль. Масштабная линейка, мкм: а, б, с – 20; д, ф – 10; е – 100.

Fig. 3. Microspore tetrads, microspores at different stages of development and microsporangium wall. а – location of microspore tetrads in the cavity of anther loculus; б – microsporangium at the stage of free microspores; с – microsporangium wall at the stage of weakly vacuolated microspore; д – microspores at different stages of development, and microsporangium wall: 1 – unvacuolated microspore; 2 – weakly vacuolated microspore; 3 – nucleus moved to the periphery; 4 – large vacuole in the cell center; 5 – at the stage of vacuolated microspores, the nucleus is displaced to the near-wall position; 6 – mitotic division of the nucleus resulting in formation of vegetative and generative cells; 7 – structure of microsporangium wall at this stage; е – cross section of anther at the stage of vacuolated microspore; ф – area of anther dehiscence. *ep* – epidermis; *en* – endothecium; *mic* – microspore; *ml* – middle layer; *pore* – pore, *st* – stomium; *tap* – tapetum, *tetr1* – tetrads of microspores adjacent to the tapetum, *tetr2* – tetrads of microspores in the center of the cavity of the anther loculus; *vac* – vacuole. Scale bars, μm : а, б, с – 20; д, ф – 10; е – 100.

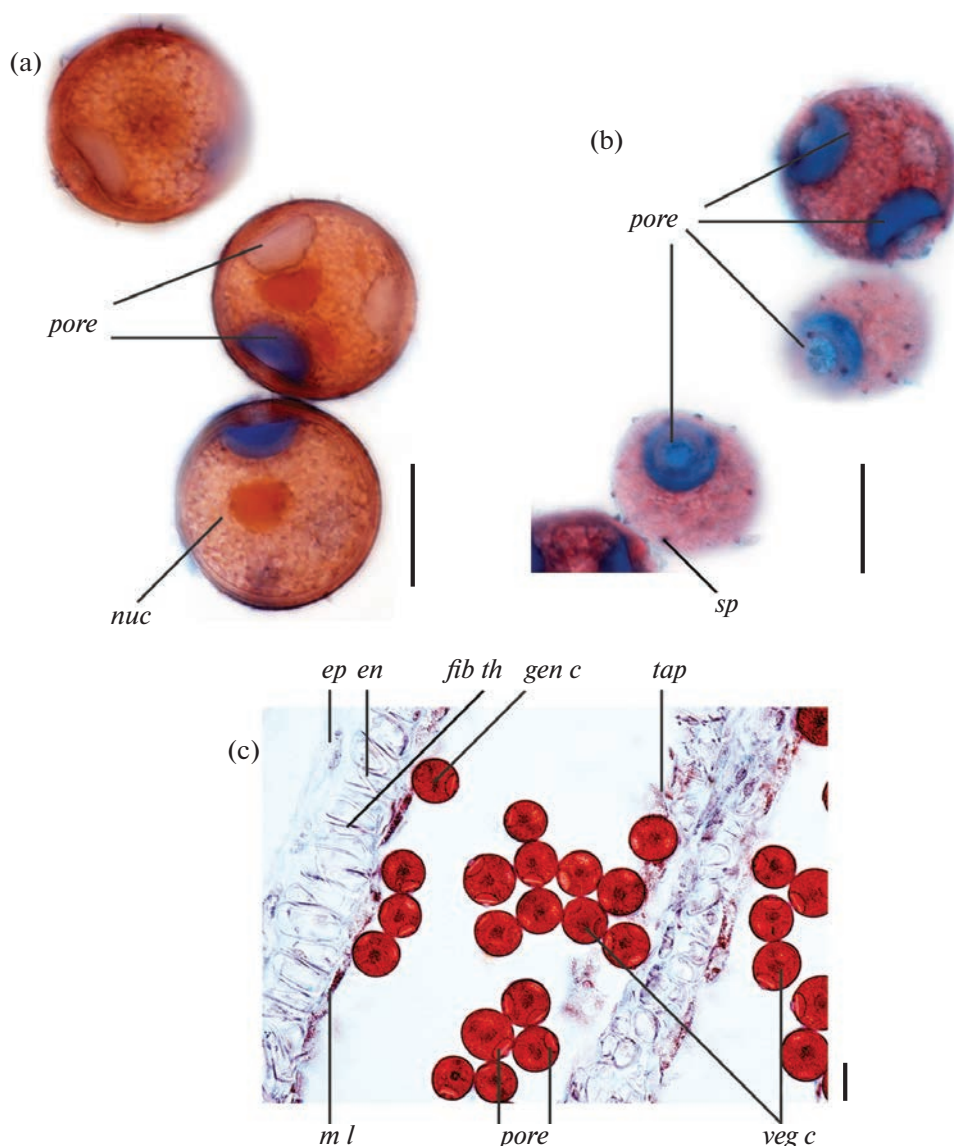


Рис. 4. Зрелые пыльцевые зерна и зрелая стенка гнезда пыльника. а, б — зрелые пыльцевые зерна; с — зрелая стенка гнезда пыльника. *ep* — эпидермис, *en* — эндотечий, *fib th* — фиброзные утолщения, *gen c* — генеративная клетка, *m l* — средний слой; *nuc* — ядро, *pore* — пора, *sp* — шипики, *tap* — тапетум, *veg c* — вегетативная клетка. Масштабная линейка, мкм: а, б, с — 20.

Fig. 4. Mature pollen grains and mature microsporangium wall. *ep* — epidermis, *en* — endothecium, *fib th* — fibrous thickenings, *gen c* — generative cell, *m l* — middle layer; *nuc* — nucleus, *pore* — pore, *sp* — spines, *tap* — tapetum, *veg c* — vegetative cell. Scale bars, μm : а, б, с — 20.

В дальнейшем в микроспоре происходит деление (рис. 3д, б), в результате чего образуется 2-клеточное пыльцевое зерно, состоящее из вегетативной и генеративной клеток (рис. 4а). Цитоплазма зрелого пыльцевого зерна плотная, густая. Пыльцевые зерна по результатам световой микроскопии поровые, поры в количестве, как правило, трех, они шаровидные. Скульптура экзины пыльцевого зерна шиповатая, шипы многочисленные, длинные, расположены по поверхности достаточно равномерно (рис. 4б).

Зрелый пыльник состоит из четырех гнезд, парно объединенных в две теки. Плацентоидов нет (рис. 3е). Стенка зрелого пыльника состоит из клеток эпидермиса и эндотечия, лишь в некоторых из которых частично сохранилось содержимое. В клетках эндотечия появляются фиброзные пояски. Местами сохранились остатки тапетальных клеток и кое-где клетки среднего слоя (рис. 4с). В средней части стенки каждого микроспорангия с наружной стороны образуется выемка вследствие прогибания сохранив-

шихся слоев стенки гнезда пыльника — тапетума, эндотеция и эпидермиса. Образуется стомиум. Клетки в центре выемки узкие и вытянутые, тогда как по краям клетки эпидермиса и эндотеция более крупные и толстостенные. Тяж тапетальных клеток в месте разрыва расходится (рис. 3f). Дальнейшее растяжение клеток наружных слоев приводит к разрыву стенки гнезда пыльника и выпадению пыльца.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен сравнительный анализ формирования и строения пыльника *Campanula alliariifolia* с другими изученными нами представителями сем. Campanulaceae: *Platycodon grandiflorus* (Zhinkina, Evdokimova, 2020), *Ostrowskia magnifica* (Zhinkina, 1995; Kamelina, Zhinkina, 1989), *Azorina vidalii*, *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997), *Campanula taurica* (Miroshnichenko, 2014), *Codonopsis clematidea* (Zhinkina et al., 2022). У всех вышеперечисленных исследованных видов, а также у малоизученных видов *Campanula rapunculoides*, *C. glomerata* вскрытие пыльников интрорзное. У *C. alliariifolia*, *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica* перегородки между гнездами пыльника сохраняются. У *O. magnifica*, *P. grandiflorus* и *C. clematidea* в пыльнике развиваются специфические структуры — плацентиоды, при этом формирующаяся спорогенная ткань и тапетум на поперечном срезе имеют подковообразную форму (Zhinkina, 1995; Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, Evdokimova, 2020; Zhinkina et al., 2022). У других растений — *C. rapunculoides*, *C. glomerata* (ориг. данные) и *C. alliariifolia* плацентиоды не образуются, все три последних принадлежат к одному роду *Campanula*. Видимо, отсутствие плацентиодов и наличие структуры, напоминающей тяж, образовавшейся из клеток тапетума, характерно для некоторых представителей этого рода. По данным Н.Н. Мирошниченко (Miroshnichenko, 2019) у некоторых *Campanula* (*C. sibirica*, *C. talievii*, *C. taurica*) плацентиоды есть. Высказывались предположения, что последние три вида филогенетически близки к родам *Codonopsis* и *Platycodon*, и, возможно, относятся к особому роду (Eddie et al., 2003).

У всех изученных нами вышеперечисленных видов развитие мужских репродуктивных органов происходит сходно. К началу вступления клеток спорогенной ткани в мейоз все слои стенки гнезда пыльника сформированы примерно одинаково у всех изученных видов — эпидермис, двуслойный эндотеций, быстро деградирующий средний слой и тапетум. Тапетум секреторный, клетки крупные, таблитчатой формы, имеют два ядра, а у *P. grandiflorus* встречались и четырехъядерные тапетальные клетки (Zhinkina, Evdoki-

мова, 2020). У *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica* тапетум к моменту образования тетраад микроспор деградирует, от него остаются лишь единичные разрозненные деформированные клетки, а у *C. alliariifolia* его клетки тесно смыкаются, образуя плотный слой, который существует вплоть до момента формирования стомиума. Образование фиброзных поясков было зафиксировано перед самым вскрытием пыльника, в отличие от *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica*, где фиброзные пояски обычно появлялись на стадии образования микроспор.

По строению пыльцевых зерен сем. Campanulaceae неоднородно. Встречаются четыре группы пыльцевых зерен — бороздные, борозднопоровые, экваториальнопоровые и рассеянно-многопоровые. Пыльцевые зерна с порами по сравнению с бороздными и борозднопоровыми, имеют более специализированные признаки, являясь основным типом у колокольчиковых, распространенных в умеренных широтах.

Эволюция типов пыльца в сем. Campanulaceae шла от бороздных зерен к борозднопоровым и к экваториальнопоровым, минуя промежуточные формы (Avetisyan, 1967). Бороздные и борозднопоровые зерна встречаются у более древних родов, обладающих рядом и других, более примитивных признаков, таких как верхняя завязь у *Cyananthus* или лестничная перфорация сосудов у *Platycodon*. Среди изученных нами видов бороздные пыльцевые зерна имеют *C. clematidea* и *O. magnifica*, борозднопоровые — *P. grandiflorus*. У *C. alliariifolia* пыльцевые зерна экваториально поровые.

По данным Е.М. Аветисян (Avetisyan, 1967) пыльцевые зерна рода *Campanula* имеют крупные поры (2.7–4 микрон в диаметре) в числе 3–4, реже до 6. У *C. alliariifolia* пыльцевые зерна имеют три поры, размер около трех микрон.

При исследовании видов данного рода было установлено, что пыльцевые зерна могут иметь либо выступающие, длинные и заостренные шипики, либо эти шипики очень короткие и немногочисленные. *C. alliariifolia* имеет пыльцевые зерна с более длинными и многочисленными шипиками, что характерно для представителей более древних видов, многие из которых эндемики Кавказа. У исследуемого вида шипы хорошо заметны, их длина в пределах 0.7–4.5 мкм. Предположительно, эволюция пыльцевых зерен шла от длинношиповатых зерен к зернам с более короткими шипиками (Avetisyan, 1967).

По данным Fægri K. и Van der Pijl L. (1979) по своему строению цветки представителей рода *Campanula* протандрические, т.е. пыльники вскрываются раньше, чем рыльце готово к опылению. На стадии бутона пыльники, соприкасающиеся со столбиком, открываются, и пыльца по-

падает на средние и верхние его части. На ранней стадии цветения столбик вытягивается, доли рыльца соединены, что препятствует опылению. На средней стадии цветения пыльники высыхают, они представлены сморщенными остатками внутри цветка. Доли рыльца раскрываются, и оно приобретает способность к восприятию пыльцы. На поздней стадии цветения доли рыльца продолжают расти, затем они изгибаются и соприкасаются с пыльцой, оставшейся на верхней части столбика. У *C. alliariifolia* как раз высыпание пыльцы происходит в еще закрытых бутонах, пыльники сморщены и деформированы уже на ранней стадии цветения, когда бутон еще в полураспуске. Это свидетельствует о высокой вероятности автогамии у данного вида, хотя не исключается и опыление с помощью обычных опылителей — перепончатокрылых насекомых.

ВЫВОДЫ

Развитие мужских эмбриональных структур у *Campanula alliariifolia* в основном такое же, как и у остальных представителей сем. Campanulaceae: клеточный секреторный однослойный тапетум с 2-ядерными клетками, симультанное образование тетрад микроспор тетраэдральной формы, двуклеточные пыльцевые зерна с длинными шипиками на поверхности.

Отличительными признаками, характерными для этого вида, являются: двуслойный эндотелий, отсутствие плацентиоидов, сохранение тяжа из тапетальных клеток вплоть до формирования стомиума.

Вскрытие и последующая скорая деградация пыльников, обильное высыпание пыльцы на пестик в еще не раскрывшемся бутоне, вероятно, свидетельствуют о наличии автогамии как основного типа опыления для данного вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации”, № 122011900036-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Avetisyan] Аветисян Е.М. 1967. Морфология пыльцы сем. Campanulaceae и близких к нему семейств (Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae) в связи с вопросами их систематики и филогении. — Ботанический институт АН Армянской ССР. Труды. 16: 5–41.

Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.

Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Janzen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — Ann. Missouri Bot. Gard. 90 (4): 554–575.

Fægri K., Van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecjlygy. Pergamon Press, Oxford, New York. 244 p.

[Fomina] Фомина Т.И. 2009. Биоморфологические особенности *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. — Растительный мир Азиатской России. 2 (4): 7–10.

[Kamelin et al.] Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь. 83 с.

[Kamelina, Zhinkina] Камелина О.П., Жинкина Н.А. 1989. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Развитие мужских эмбриональных структур. — Бот. журн. 74 (1): 1293–1301.

[Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2014. Особенности репродуктивной биологии некоторых видов рода *Campanula*. — В кн.: Сборник научных трудов ГНБС. 139: 136–146.

[Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2019. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* в Крыму: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта. 24 с.

[Prozina] Прозина З.П. 1960. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.

[Red Book of the Volgograd Region] Красная книга Волгоградской области. 2017. Т. 2. Растения и другие организмы. Воронеж. 268 с.

[Teryokhin et al.] Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1994. Новый подход к классификации типов формирования стенки микроспорангия — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. 1 том. Генеративные органы цветка. М. С. 60–67.

[Zhinkina] Жинкина Н.А. 1995. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae Juss: Дис. ... канд. биол. СПб. 131 с.

[Zhinkina, Evdokimova] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е. 2020. Развитие пыльника у *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — Бот. журн. 105 (3): 93–102.

[Zhinkina et al.] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е., Шамров И.И. 2022. Особенности строения пыльника у *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Бот. журн. 107 (3): 287–301.

Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bull. Polish Acad. Sci. 45 (2–4): 119–134.

DEVELOPMENT OF MALE REPRODUCTIVE STRUCTURES IN *CAMPANULA ALLIARIIFOLIA* (CAMPANULACEAE)

N. A. Zhinkina^a and E. E. Evdokimova^{a, #}

^aKomarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

A cytoembryological study of the formation of microsporangium wall and the development of pollen grains in *Campanula alliariifolia* Willd. was carried out. A significant similarity in the structure of male embryonic structures in this species with the other representatives of Campanulaceae was revealed, namely: simultaneous formation of tetrads of microspores, bicellular pollen grains with relatively large vegetative cell, cellular secretory tapetum, bilayered endothecium. Characteristic features of this species are as follows: the absence of placentoids which indicates its evolutionary advancement, since the placentoids are characteristic of the most primitive representatives of the family; long-term, in comparison with previously studied species of the family, preservation of the tapetum, namely up to the opening of the anther, in the form of a cord of deformed tapetal cells located in a row and tightly adjacent to each other; relatively late appearance of fibrous bands.

Keywords: *Campanula alliariifolia*, Campanulaceae, microsporangium wall, microsporogenesis, pollen grain

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of Komarov Botanical Institute RAS (No. 122011200036-5) "The diversity of morphogenetic programs of plant reproductive structures development, natural and artificial models of their realization".

REFERENCES

- Avetisyan E.M. 1967. Morphologiya pyl'tsy semeystva *Campanulaceae* i blizkikh k nemu semeystv (Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae) v svyazi s voprosami ikh sistematiki i filogenii. — Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk Armyanskoy SSR. 16: 5–41 (In Russ.).
- Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.
- Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Jansen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — Ann. Missouri Bot. Gard. 90 (4): 554–575.
- Fægri K., Van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, New York. 244 p.
- Fomina T.I. 2009. Biomorphological peculiarities of *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) in the course of introduction in the steppe area of Ukraine. — Vegetable World of Asian Russia. 2 (4): 7–10.
- Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Shilova S.I. 1999. Nemoral elements in the flora of the Urals and Siberia. Perm. 83 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P., Zhinkina N.A. 1989. On the embryology of *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Development of male embryonic structures. — Bot. Zhurn. 74 (1): 1293–1301 (In Russ.).
- Miroshnichenko N.N. 2014. Special features of reproductive biology characterizing certain varieties of *Campanula* L. genus. — In: Works of the State Nikit. Bot. Gard. 139: 136–146 (In Russ.).
- Miroshnichenko N.N. 2019. Reproductive biology and peculiarities of propagation in some representatives of *Campanula* genera in Crimea: Avtoref. diss. ... cand. biol. nauk. Yalta. 24 p. (In Russ.).
- Prozina Z.P. 1960. Practicum po tsitologii rasteniy [Workshop on plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Red Book of the Volgograd Region. 2017. Vol. 2. Plants and other organisms. Voronezh. 268 p. (In Russ.).
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 1994. A new approach to the classification of types of microsporangium wall development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. P. 60–67 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1995. Srovnitel'naya embriologiya predstaviteley semeystva Campanulaceae Juss. [Comparative embryology of representatives in the family Campanulaceae Juss.]: Diss. ... kand. biol. nauk. St. Petersburg. 131 p. (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E. 2020. Development of anther in *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 105 (3): 93–102 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E., Shamrov I.I. 2022. Specific anther structure in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 107 (3): 287–301 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bull. Polish Acad. Sci. 45 (2–4): 119–134.

ЗАПАСЫ ПОТЕНЦИАЛЬНО ТОКСИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В НАПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ПРИ АЭРОТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

© 2023 г. И. В. Лянгузова^{1,*}, А. И. Беляева¹, М. Н. Катаева¹, Е. Н. Волкова¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: Ilyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 03.10.2023 г.

После доработки 26.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

В работе представлены результаты изучения распределения запасов потенциально токсичных элементов (Ni, Cu) в подкروновых пространствах и “окнах” древостоев в средневозрастных сосновых лесах на фоновой территории Кольского полуострова и при загрязнении окружающей среды атмосферными выбросами комбината “Североникель” (г. Мончегорск, Мурманская обл.). На основе ранее полученных данных о запасах наземной биомассы компонентов напочвенного покрова, мортмассы растительного опада и лесной подстилки и данных химического анализа методом атомно-абсорбционной спектрометрии листьев доминирующих видов кустарничков, наземных частей мха *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и лишайника *Cladonia stellaris* (Opiz.) Pouzar et Vězda, а также растительного опада и органогенного горизонта (подстилки) Al-Fe-гумусовых подзолов произведен расчет запасов Ni и Cu в различных компонентах лесных экосистем. Установлено, что резкое снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель”, произошедшее в последнее 20-летие, не оказало влияния на уровень загрязнения местообитаний, и запас тяжелых металлов в верхнем органогенном горизонте Al-Fe-гумусовых подзолов остается очень высоким, особенно в импактной зоне, что не позволяет даже начать процесс восстановления напочвенного покрова на этой территории. Запас тяжелых металлов в растительном опаде согласованно возрастает с увеличением уровня загрязнения лесной подстилки при приближении к источнику загрязнения, но масштаб этого увеличения существенно меньше в мортмассе по сравнению с подстилкой: если запас тяжелых металлов в подстилке в импактной зоне превышает фоновые значения в 170–390 крат, то это превышение в растительном опаде достигает лишь 28 крат. Характер распределения запасов тяжелых металлов в компонентах напочвенного покрова, растительного опада и лесной подстилки по площади фитоценоза принципиально различается в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении, что обусловлено различиями в накоплении органического вещества в разных типах микросайтов. Соотношение концентраций и запасов Ni : Cu также различается в почвенно-растительном покрове в сосновых лесах фонового района и на территории с аэротехногенным загрязнением.

Ключевые слова: сосновые леса, напочвенный покров, запас биомассы, мортмасса, лесная подстилка, растительный опад, северная тайга, тяжелые металлы, аэротехногенное загрязнение, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0006813623110054, **EDN:** CIOWSC

В бореальном климатическом поясе леса северной тайги отличаются редкостойностью, ярко выраженной гетерогенностью и контрастностью ценотических условий. Деревья — эдификаторы фитоценоза, часто рассматриваются в качестве “экосистемных инженеров” (Jones et al., 1994), которые формируют пространственную структуру растительного сообщества и существенно преобразуют физико-химическую среду. Кроны деревьев перераспределяют атмосферные осадки и трансформируют их химический состав, влияют на световой, тепловой и ветровой режимы место-

обитаний, мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый ярусы, возобновление древесных растений (Ershov et al., 2016, 2020; Klimenko, Ostakhova, 2020; Lebedeva et al., 2005, 2006, 2015, 2016; Lukina et al., 2018). Микромозаика напочвенного покрова наиболее четко отражается на морфологических, физико-химических и биологических свойствах их органогенных горизонтов, формирующихся из растительного опада (Karpachevsky, 1981, 1983; Karpachevsky et al., 2007; Vorobeichik, Pishchulin, 2009, 2011, 2016).

Аэротехногенное загрязнение окружающей среды оказывает существенное воздействие на структуру и продуктивность фитоценозов, а также вносит дополнительный вклад в формирование пространственной неоднородности накопления и разложения органического вещества, способствует изменению фракционного состава, запасов и скорости разложения растительного опада и приводит к трансформации свойств лесных подстилок (Dynamics..., 2009; Ivanova, Lukina, 2017; Odintsov et al., 2018; Ivanova et al., 2019; Zvereva, Kozlov, 2004, 2007; Vorobeichik, Pishchulin, 2009, 2011, 2016).

На территории Мурманской обл. расположены многочисленные предприятия цветной и черной металлургии, минеральных удобрений и строительных материалов, лесной, деревообрабатывающей и рыбной промышленности. Газообразные и пылевые выбросы промышленных предприятий являются крупнейшими источниками антропогенных загрязнителей атмосферы, почвы и поверхностных вод и оказывают негативное воздействие на природу, что нашло отражение в многочисленных публикациях (Argas, Kashulina, 2000; Salemaa et al., 2001, 2004; Myking et al., 2009; Kozlov, Zvereva, 2007; Kozlov et al., 2009; Zvereva et al., 2010; Kashulina et al., 2014; Lukina et al., 2017; Kashulina, 2017, 2018; Lyanguzova et al., 2018; Ershov et al., 2020).

Комбинат “Североникель” вступил в строй в 1938 г. и до 1968 г. использовал руду местного происхождения, а затем перешел на руду Норильского месторождения, что привело к резкому увеличению объемов атмосферных выбросов диоксида серы. Согласно опубликованным данным, в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO_2 ОАО “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в. они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO_2 и твердых веществ на комбинате “Североникель” составляет соответственно 35–37 и 2.9–3.4 тыс. т в год.

Цель настоящей работы — оценка пространственного распределения запасов тяжелых металлов в компонентах живого напочвенного покрова, растительного опада и лесной подстилки в средневозрастных северотаежных сосновых лесах, находящихся на фоновой территории и под воздействием аэротехногенного загрязнения.

Тяжелые металлы, входящие в состав полиметаллической пыли, выбрасываемой в атмосферу промышленными предприятиями, относятся к наиболее опасным и токсичным загрязняющим веществам окружающей среды. В связи с этим оценка запасов потенциально опасных для здоровья человека тяжелых металлов (Ni, Cu, Co) в компонентах

растительно-почвенного покрова лесных экосистем представляется весьма актуальной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2017–2019 гг. в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова и на территории буферной и импактной зон комбината “Североникель” (г. Мончегорск, Мурманская обл.). Названия зон приведены в соответствии с номенклатурой ЮНЕП (Munn, 1973).

Полевые исследования проведены на сети мониторинговых пробных площадей (ПП), которые были заложены в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах в фоновом районе (ПП1) на расстоянии 80 км от комбината “Североникель” и на территории буферной (ПП2 и ПП3) и импактной (ПП4 и ПП5) зон. ПП2 и ПП4 удалены от комбината соответственно на расстояние 40 и 10 км в северо-восточном, а ПП3 и ПП5 — на 35 и 15 км в юго-западном направлении.

Древесный ярус исследованных сообществ сформирован *Pinus sylvestris* L. с участием *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом — зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* spp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz.) Pouzar et Vězda, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. На загрязненной территории в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подетциями. Согласно современной классификации почв России (Classification..., 2004; Pereverzev, 2011), исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым подзолам.

На каждой пробной площади были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10 × 10 см. Были выделены следующие типы микросайтов: А — на междокровных участках в “окнах” полога древостоя; Б — в поддокровных пространствах деревьев сосны.

На каждой площадке был вырезан монолит размером 10 × 10 см до верхнего минерального горизонта. С 4-х сторон монолита измерена толщина лесной подстилки. Монолит был разобран на живую биомассу и мортмассу. В живую биомассу входили следующие компоненты: надземные и подземные части сосудистых растений, зеленые части мхов и живые части лишайников. Мортмасса — слой отмерших растительных остатков, в котором, согласно современным представлениям (Karpachevsky, 1981, 1983; Karpachevsky et al., 2007; Bazilevich, Titlyanova, 2008) выделяют 3 подгори-

зонта. Подгоризонт AOL, образованный свежим растительным опадом, все фракции которого (мелкие ветви, кора, хвоя, листья, шишки) еще сохраняют свою морфологическую структуру (этот слой мы будем в дальнейшем называть растительным опадом), и подгоризонты AOF и AOH, в совокупности образующие органогенный горизонт (O) почвы или лесную подстилку. Все образцы живой биомассы и мортмассы были высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены.

Содержание кислоторастворимых форм Ni, Cu, Co было определено в вытяжке 1.0 н HCl из образцов лесной подстилки (соотношение 1 : 25) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в 3-кратной повторности (Methods..., 2002).

Для оценки уровня загрязнения почв тяжелыми металлами использовали два критерия: индекс техногенной нагрузки и запас Ni и Cu в лесной подстилке. Выбор органогенного горизонта подзолов обусловлен, с одной стороны, высокой сорбционной емкостью лесной подстилки, которая является основным депо тяжелых металлов в лесных экосистемах; с другой стороны, тем, что именно в этом горизонте располагаются подземные побеги и корни кустарничков. Индекс техногенной нагрузки (ИТН) представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в подстилке над их фоновым содержанием (Methods..., 2002). Запас (г/м^2) Ni и Cu в различных фракциях надземной биомассы, растительном опаде и лесной подстилке был рассчитан как произведение концентрации металла (мг/кг) на соответствующий запас биомассы или подстилки (г/м^2) на каждой учетной площадке.

Проверка выборок исследуемых параметров на соответствие закону нормального распределения показала, что распределения большинства параметров значимо отличаются от нормального распределения. В связи с этим при оценке значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z), при уровне значимости $p < 0.05$ различия считали достоверными.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В условиях аэротехногенного загрязнения происходит накопление тяжелых металлов во всех компонентах наземных экосистем, но прежде всего необходимо оценить современный уровень загрязнения местообитаний тяжелыми металлами.

Оценка уровня загрязнения местообитаний. На фоновой территории Кольского полуострова в сосновых лесах среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в органогенном горизонте (лесной подстилке) Al-Fe-

гумусовых подзолов составляет $20.0 \pm 0.5 \text{ мг/кг}$, при этом не выявлено достоверных различий в их содержании в разных типах микросайтов, поэтому при расчете индекса техногенной нагрузки суммарное содержание этих металлов было принято за 1. Изменение индекса техногенной нагрузки в разных типах микросайтов в пределах буферной и импактной зон подробно описано ранее (Lyanguzova et al., 2021), поэтому здесь приведем лишь краткую характеристику этого показателя.

В пределах буферной зоны величины индексов техногенной нагрузки на ПП2 и ПП3 существенно различаются. На ПП2 его среднее значение равно 8.7 ± 0.3 отн. ед., составляя в подкروновых и межкروновых микросайтах соответственно 9.3 ± 0.4 и 7.2 ± 0.3 отн. ед. На ПП3 зарегистрировано более высокое среднее значение — 15.8 ± 1.1 отн. ед., а в соответствующих типах микросайтов величины индекса составляют 17.7 ± 1.0 и 13.1 ± 1.3 отн. ед. Почти 2-кратные различия в значениях индекса техногенной нагрузки на двух исследованных пробных площадях в буферной зоне обусловлены преобладанием ветров, имеющих юго-юго-западное направление от г. Мончегорска, и соответственно большим количеством полиметаллической пыли, переносимой именно в этом направлении.

На территории импактной зоны средние значения индекса техногенной нагрузки одинаковы на ПП4 и ПП5 — 116 ± 5 и 119 ± 7 отн. ед., что в 7.5–13.6 раза больше соответствующих величин в буферной зоне. Диапазоны варьирования этого показателя достаточно широки — 11–182 и 66–218 отн. ед. соответственно, при этом на обеих ПП в разных типах микросайтов величины индекса техногенной нагрузки достоверно не различаются.

Распределение запасов тяжелых металлов в лесной подстилке по площади фитоценоза имеет свои особенности, обусловленные как химической природой металла, так и биогеоценотической обстановкой, и отличается от распределения концентраций тяжелых металлов. Наименьшие значения запаса зарегистрированы для кобальта, они варьируют от 0.004 (в подстилке фонового сосняка) до 0.24 г/м^2 (в импактной зоне), поэтому в дальнейшем мы их не будем учитывать. В зонах аэротехногенного загрязнения запасы тяжелых металлов в подстилке различаются значительно сильнее, чем их концентрации. В буферной зоне превышение фоновых величин в запасах Ni и Cu достигает 9–33, в импактной зоне — 170–390 крат.

Характер изменения запасов тяжелых металлов в лесной подстилке неодинаков, как в зависимости от положения микросайта в пространстве, так и от металла. В фоновом сосняке запасы Ni и Cu одинаковы (0.03 г/м^2) и достоверно не различаются в “окнах” и под пологом древостоя

Таблица 1. Местоположение пробных площадей (ПП) и краткая таксационная характеристика древостоев сосны
Table 1. Location of the sample plots (SP) and brief taxation characteristics of pine forest stands

Номер ПП Number of sample plot (SP)	Координаты, расстояние и направление от комбината Coordinates, distance and direction from the plant	Возраст, лет Age, years	Диаметр на высоте 1.3 м, см Diameter at breath height, cm	Высота, м Height, m	Плотность, экз./га Density, trees/ha
Фоновый район/Background					
1	N 67°49' E 31°20' 80 км ЮЗ 80 km SW	70	11.9	11.5	1160
Буферная зона/Buffer zone					
2	N 68°06'82" E 33°19'45" 35 км СВ 35 km NE	80	9.1	9.7	2960
3	N 67°38'17" E 32°42'23" 35 км ЮЮЗ 35 km SSW	80	7.9	8.1	2880
Импактная зона/Impact zone					
4	N 68°00'38" E 32°55'54" 10 км СВ 10 km NE	80	6.6	9.2	4300
5	N 67°44'22" E 32°46'45" 15 км ЮЮЗ 15 km SSW	80	5.1	7.2	6300

(рис. 1). В условиях аэротехногенного загрязнения во всех случаях более высокие величины запаса зарегистрированы для меди, они превышают соответствующие значения запасов никеля в 1.3–2 раза (рис. 1). Как уже отмечалось нами (Lyanguzova et al., 2021), столь неоднозначный характер изменения запасов тяжелых металлов, скорее всего, связан с отсутствием достоверных различий в запасах лесной подстилки в разных типах микросайтов независимо от уровня аэротехногенного загрязнения, а концентрации кислоторастворимых форм меди в подстилке всегда больше соответствующего содержания никеля.

Запас тяжелых металлов в растительном опаде. Тренды запасов никеля и меди в растительном опаде исследуемых сосновых лесов, в целом, аналогичны характеру изменения этого показателя в лесной подстилке, но абсолютные величины значительно меньше (рис. 2). В фоновом сосняке запас никеля достоверно не отличается от его величины для меди, как в “окнах”, так и под пологом древостоя и в среднем составляет 0.010 г/м². В условиях аэротехногенного загрязнения во всех случаях

запас меди в растительном опаде значительно превышает этот показатель для никеля. В пределах буферной зоны запас никеля варьирует от 0.014 до 0.042 г/м², а меди – от 0.019 до 0.068 г/м². Средние величины запасов тяжелых металлов в этой зоне превышают фоновые значения не более, чем в 7 раз. На территории импактной зоны запас меди на обеих пробных площадях существенно больше (более чем в 2 раза) значения этого показателя для никеля. По отношению к фоновым величинам превышение запасов тяжелых металлов в импактной зоне составляет 6–28 крат.

Сравнительный анализ запасов тяжелых металлов в лесной подстилке и растительном опаде показывает существенные различия в их величинах. В фоновом сосняке запас как никеля, так и меди в подстилке в среднем в 3 раза больше его величины в растительном опаде. В условиях аэротехногенного загрязнения эти различия еще более значительны: в буферной зоне они варьируют для никеля – от 13 до 40 крат, для меди – 14 до 49 крат; в импактной зоне – 7–110 крат для никеля и 27–85 крат для меди соответственно. Следует подчерк-

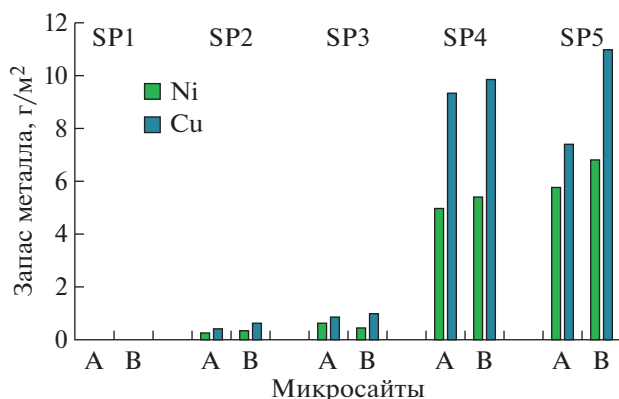


Рис. 1. Запасы тяжелых металлов в лесной подстилке сосновых лесов в фоновом районе, буферной и импактной зонах. Здесь и на рис. 2–5: микросайты: А — “окно” древостоя (открытый участок); В — подкروновое пространство; SP1–SP5 — номера пробных площадей.

Fig. 1. Stocks of heavy metals (g/m^2) in the forest litter of pine forests in the background area, buffer and impact zones. Here and in Figs. 2–5: microsites: A — forest stand “window” (open area); B — undercrown space; SP — numbers of sample plots.

нать, что соотношение Ni : Cu, как в лесной подстилке, так и в растительном опаде сдвинуто в сторону преобладания последнего металла (рис. 1, 2).

Запасы тяжелых металлов в надземной биомассе напочвенного покрова. Для оценки запасов тяжелых металлов в травяно-кустарничковом ярусе исследуемых сосновых лесов использовали данные о запасе надземной биомассы кустарничков на учетных площадках и соответствующее среднее содержание Ni и Cu в листьях доминирующих видов яруса — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum* (табл. 2). Минимальные значения запасов тяжелых металлов отмечены в фоновом сосняке (ПП1), где они составляют Ni — 0.0005–0.0010, Cu — 0.0023–0.0047 g/m^2 (рис. 3). В пределах буферной зоны запасы Ni варьируют от 0.007 до 0.017, Cu — от 0.002 до 0.005 g/m^2 , т.е. запасы никеля превышают фоновые значения в 15–34 раза, а запасы меди достоверно не отличаются от их фоновых величин. Наиболее широкий интервал варьирования запасов тяжелых металлов в надземной биомассе кустарничков наблюдается в импактной зоне, где запасы никеля составляют от 0.012 до 0.040 g/m^2 , меди — от 0.003 до 0.014 g/m^2 , что в 24–80 раз превышает их фоновые значения для никеля и лишь в 1.3–6 раз для меди.

Распределение запасов тяжелых металлов в надземной биомассе кустарничков в “окнах” и под пологом древостоя принципиально различается в фоновом сосняке, буферной и импактной зонах (рис. 3). Если при отсутствии аэротехногенного загрязнения (фоновый район) и в буферной зоне запасы Ni и Cu в подкروновых простран-

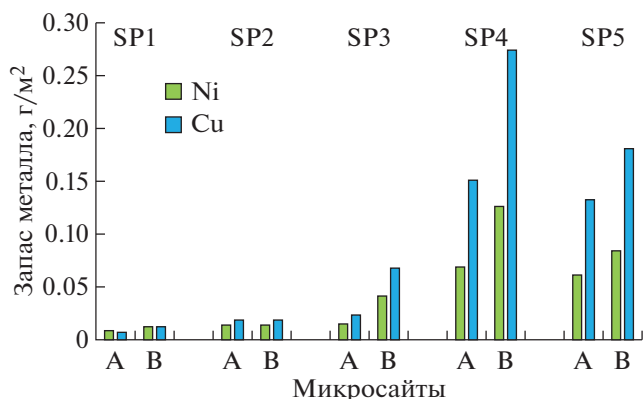


Рис. 2. Запасы тяжелых металлов в мортмассе (растительном опаде) сосновых лесов в фоновом районе, буферной и импактной зонах.

Fig. 2. Stocks of heavy metals (g/m^2) in the mortmass (plant waste) of pine forests in the background area, buffer and impact zones.

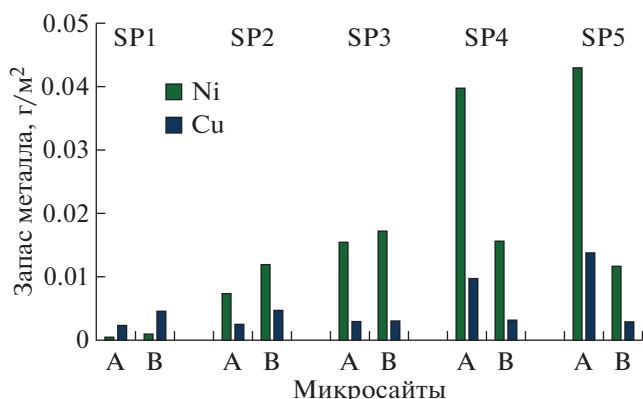


Рис. 3. Запасы тяжелых металлов в надземной биомассе кустарничков сосновых лесов в фоновом районе, буферной и импактной зонах.

Fig. 3. Stocks of heavy metals (g/m^2) in the aboveground biomass of dwarf-shrubs in pine forests in the background area, buffer and impact zones.

ствах в большинстве случаев достоверно больше по сравнению с открытыми участками, то в импактной зоне наблюдается обратное соотношение, т.е. в “окнах” древостоя запасы обоих металлов существенно больше по отношению к их величинам под пологом древостоя.

Оценку запасов тяжелых металлов в мохово-лишайниковом ярусе проводили, исходя из биомассы надземных частей мхов и лишайников, собранных на учетных площадках, и содержания Ni и Cu в доминирующих видах яруса — *Pleurozium schreberi* и *Cladonia stellaris* (табл. 2). Согласно данным табл. 2, в фоновом сосняке содержание обоих металлов достоверно больше в доминанте мохового покрова *Pleurozium schreberi* по сравнению

Таблица 2. Содержание (мг/кг сух. в-ва) металлов в листьях кустарничков, зеленых частях мха *Pleurozium schreberi* и живых частях лишайника *Cladonia stellaris* из фонового района, буферной и импактной зон**Table 2.** Content (mg/kg dry matter) of metals in the leaves of shrubs, green parts of the moss *Pleurozium schreberi* and living parts of the lichen *Cladonia stellaris* from background area, buffer and impact zones

Вид растений/Species	ПП/SP	Ni	Cu	Co
Фоновый район/Background				
<i>Cladonia stellaris</i>	1	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.1	0.4 ± 0.1
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	2.1 ± 0.1	3.2 ± 0.3	0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0.9 ± 0.1	5.5 ± 1.0	0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	0.8 ± 0.1	3.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1
<i>Empetrum hemaphroditum</i>	1	2.8 ± 0.2	3.8 ± 0.2	0.4 ± 0.1
Буферная зона/Buffer zone				
<i>Cladonia stellaris</i>	2	<u>25.2 ± 4.6</u> 20.6 ± 0.4	<u>9.6 ± 1.6</u> 8.0 ± 0.1	<u>0.9 ± 0.1</u> 0.8 ± 0.1
<i>Cladonia stellaris</i>	3	<u>47.0 ± 3.4</u> 35.9 ± 0.9	<u>23.6 ± 1.3</u> 20.3 ± 1.4	<u>1.5 ± 0.7</u> 1.8 ± 0.1
<i>Pleurozium schreberi</i>	2	<u>59.5 ± 0.7</u> 69.1 ± 10.4	<u>24.7 ± 0.8</u> 30.6 ± 2.3	<u>2.2 ± 0.1</u> 2.7 ± 0.3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	<u>0.8 ± 0.9</u> 8.6 ± 1.5	<u>5.7 ± 0.7</u> 6.6 ± 1.1	<u>0.5 ± 0.1</u> 0.5 ± 0.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3	<u>42.7 ± 1.1</u> 48.5 ± 0.2	<u>8.8 ± 0.3</u> 9.2 ± 0.2	<u>0.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2	<u>7.7 ± 1.6</u> 7.4 ± 1.0	<u>3.4 ± 0.2</u> 2.8 ± 0.3	<u>0.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	<u>28.7 ± 1.1</u> 27.9 ± 2.4	<u>5.1 ± 0.2</u> 4.3 ± 0.3	<u>0.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Empetrum hemaphroditum</i>	2	<u>23.2 ± 9.9</u> 16.1 ± 7.4	<u>4.0 ± 1.1</u> 3.3 ± 1.3	<u>0.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Empetrum hemaphroditum</i>	3	<u>41.8 ± 5.3</u> 33.5 ± 1.8	<u>8.3 ± 0.6</u> 6.8 ± 1.3	<u>0.7 ± 0.1</u> 0.7 ± 0.1
Импактная зона/Impact zone				
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	<u>73.5 ± 3.4</u> 60.3 ± 0.3	<u>18.2 ± 0.7</u> 10.0 ± 0.3	<u>1.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4	<u>51.2 ± 1.0</u> 28.0 ± 2.1	<u>7.5 ± 0.1</u> 5.4 ± 0.5	<u>1.6 ± 0.3</u> 1.1 ± 0.2
<i>Empetrum hemaphroditum</i>	4	<u>74.1 ± 9.2</u> 46.3 ± 3.6	<u>23.1 ± 4.6</u> 13.2 ± 2.0	<u>1.5 ± 0.2</u> 1.8 ± 0.4
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	<u>73.4 ± 2.8</u> 61.9 ± 0.2	<u>19.4 ± 0.3</u> 11.2 ± 0.1	<u>1.4 ± 0.1</u> 0.4 ± 0.1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	<u>54.4 ± 1.0</u> 29.9 ± 1.4	<u>7.4 ± 0.3</u> 5.3 ± 0.3	<u>1.4 ± 0.1</u> 1.0 ± 0.1
<i>Empetrum hemaphroditum</i>	5	<u>76.5 ± 4.8</u> 41.2 ± 5.9	<u>21.3 ± 1.2</u> 10.0 ± 1.3	<u>1.6 ± 0.2</u> 1.7 ± 0.1

Примечания: Приведены среднее значение и ошибка среднего. Над чертой — межкروновое пространство, под чертой — подкroновое пространство.**Notes:** Mean and error of the mean are given. Above the line is the intercrown space, below the line is the undercrown space.

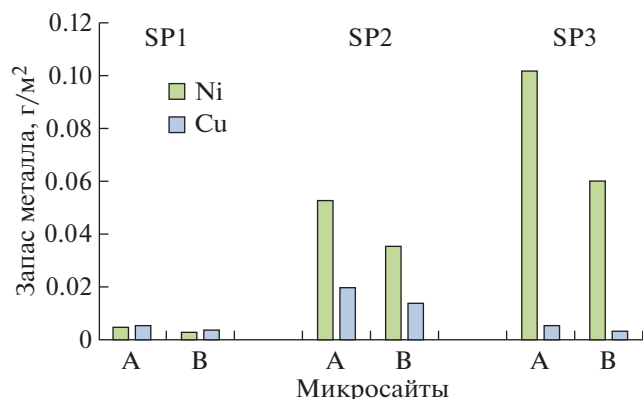


Рис. 4. Запасы тяжелых металлов в надземных частях лишайников сосновых лесов в фоновом районе и буферной зоне.

Fig. 4. Stocks of heavy metals (g/m^2) in the aboveground parts of lichens in pine forests in the background area and buffer zone.

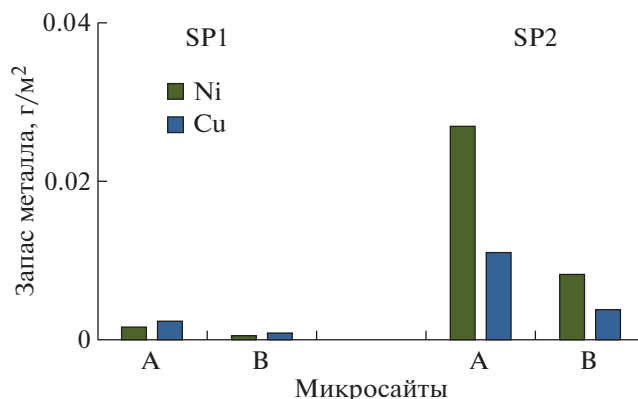


Рис. 5. Запасы тяжелых металлов в зеленых частях мхов сосновых лесов в фоновом районе и буферной зоне.

Fig. 5. Stocks of heavy metals (g/m^2) in the green parts of mosses in pine forests in the background area and buffer zone.

с доминирующим видом лишайникового покрова *Cladonia stellaris*. Эта закономерность сохраняется и в буферной зоне при их совместном произрастании на ПП2, однако при более высоком уровне загрязнения лесной подстилки на ПП3 лишайник накапливает соответственно в 1.7–2.5 раза больше тяжелых металлов по сравнению с их содержанием в надземных частях лишайника на ПП2, а *Pleurozium schreberi* выпадает из напочвенного покрова. Сравнительный анализ содержания и запасов тяжелых металлов в мохово-лишайниковом ярусе фоновой сосняк и в буферной зоне на ПП2 выявил различия в закономерностях их накопления (табл. 2, рис. 4, 5). В этих условиях концентрации обоих металлов в исследуемом виде мха достоверно больше по сравнению с их содержанием в лишайнике, в то время как для запасов тяжелых металлов регистрируется противоположная закономерность: их запасы в лишайниковом покрове превышают запасы в моховом покрове в 2–4 раза. Эти противоречия обусловлены различиями в накоплении надземной биомассы лишайниками и мхами: запас биомассы первых в 4–5 раз больше на открытых участках и в 8–14 раз под пологом древостоя по сравнению с запасом биомассы последних.

В фоновом сосняке в подкروновых пространствах запасы обоих металлов в мохово-лишайниковом ярусе достоверно меньше по сравнению с их значениями на открытых участках, причем запасы меди больше, чем никеля (рис. 4, 5). На территории буферной зоны (ПП2) запасы никеля значительно превышают запасы меди в доминирующих видах мохово-лишайникового яруса, при этом в “окнах” древостоя запасы и никеля, и меди в 1.5–3 раза больше по отношению к микросайтам под пологом древостоя. Эти же закономерности

сохраняются и в запасах тяжелых металлов в лишайниковом покрове на ПП3 при более высоком уровне загрязнения лесной подстилки.

При отсутствии аэротехногенного загрязнения (фоновый район) все исследуемые виды растений и лишайников накапливают больше Cu, чем Ni, а на территории буферной и импактной зон это соотношение изменяется на обратное (табл. 2). В условиях аэротехногенного загрязнения концентрации Ni в надземных частях растений и лишайников существенно превышают содержание Cu, в отличие от лесной подстилки и растительного опада, где это соотношение сдвинуто в сторону преобладания последнего металла.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что воздействие аэротехногенного загрязнения неоднзначно сказывается на изменении различных параметров почвенно-растительного покрова средневозрастных сосновых лесов.

Произошедшее в последнее 20-летие 5–8-кратное снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель” не сказалось на уровне загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов. На территории буферной зоны уровень загрязнения лесной подстилки продолжает увеличиваться, а на территории импактной зоны практически не снижается (Kashulina, 2017, 2018; Lyanguzova, 2016, 2017; Lyanguzova et al., 2018). В пределах буферной и импактной зон концентрации кислоторастворимых форм тяжелых металлов в подстилке в среднем в 5–25 и 80–190 раз соответственно превышают региональные фоновые значения. Превышение фоновых значений в запасах тяжелых

металлов в лесной подстилке достигает для Ni — 9–18, для Cu — 18–33 крат в буферной зоне, а в импактной зоне соответственно 140–175 и 290–390 крат. Многократное увеличение запасов тяжелых металлов в подстилке обусловлено меньшей скоростью разложения растительных остатков и соответственно повышенным накоплением массы подстилки (Vorobeichik, 1995, 2002; Vorobeichik, Pishchulin, 2009, 2011, 2016; Ivanova et al., 2019). Сохранение высокого уровня загрязнения почв тяжелыми металлами препятствует восстановлению биоты, что хорошо задокументировано в районах воздействия атмосферных выбросов предприятий цветной металлургии (Kashulina, 2017, 2018; Lyanguzova et al., 2018; Trubina et al., 2014; Vorobeychik, Kaigorodova, 2017; Vorobeichik et al., 2014).

По мере приближения к источнику загрязнения происходит согласованное увеличение запасов тяжелых металлов, как в лесной подстилке, так и в растительном опаде, но абсолютные значения их запасов в растительном опаде значительно уступают их величинам в подстилке, что вполне логично. Растительный опад в сосновых лесах формируется из опавших ассимиляционных органов (листьев, хвои) кустарничков и деревьев, коры и сухих ветвей деревьев, сосновых шишек и служит экраном для поступления полиметаллической пыли из загрязненного воздуха на поверхность почвы. Резкое уменьшение объемов атмосферных выбросов в настоящее время привело к существенному снижению содержания тяжелых металлов в листьях (хвое) кустарничков и деревьев (Lyanguzova, Katjutin, 2023), что и является одной из причин различий в запасах тяжелых металлов в мортмассе (растительном опаде) и лесной подстилке. Распределение запасов тяжелых металлов в этих компонентах в разных типах микросайтов различается в буферной и импактной зонах (рис. 1, 2). Возрастание запасов никеля и меди в мортмассе подкроновых пространств по сравнению с открытыми участками наиболее ярко выражено на территории импактной зоны, для запасов тяжелых металлов в лесной подстилке эта закономерность не столь четко просматривается. В буферной зоне аналогичные тренды не всегда выявляются. Ранее нами было показано, что распределение по площади фитоценоза толщины и запаса лесной подстилки не всегда связано с запасом растительного опада (Lyanguzova et al., 2021). Если толщина подстилки и масса опада в большинстве случаев закономерно снижаются от приствольных к межкроновым зонам, то масса подстилки в условиях аэротехногенного загрязнения не связана с положением в тессере. Возможно, это обусловлено высокой степенью вариабельности параметров лесных подстилок, что отмечается в ряде работ (Demakov et al., 2017; Semenyuk et al., 2020; Telesnina et al., 2017).

В соответствии с полученными результатами можно констатировать, что с уменьшением расстояния до источника аэротехногенного загрязнения в надземных частях растений и лишайников возрастает содержание тяжелых металлов, причем их концентрации располагаются в убывающем ряду: $Ni > Cu > Co$ (табл. 2). На территории импактной зоны практически во всех случаях под пологом древостоя регистрируется достоверно меньшее содержание тяжелых металлов в надземной биомассе по сравнению с их содержанием в надземных частях растений и лишайников, произрастающих на открытых участках. Сходная закономерность в изменении запасов тяжелых металлов отмечена на территории импактной зоны для кустарничков, а в пределах буферной зоны — для лишайников и мхов, однако для запасов никеля и меди в листьях кустарничков наблюдается противоположный тренд (рис. 3–5). Различия в закономерностях изменения концентраций и запасов тяжелых металлов в надземной биомассе травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов обусловлены различиями в накоплении органического вещества в разных типах микросайтов. Ранее нами было показано, что в фоновых условиях наиболее четкие закономерности в накоплении органического вещества в зависимости от положения в тессере наблюдаются для запаса надземной биомассы лишайников, а для мхов и кустарничков более характерно незакономерное варьирование запасов биомассы по площади фитоценоза (Lyanguzova et al., 2021), что, возможно, связано с микромасштабным пространственным варьированием условий экотопа. В разных типах еловых лесов выявлена высокая степень варьирования запаса надземной биомассы напочвенного покрова в пределах тессер (Semenyuk et al., 2020; Telesnina et al., 2017). Авторы установили, что внутрибиогеоценозное варьирование надземной биомассы напочвенного покрова превышает межбиогеоценозное варьирование, при этом фактором, определяющим увеличение биомассы напочвенного покрова от приствольных к межкроновым пространствам, является освещенность. В редкостойных северотаежных лесах фактор освещенности не играет столь существенной роли, как в еловых лесах южной тайги, однако как в еловых, так и в сосновых фоновых лесах Кольского полуострова влияние деревьев на формирование биомассы напочвенного покрова остается по-прежнему значительным (Nikonov et al., 2002). Авторы указывают, что в сосняках кустарничково-лишайниковых наименьший запас надземной биомассы напочвенного покрова регистрируется в приствольных зонах (758 г/м²), а максимальный — в подкроновых пространствах (1414–1482 г/м²) деревьев сосны, при этом запас биомассы в межкроновых (730 г/м²) и приствольных зонах достоверно не различается.

Хорошо известно, что тяжелые металлы в малых концентрациях выполняют роль микроэлементов, необходимых для нормальной жизнедеятельности растений, при этом важны не только концентрации элементов, но также и их соотношение (Lyanguzova, 2021). Если в фоновом районе содержание Cu достоверно превышает концентрацию Ni в ассимиляционных органах всех исследованных растений (табл. 2), а в живых частях лишайника *Cladonia stellaris* концентрации Ni и Cu равны, то в условиях аэротехногенного загрязнения соотношение Ni : Cu смещено в сторону преобладания первого металла. При этом, в лесной подстилке содержание кислоторастворимых форм Cu более чем в 2 раза выше, чем Ni. Кроме того, коэффициенты концентрации для Ni во много раз больше, чем значения этого параметра для Cu. Все это свидетельствует о более быстрой транслокации Ni из загрязненной почвы в наземные части растений по сравнению с Cu (Lyanguzova, 2021). Аналогичные закономерности в соотношении запасов Ni : Cu в наземной биомассе кустарничков, мхов и лишайников зарегистрированы и в настоящей работе, а для мортмассы (растительного опада) и лесной подстилки выявлены противоположные тренды.

Воздействие аэротехногенного загрязнения на запасы тяжелых металлов в различных компонентах лесных экосистем проявляется неоднозначно. С одной стороны, в условиях загрязнения кроны сосны приобретают еще большую ажурность, снижается охвоенность ветвей, перераспределение количества и трансформация химического состава осадков кронами сосны существенно ослабляется, что приводит к более равномерному по площади фитоценоза накоплению запасов тяжелых металлов в подстилке и снижению роли хвойных деревьев в распределении органического вещества. В то же время запасы тяжелых металлов в мортмассе (растительном опаде) более значительны в подкروновых пространствах за счет увеличения запасов растительного опада в этих микросайтах по сравнению с величинами этих показателей в “окнах” древостоя. С другой стороны, несмотря на увеличивающуюся ажурность крон сосны и снижение охвоенности ветвей, на территории импактной зоны концентрации и запасы тяжелых металлов в листьях кустарничков достоверно больше на открытых участках по сравнению с микросайтами под пологом древостоя (табл. 2, рис. 3). Сходная тенденция наблюдается и в буферной зоне для концентраций и запасов тяжелых металлов в лишайниках и мхах (табл. 2, рис. 4, 5). Это свидетельствует о сохранении роли древесного яруса в качестве эдификатора фитоценоза, оказывающего влияние на напочвенный покров. Тем не менее следует подчеркнуть, что высокие концентрации и повышенные запасы тяжелых металлов во всех компонентах лесных экосистем

являются потенциально опасными для здоровья человека, особенно на территории импактной зоны. В связи с этим не рекомендуется собирать грибы, ягоды, лекарственные растения в радиусе 15–20 км от комбината “Североникель”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова, позволило оценить внутриценотическую неоднородность распределения запасов тяжелых металлов в компонентах напочвенного покрова, растительного опада, а также в лесной подстилке в фоновых условиях и по градиенту загрязнения в зонах воздействия атмосферных выбросов медно-никелевого комбината.

Несмотря на резкое снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель” (Мурманская обл.), произошедшее в последнее 20-летие, уровень загрязнения местообитаний и запасы тяжелых металлов в верхнем органогенном горизонте Al-Fe-гумусовых подзолов остаются очень высокими, особенно в импактной зоне, что не позволяет даже начаться процессу восстановления напочвенного покрова на этой территории. Запас тяжелых металлов в растительном опаде согласованно возрастает с увеличением уровня загрязнения лесной подстилки при приближении к источнику загрязнения, но масштаб этого увеличения существенно меньше в мортмассе по сравнению с подстилкой. Если в буферной зоне превышение фоновых величин в запасах Ni и Cu в лесной подстилке достигает 9–33, а в импактной зоне — 170–390 крат, то в мортмассе растительного опада запасы Ni превышают фоновые значения в 13–40 крат, Cu — 14 до 49 крат, а в импактной зоне — 7–110 (Ni) и 27–85 (Cu) крат соответственно.

Характер распределения запасов тяжелых металлов в компонентах напочвенного покрова, растительного опада и лесной подстилки по площади фитоценоза принципиально различается в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. Различия в закономерностях изменения концентраций и запасов тяжелых металлов в наземной биомассе травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов обусловлены различиями в накоплении органического вещества в разных типах микросайтов. Кроме того, соотношение концентраций и запасов Ni : Cu также различается в почвенно-растительном покрове в сосновых лесах фонового района и при воздействии аэротехногенного загрязнения. В незагрязненных местообитаниях содержание и запасы Ni и Cu часто примерно одинаковы, как в растительных компонентах, так и в растительном опаде и подстилке, в условиях аэротехногенного загрязнения регистрируются противоположные тренды: во всех растительных организмах содержание и запасы

Ni превышают таковые Cu, в то время как в лесной подстилке и растительном опаде эти соотношения сдвинуты в сторону преобладания меди.

Вследствие высоких концентраций и запасов тяжелых металлов, особенно Ni, представляющих потенциальную опасность для здоровья человека, в растительном сырье на территории импактной зоны, не рекомендуется использовать недревесные ресурсы леса в окрестностях комбината “Североникель” в радиусе 15–20 км.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность за оказанную помощь при проведении полевых работ П.А. Примака и Ф.С. Салиховой.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 121032500047-1 “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ayras M., Kashulina G. 2000. Regional patterns of element contents in the organic horizon of podzols in the central part of the Barents region (Finland, Norway and Russia), with special reference to heavy metals (Co, Cr, Fe, Ni, Pb, V and Zn) and sulphur as indicators of airborne pollution. — *Journal of Geochemical Exploration*. 68: 127–144.
- [Bazilevich, Titlyanova] Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск. 381 с.
- [Classification...] Классификация и диагностика почв России. 2004. Смоленск. 342 с.
- [Demakov et al.] Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. 2017. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариативность ее параметров. — В сб.: Научные труды Гос. природного заповедника “Большая Кокшага”. 8: 15–43.
- [Dynamics...] Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. 2009. СПб. 276 с.
- Ershov V.V., Lukina N.V., Orlova M.A., Zukert N.V. 2016. Dynamics of snowmelt water composition in conifer forests exposed to airborne industrial pollution. — *Rus. J. Ecol.* 47 (1): 46–52.
- Ershov V.V., Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Smirnov V.E. 2020. Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the Northern tree line subject to air pollution. — *Rus. J. Ecol.* 51 (4): 319–328. <https://doi.org/10.1134/S1067413620040050>
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. — *Oikos*. 69 (3): 373–386.
- [Ivanova, Lukina] Иванова Е.А., Лукина Н.В. 2017. Вальрирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. — *Лесоведение*. 5: 47–58. <https://doi.org/10.7868/S0024114817050059>
- [Ivanova et al.] Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В., Исаева Л.Г. 2019. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения. — *Лесоведение*. 6: 533–546. <https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
- [Karpachevsky] Карпачевский Л.О. 1981. Лес и лесные почвы. М. 264 с.
- [Karpachevsky] Карпачевский Л.О. 1983. Подстилка — особый биогоризонт лесного биогеоценоза. — В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М. С. 88–89.
- [Karpachevsky et al.] Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташнинова Л.Н., Руденко Р.Н. 2007. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза. — *Лесоведение*. 6: 107–113.
- Kashulina G., de Caritat P., Reimann C. 2014. Snow and rain chemistry around the “Severonikel” industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis. — *Atmospheric Environ.* 89: 672–682.
- Kashulina G.M. 2017. Extreme pollution of soils by emission of the copper-nickel industrial complex in the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 50 (7): 837–849. <https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
- Kashulina G.M. 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper-nickel smelter on the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 51 (4): 467–478. <https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
- [Klimenko, Ostakhova] Клименко Д.Е., Остахова А.Л. 2020. Моделирование потерь дождевых осадков в кронах хвойных древостоев. — *Лесоведение*. 4: 335–345.
- Kozlov M., Zvereva E. 2007. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy. — *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 6: 231–259.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. 2009. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht, Heidelberg, London, New-York. 466 p.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2005. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном. — *Бот. журн.* 90 (3): 400–410.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2006. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном. — *Бот. журн.* 91 (2): 176–192.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Ипатов В.С., Тиходеева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — *Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология*. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2016. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. — *Бот. журн.* 101 (4): 358–376.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Smirnov V.E., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Belova E.A. 2017.

- Mass-Loss Rates from Decomposition of Plant Residues in Spruce Forests Near the Northern Tree Line Subject to Strong Air Pollution. — *Environmental Science and Pollution Research*. 24 (24): 19874–19887.
- [Lukina et al.] Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., Тебенкова Д.Н. 2018. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона. — *Почвоведение*. 3: 284–296. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
- [Lyanguzova] Лянгузова И.В. 2016. Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Saarbrücken (Германия). 260 с.
- [Lyanguzova] Лянгузова И.В. 2017. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки. — *Экология*. 4: 250–260. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
- Lyanguzova I.V. 2021. Airborne Heavy Metal Pollution and its Effects on Biomass of Ground Vegetation, Foliar Elemental Composition and Metabolic Profiling of Forest Plants in the Kola Peninsula (Russia). — *Russian Journal of Plant Physiology*. 68 (Suppl. 1): S140–S149.
- [Lyanguzova et al.] Лянгузова И.В., Примак П.А., Салихова Ф.С., Волкова Е.Н., Беляева А.И. 2021. Воздействие загрязнения почв тяжелыми металлами на пространственное распределение биомассы напочвенного покрова и запаса лесной подстилки в сосновых лесах Кольского полуострова. — *Раст. ресурсы*. 57 (4): 340–358.
- Lyanguzova I., Katjutin P. 2023. Effects of High and Low Aerotechnogenic Emissions of heavy Metals on Wild Plants. — *Forests*. 14 (8). N article 1650.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakal I. 2018. Impact of heavy metals on forest ecosystems of the European North of Russia. — In: *Heavy Metals*. London. P. 91.
- [Methods...] Методы изучения лесных экосистем. 2002. СПб. 240 с.
- Munn R.E. 1973. Global Environmental Monitoring System (GEMS). — SCOPE. Report 3. Toronto: ICSU-SCOPE. 130 p.
- Myking T., Aarrestad P.A., Derome J. et al. 2009. Effects of air pollution from a nickel–copper industrial complex on boreal forest vegetation in the joint Russian–Norwegian–Finnish border area. — *Boreal Environ. Res*. 14: 279–291.
- [Nikonov et al.] Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. — *Бот. журн.* 87 (8): 107–119.
- [Odintsov et al.] Одинцов П.Е., Караванова Е.И., Степанов А.А. 2018. Трансформация водорастворимых органических веществ подстилок подзолов фоновых и техногенных территорий Кольского полуострова. — *Почвоведение*. 8: 1022–1032. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
- [Pereverzev] Переверзев В.Н. 2011. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова. — *Вестн. КНЦ РАН*. 2: 74–82.
- Salemaa M., Vanha-Majamaa I., Derome J. 2001. Understorey vegetation along a heavy-metal pollution gradient in SW Finland. фоновых и техногенных территорий (3): 339.
- Salemaa M., Derome J., Helmisaari H.-S., Nieminen T., Vanha-Majamaa I. 2004. Element accumulation in boreal bryophytes, lichens and vascular plants exposed to heavy metal and sulfur deposition in Finland. — *Sci. Total Environ*. 324: 141–160.
- [Semenyuk et al.] Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. 2020. Оценка внутрибиогеоценотной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — *Почвоведение*. 1: 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
- [Telesnina et al.] Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. 2017. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ “Чашниково”). — *Вест. МГУ. Сер. 17. Почвоведение*. 4: 11–20.
- [Trubina et al.] Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е., Кайгородова С.Ю. 2014. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? — *Доклады Академии наук*. 458 (6): 721–725. <https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
- [Vorobeichik] Воробейчик Е.Л. 1995. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения. — *Экология*. 4: 278–284.
- [Vorobeichik] Воробейчик Е.Л. 2002. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем. — *Изв. АН. Сер. Биол.* 3: 368–379.
- [Vorobeichik et al.] Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. 2014. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода. — *Экология*. 6: 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
- [Vorobeichik, Kaigorodova] Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. 2017. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов. — *Почвоведение*. 8: 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2009. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения. — *Почвоведение*. 8: 927–937.
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2011. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения. — *Почвоведение*. 5: 597–610.
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2016. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентрации тяжелых металлов в лесной подстилке. — *Экология*. 5: 323–334.

- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — J. Ecol. 92 (2): 288–296.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — Environ. Exp. Bot. 60 (2): 170–176.
- Zvereva E., Roitto M., Kozlov M. 2010. Growth and reproduction of vascular plants in polluted environments: a synthesis of existing knowledge. — Environ. Rev. 18: 355–367.

STOCKS OF POTENTIALLY TOXIC ELEMENTS IN THE GROUND COVER OF NORTHERN TAIGA PINE FORESTS UNDER AEROTECHNOGENIC POLLUTION

I. V. Lyanguzova^{a, #}, A. I. Belyaeva^a, M. N. Kataeva^a, and E. N. Volkova^a

^aV. L. Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: ilyanguzova@binran.ru

The paper presents the results of studying the distribution of stocks of potentially toxic elements (Ni, Cu) in subcrown spaces and “windows” of stands in medium-aged pine forests in the background area of the Kola Peninsula and that under environmental pollution by atmospheric emissions of the Severonickel Combine (Monchegorsk, Murmansk Region). On the basis of previously obtained data on the stocks of aboveground biomass of the components of the ground cover, mortmass of plant debris and forest litter and data of chemical analysis by means of atomic absorption spectrometry of leaves of dominant shrub species, aboveground parts of the moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, and lichen *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, as well as plant waste and organogenic horizon (forest litter) of Al-Fe-humus podzols, Ni and Cu stocks in different components of forest ecosystems were calculated. It was found that the sharp decrease in atmospheric emissions by the Severonickel Combine over the last 20 years has not affected the level of habitat contamination, and the stock of heavy metals in the upper organogenic horizon of Al-Fe-humus podzols remains very high, especially in the impact zone, which does not even allow to start the process of restoration of the ground cover in this area. The stock of heavy metals in the plant waste consistently increases with the increase in the level of forest litter contamination when approaching the source of pollution, but the scale of this increase is significantly smaller in the mortmass compared to the litter. The pattern of distribution of heavy metal stocks in components of ground cover, plant waste and forest litter over the phytocenosis area is fundamentally different in background conditions and under aerotechnogenic pollution, which is due to differences in the accumulation of organic matter in different types of microsites. The ratio of Ni : Cu concentrations and stocks also differs in the soil-vegetation cover in pine forests of the background area and under the influence of aerotechnogenic pollution.

Keywords: pine forests, ground cover, biomass stock, mortmass, forest litter, plant waste, northern taiga, heavy metals, aerotechnogenic pollution, Murmansk Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to express their gratitude to P.A. Primak and F.S. Salikhova for their assistance during fieldwork.

The work was carried out within the framework of the state assignment under the planned project of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences № 121032500047-1 “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization”.

REFERENCES

- Ayras M., Kashulina G. 2000. Regional patterns of element contents in the organic horizon of podzols in the central part of the Barents region (Finland, Norway and Russia), with special reference to heavy metals (Co, Cr, Fe, Ni, Pb, V and Zn) and sulphur as indicators of airborne pollution. — Journal of Geochemical Exploration. 68: 127–144.
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A. 2008. Biotic circulation on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems. Novosibirsk. 381 p. (In Russ.).
- Classification and diagnostic of soils of Russia. 2004. Smolensk. 342 p. (In Russ.).
- Demakov Yu.P., Isaev A.V., Sharafutdinov R.N. 2017. Forest cover role in pine forests of Mari trans-Volga region and variability of soil cover parameters. — Nauchnyye Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Kokshaga”. 8: 15–43 (In Russ.).
- Dynamics of forest communities in the Nord-West of Russia. 2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russ.).
- Ershov V.V., Lukina N.V., Orlova M.A., Zukert N.V. 2016. Dynamics of snowmelt water composition in conifer forests exposed to airborne industrial pollution. — Rus. J. Ecol. 47 (1): 46–52.

- Ershov V.V., Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Smirnov V.E. 2020. Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the Northern tree line subject to air pollution. — *Russ. J. Ecol.* 51 (4): 319–328.
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040050>
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. — *Oikos*. 69 (3): 373–386.
- Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution. — *Russian Journal of Forest Science*. 5: 47–58 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050059>
- Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G. 2019. The effect of air pollution on the decomposition of plant litter at the Northern limit of pine forests. — *Russian Journal of Forest Science*. 6: 533–546.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
- Karpachevsky L.O. 1981. Forest and forest soils. Moscow. 264 p.
- Karpachevsky L.O. 1983. The litter is a special biohorizon of the forest biogeocenosis. — In: *The role of litter in forest biogeocenoses*. Moscow. P. 88–89.
- Karpachevsky L.O., Zubkova T.A., Tashninova L.N., Rudenko R.N. 2007. Soil cover and parcel structure of forest biogeocenosis. — *Russian Journal of Forest Science*. 6: 107–113.
- Kashulina G., de Caritat P., Reimann C. 2014. Snow and rain chemistry around the “Severonikel” industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis. — *Atmospheric Environ.* 89: 672–682.
- Kashulina G.M. 2017. Extreme pollution of soils by emission of the copper-nickel industrial complex in the Kola Peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 50 (7): 837–849.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
- Kashulina G.M. 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper-nickel smelter on the Kola Peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 51 (4): 467–478.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
- Klimenko D.E., Ostakhova A.L. 2020. Modeling rainfall losses in the crowns of coniferous stands. — *Russian Journal of Forest Science*. 4: 335–345.
- Kozlov M., Zvereva E. 2007. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy. — *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 6: 231–259.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. 2009. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht, Heidelberg, London, New-York. 466 p.
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2005. The influence of the canopy on the types of ground cover in the blueberry-green moss spruce forest. — *Bot. Zhurn.* 90 (3): 400–410 (In Russ.).
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2006. Assessment of the influence of trees on the species of grass-dwarf shrub and moss layers in a blueberry-green moss pine forest. — *Bot. Zhurn.* 91 (2): 176–192 (In Russ.).
- Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu. 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities. — *Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology*. 2: 32–46 (In Russ.).
<https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2016. On the heterogeneity of the vegetation cover of meadows and forests. — *Bot. Zhurn.* 101 (4): 358–376 (In Russ.).
- Lukina N.V., Orlova M.A., Smirnov V.E., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Belova E.A. 2017. Mass-Loss Rates from Decomposition of Plant Residues in Spruce Forests Near the Northern Tree Line Subject to Strong Air Pollution. — *Environmental Science and Pollution Research*. 24 (24): 19874–19887.
- Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N. 2018. Assessment of soil water composition of the North taiga coniferous forests of the background territories of the industrially developed region. — *Eurasian Soil Science*. 3: 284–296 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
- Lyanguzova I.V. 2016. Heavy metals in the Northern taiga ecosystems in Russia. Saabrücken (Germany). 260 p.
- Lyanguzova I.V. 2017. Dynamic Trends of Heavy Metal Contents in Plants and Soil under Different Industrial Air Pollution Regimes. — *Russ. J. Ecol.* 48 (4): 250–260 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
- Lyanguzova I.V. 2021. Airborne Heavy Metal Pollution and its Effects on Biomass of Ground Vegetation, Foliar Elemental Composition and Metabolic Profiling of Forest Plants in the Kola Peninsula (Russia). — *Russian Journal of Plant Physiology*. 68 (Suppl. 1): S140–S149.
- Lyanguzova I.V., Primak P.A., Salikhova F.S., Volkova E.N., Belyaeva A.I. 2021. Effect of aerotechnogenic pollution on spatial distribution of stocks of overground cover, forest litter and heavy metals in pine forests on the Kola Peninsula. — *Plant Resources*. 57 (4): 340–358
<https://doi.org/10.31857/S0033994621040087>
- Lyanguzova I., Katjutin P. 2023. Effects of High and Low Aerotechnogenic Emissions of heavy Metals on Wild Plants. — *Forests*. 14 (8): N article 1650.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakkal I. 2018. Impact of heavy metals on forest ecosystems of the European North of Russia. — In: *Heavy Metals*. London. P. 91.
- Methods for studying forest ecosystems. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russ.).
- Munn R.E. 1973. Global Environmental Monitoring System (GEMS). — SCOPE, Report 3. Toronto: ICSU-SCOPE. 130 p.
- Myking T., Aarrestad P.A., Derome J. et al. 2009. Effects of air pollution from a nickel-copper industrial complex on boreal forest vegetation in the joint Russian–Norwegian–Finnish border area. — *Boreal Environ. Res.* 14: 279–291.
- Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G. 2002. The influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* on primary productivity of lower layers of coniferous forests in Kola Peninsula. — *Bot. Zhurn.* 87 (8): 107–119 (In Russ.).

- Odintsov P.E., Karavanova E.I., Stepanov A.A. 2018. Transformation of water soluble organic substances in litters of podzols in the background and technogenic areas of the Kola Peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 51 (8): 955–964.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
- Pereverzev V.N. 2011. Soils and soil cover of Kola Peninsula: history and modern condition of researches. — *Vestnik of the Kola scientific center of RAS*. 2: 74–82 (In Russ.).
- Salemaa M., Vanha-Majamaa I., Derome J. 2001. Understorey vegetation along a heavy-metal pollution gradient in SW Finland. — *Environmental Pollution*. 112(3): 339.
- Salemaa M., Derome J., Helmisaari H.-S., Nieminen T., Vanha-Majamaa I. 2004. Element accumulation in boreal bryophytes, lichens and vascular plants exposed to heavy metal and sulfur deposition in Finland. — *Sci. Total Environ*. 324: 141–160.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D. 2020. Assessment of intra biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. — *Eurasian Soil Science*. 53 (1): 27–38.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G. 2017. The features of litters in connection of ground layer in Moscow outside (“Chashnikovo” station). — *Moscow University Soil Science Bulletin*. 4: 11–20.
- Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Kaigorodova S.Y. 2014. Dynamics of forest vegetation after industrial emissions decline: rapid recovery or continued degradation? — *Doklady Biological Sciences*. 458 (6): 721–725 (In Russ.).
- Vorobeychik E.L. 1995. Changes in the thickness of forest litter under conditions of chemical pollution. — *Russ. J. Ecol*. 4: 278–284.
- Vorobeychik E.L. 2002. Changes in the spatial structure of the destruction process in the conditions of atmospheric pollution of forest ecosystems. — *Biology Bulletin. Ser. Biol*. 3: 368–379 (In Russ.).
- Vorobeychik E.L., Kaigorodova S.Y. 2017. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission. — *Eurasian Soil Science*. 50 (8): 977–990.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2009. Effect of individual trees on the pH and the content of heavy metals in forest litters upon industrial contamination. — *Eurasian Soil Sci*. 42 (8): 861–873.
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2011. Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution. — *Eurasian Soil Sci*. 44(5): 547–560.
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2016. Industrial pollution reduces the effect of trees on forming the patterns of heavy metal concentration fields in forest litter. — *Russ. J. Ecol*. 47 (5): 431–441.
- Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. 2014. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions. — *Rus. J. Ecol*. 45 (6): 498–507.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — *J. Ecol*. 92 (2): 288–296.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — *Environ. Exp. Bot*. 60 (2): 170–176.
- Zvereva E., Roitto M., Kozlov M. 2010. Growth and reproduction of vascular plants in polluted environments: a synthesis of existing knowledge. — *Environ. Rev*. 18: 355–367.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***HALIMODENDRON HALODENDRON* (FABACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ**

© 2023 г. И. В. Доронин

Зоологический институт Российской академии наук
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия
e-mail: igor.doronin@zin.ru

Поступила в редакцию 07.08.2023 г.

После доработки 03.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Приведены сведения о нахождении *Halimodendron halodendron* в пределах Ставропольского края. Его популяция, численностью около 200 особей, произрастает на берегу р. Неволька (бассейн р. Терек) в окр. станицы Старопавловская.

Ключевые слова: новая находка, Ставропольский край, *Halimodendron halodendron*

DOI: 10.31857/S0006813623110042, **EDN:** ZITOUA

Чингиль серебристый (*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss) — листопадный солеустойчивый и засухоустойчивый колючий кустарник, произрастающий в солонцеватых степях и пустынях, на

солончаках, в тугайных сообществах (Gorshkova, 1945; Kasimenko, 1951). В границах бывшего СССР вид указан для европейской части России, Кавказа, Западной Сибири и Средней Азии



Рис. 1. Место обнаружения *Halimodendron halodendron* в окр. станицы Старопавловская Ставропольского края.

Fig. 1. Locality of *Halimodendron halodendron* in the vicinity of Staropavlovskaya Village, Stavropol Territory.



Рис. 2. *Halimodendron halodendron*, берег р. Неволька, Ставропольский край.

Fig. 2. *Halimodendron halodendron*, bank of the Nevodka River, Stavropol Territory.

(Czerepanov, 1995). Для Кавказского региона долгое время были известны только немногочисленные находки из Восточного Закавказья в Азербайджане, Армении и Грузии (Grossheim, 1952; Krasnaya..., 1982). В опубликованных флористических списках Российского Кавказа, в том числе и Ставропольского края, вид отсутствует (Ivanov, 2005, 2019), однако есть указание на его обнаружение в пределах Дагестана (Yakovlev et al., 1996).

5.08.2023 в окрестностях ст-цы Старопавловская Кировского городского округа Ставропольского края России ($43^{\circ}50'43.4''N$ $43^{\circ}39'15.9''E$, $h = 324$ м над ур. моря) (рис. 1) была обнаружена популяция *H. halodendron*. Она занимала площадь около 1900 м^2 на берегу р. Неволька (бассейн р. Терек). Было учтено около 200 особей, из которых 47 находились в стадии плодоношения (рис. 2). Основной тип растительности указанного локалитета — ковыльно-типчаково-разнотравная степь на лессовидных суглинках. Растительность сильно обеднена из-за интенсивной пастбы, при этом заросли чингилы не были повреждены скотом. Из других кустарников здесь отмечен *Sambucus nigra* L.

По информации жителя ст-цы Старопавловской А.Ф. Галушко, этот вид произрастает в указанном локалитете не менее 35 лет. Одна из обнаруженных особей (вероятно, наиболее старая в популяции) имела обхват у основания ствола (основная его часть отсутствовала) 89 см.

Информация о целенаправленном высаживании чингиля в этом локалитете отсутствует. Без молекулярно-генетических исследований невозможно установить регион, из которого произошло вселение *H. halodendron*. Гербарный образец передан в Ставропольский государственный музей-заповедник им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Праве (SMRS).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает большую благодарность А.Ф. Галушко за помощь в проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

- [Gorshkova] Горшкова С.Г. 1945. Род *Halimodendron*. — В кн.: Флора СССР. Т. XI. М.-Л. С. 323–324.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1952. Флора Кавказа. Второе переработанное и дополненное изд. Т. V. Rosaceae — Leguminosae. М.-Л. 456 с.
- [Ivanov] Иванов А.Л. 2005. Конспект флоры Ставрополя. 3-е изд., испр. и доп. Ставрополь. 175 с.
- [Ivanov] Иванов А.Л. 2019. Конспект флоры российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь. 341 с.
- [Kasimenko] Касименко М.А. 1951. *Halimodendron* Fisch. — Чингиль. — В кн.: Кормовые растения сеносов и пастбищ СССР. Т. II: Двудольные (Хлопантовые — Бобовые). М., Л. С. 681–682.
- [Krasnaya...] Красная книга Грузинской ССР. 1982. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Некоторые памятники неорганической природы. Тбилиси. 255 с.
- Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R. 1996. Legumes of northern Eurasia: a checklist. Kew. 724 p.

HALIMODENDRON HALODENDRON (FABACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF THE STAVROPOL TERRITORY

I. V. Doronin

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Emb., 1, Saint Petersburg, 199034, Russia*

e-mail: igor.doronin@zin.ru

Information about the record of *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss in the Stavropol Territory is given. Its population, numbering about 200 plants, grows on the banks of the Nevolka River (basin of the Terek River) in the vicinity of Staropavlovskaya Village.

Keywords: new record, Stavropol Territory, *Halimodendron halodendron*

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is very grateful to A.F. Galushko for help with the research.

REFERENCES

- Czerepanov S.K. Sosudistyie rasteniya Rossii i sproved'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Plantae vasculares of Russicae et civitatum collimatarum (in limicis URSS olim)]. Saint Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Gorshkova S.G. 1945. Genus *Halimodendron*. — In: Flora SSSR [Flora of the USSR]. Vol. XI. Moscow; Leningrad. P. 323–324 (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1952. Flora Kavkaza [Flora of Caucasus]. Vol. V. Rosaceae — Leguminosae. Moscow; Leningrad. P. 322–325 (In Russ.).
- Ivanov A.L. 2005. Konspekt flory Stavropol'ya [Synopsis of the flora of Stavropol Territory]. 3rd ed., rev. and additional. Stavropol. 175 p. (In Russ.).
- Ivanov A.L. 2019. Konspekt flory rossiyskogo Kavkaza (sosudistyie rasteniya) [Conspectus florae Caucasi Rossicae (plantae vasculares)]. Stavropol. 341 p. (In Russ.).
- Kasimenko M.A. 1951. *Halimodendron* Fisch. — Chingil. — In: Kormovyye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR [Forage plants of hayfields and pastures of the USSR]. Vol. II: Dicotyledonous (Chloranthic — Legumes). Moscow; Leningrad. P. 681–682. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Gruzinskoy SSR. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy zhivotnykh i rasteniy. Nekotoryye pamyatniki neorganicheskoy prirody. [Red data boor of the Georgian SSR. Rare and endangered animal and plant species. Some monuments of inorganic nature]. 1982. Tbilisi. 255 p. (In Russ.).
- Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R. 1996. Legumes of northern Eurasia: a checklist. Kew. 724 p.

FRAXINUS PENNSYLVANICA (OLEACEAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2023 г. Р. Т. Абдыева^{1,*}, К. К. Асадова^{1,**}, Нигяр Мурсал^{1,***}

¹Институт ботаники Министерства образования и науки Азербайджана
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, AZ 1004, Азербайджан

*e-mail: abdiyeva.rena@mail.ru

**e-mail: asadova_kam@mail.ru

***e-mail: nigarbiology1292@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 06.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

На побережье Каспийского моря (Талыш, Ленкорань) обнаружен новый для чужеродной флоры Азербайджана североамериканский вид *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. В статье приводятся сведения об этом виде — освещены численность популяции, распространение, краткое описание условий мест произрастания.

Ключевые слова: *Fraxinus pennsylvanica*, ясень пенсильванский, чужеродный вид, Азербайджан, побережье Каспия, Талыш, фитоценоз, численность особей

DOI: 10.31857/S0006813623110029, **EDN:** CIMSZD

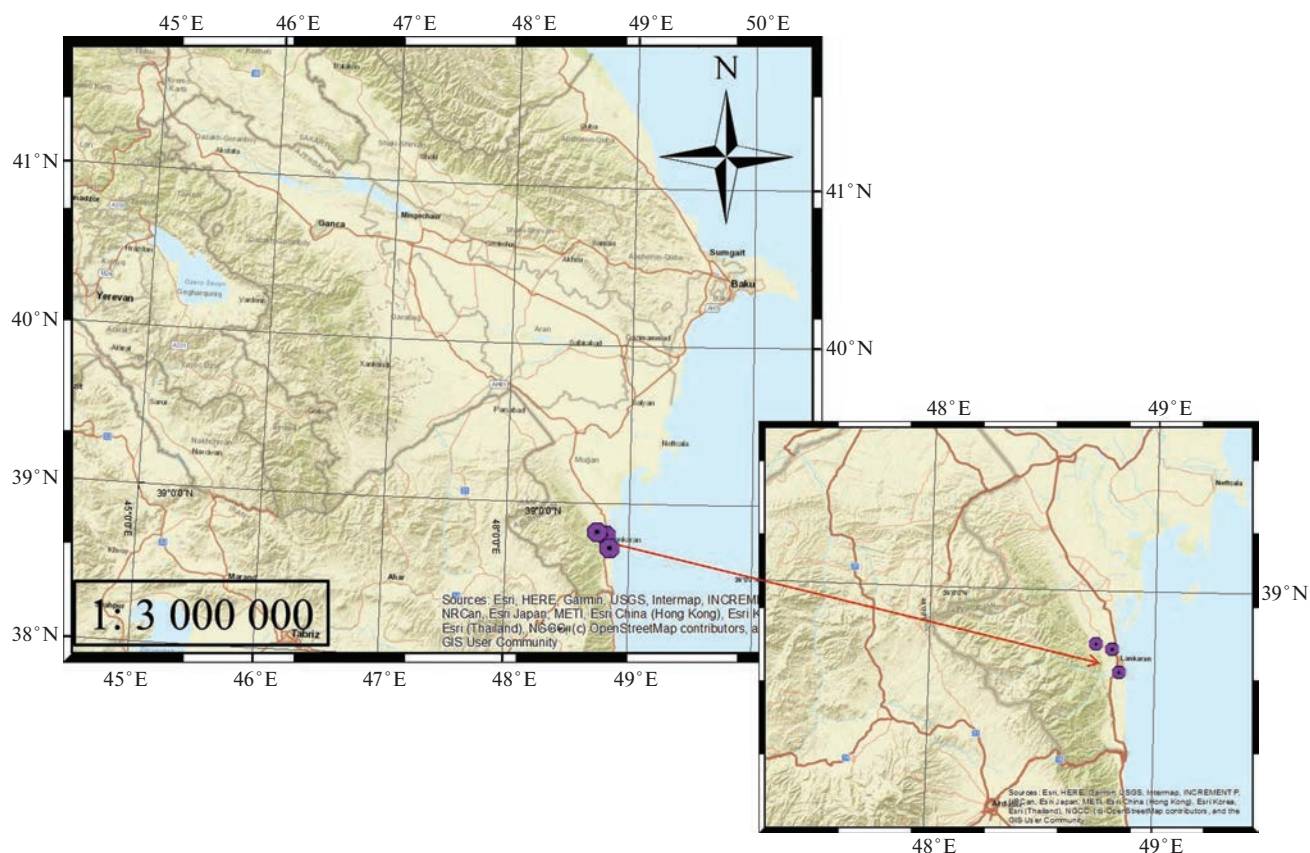
В 2023 г. в ходе экспедиционных поездок по районам Талыша авторами данной публикации на побережье Каспийского моря был обнаружен новый заносный для флоры Азербайджана вид *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (ясень пенсильванский) из семейства Oleaceae Hoffm. et Link (рис. 1, 2).

Род *Fraxinus* L., включает около 70 видов, распространенных в северном полушарии (Vinogradova et al., 2010). Для территории бывшего СССР насчитывалось 14 видов, из которых 3 вида: *F. lanceolata* Borkh., *F. americana* L., *F. pennsylvanica* культивировались (Vasil'ev, 1952). В обработке Л.И. Прилипко рода *Fraxinus* во “Флоре Азербайджана” (Prilipko, 1957) для республики приводятся 4 дикорастущих вида ясеня (*F. excelsior* L., *F. coriariifolia* Scheele, *F. oxycarpa* Willd., *F. angustifolia* Vahl) и 5 интродуцированных видов (*F. syriaca* Bunge, *F. sogdiana* Bunge, *F. lanceolata*, *F. americana*, *F. pennsylvanica*). Позднее, А. Аскеровым в монографии “Конспект флоры Азербайджана” (Askerov, 2011) указываются 5 видов: *F. angustifolia* Vahl, *F. coriariifolia* Scheele, *F. excelsior* L., *F. oxycarpa* Willd., *F. syriaca* Boiss. Все указываются как представители дикорастущей флоры республики. *F. pennsylvanica* в этом литературном источнике не приводится.

Изучение гербарных материалов по роду *Fraxinus* в Гербарии Института ботаники МОН Азербайджана каких-либо данных по распространению *F. pennsylvanica* в дикорастущем ви-

де не выявило (79630 Botanika İnstitutu). Таким образом, обнаруженная группа особей свидетельствует о заносном характере для Азербайджана.

Fraxinus pennsylvanica Marsh. (ясень пенсильванский) — вид с североамериканским нативным ареалом. Растение завезено в Европу в начале XVIII в. в качестве декоративного вида (Rehder, 1927). Имеются сведения о натурализации ясеня пенсильванского в Европе и некоторых странах азиатского континента, в частности в Японии (Müller, Okuda, 1998; Schaffrath, 2001; Kremer, Čavlović, 2005; Mullah et al., 2014). Авторы отмечают, что *F. pennsylvanica* является активно распространяющимся инвазивным видом, встречающимся в пойменных лесах, вблизи водотоков, на неглубоких и сухих известняковых участках, на городских пустырях, в оврагах, на обочинах дорог, в местах выемки грунта, у фундаментов. На территории бывшего СССР *F. pennsylvanica* широко использовался для создания полезащитных лесонасаждений, особенно на юго-востоке Европейской России (Golovach, 1960; Tzvelev, 2004; Kovelonova et al., 2018). Также отмечается, что семена *F. pennsylvanica* обладают плавучестью, а деревья — устойчивостью к наводнениям, при этом молодые особи обладают способностью укореняться в условиях затопления, вследствие чего способность к гидрохории можно рассматривать как один из важных факторов успешной инвазии

Рис. 1. Карта локализации *Fraxinus pennsylvanica*.Fig. 1. Map of *Fraxinus pennsylvanica* localities.

F. pennsylvanica в Европе (Schmiedel, Tackenberg, 2013). Вид используется в столярном, мебельном производстве, а в естественной природе, в лесных экосистемах, обеспечивает условия для гнездования птиц (Rumbe, Gobelie, 1998). Находятся сведения о лекарственных, антимикробных, антиоксидантных свойствах ясеня пенсильванского (Omar et al., 2000; Kostova, Iossifova, 2007).

F. pennsylvanica был обнаружен во время проведения мониторинга растительности приморской полосы Ленкоранского побережья. Здесь были зарегистрированы 6 особей *F. pennsylvanica*. При этом одна особь находилась в средневозрастном генеративном (g_2), три — в виргинильном (v) и две — в ювенильном (j) состояниях. Ниже мы приводим краткое описание фитоценозов с участием *F. pennsylvanica*.

Ленкоранский район (N 48°51'38.84" E 38°45'26.00" (–25 м над ур. моря); N 48°51'20.34" E 38°45'33.25" (–20 м над ур. моря), на расстоянии 250 м от приморской полосы на желтоземно-подзолистой глеевой, влажной почве, вблизи железнодорожного полотна, фитоценоз зарослевого типа; численность 1 генеративная и 1 вегетативная особи на участке 5 м². Сопутствующие виды:

в древесном ярусе — *Populus alba* L., в кустарниковом ярусе — *Amorpha fruticosa* L., *Rubus sanguineus* Friv., в травяном ярусе — *Asphodelin dendroides* (Hoffm.) Woronow., *Polygonum hydropiper* L. (= *Persicaria hydropiper* (L.) Spach), *Mentha aquatica* L., *Polygonum lapathifolium* L. (= *Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre). На расстоянии 5 метров от предыдущего участка обнаружены 4 вегетативные особи. Сопутствующими видами, составляющими кустарниковый ярус, являются *Rubus sanguineus*, в травяном ярусе — *Hordeum leporinum* Link, *Rumex pulcher* L., *Plantago lanceolata* L., *Daucus carota* L., *P. lapathifolium*. Несмотря на мезофильные условия произрастания, водотоков вблизи не обнаружено, что дает основание предполагать, что занос семян в данное местообитание произошел орнитохорным путем. В окрестностях описанных нами участков *F. pennsylvanica* не был обнаружен. В г. Ленкорань старые генеративные (g_3) особи *F. pennsylvanica* встречаются в культуре в некоторых парковых зонах, что и дает основание считать это растение видом, “сбежавшим” из культуры в приморские экосистемы. Небольшая численность особей указывает на недавнее внедрение *F. pennsylvanica*, либо на его слабую степень инва-



Рис. 2. *Fraxinus pennsylvanica* (гербарный образец, собранный в приморской полосе Ленкоранского района, Азербайджан, 2023 г.; 79630 Botanika İnstitutu).

Fig. 2. *Fraxinus pennsylvanica* (herbarium specimen collected in the seaside zone of Lankaran district, Azerbaijan, 2023; 79630 Botanika İnstitutu).

живности. В сравнении с ним сильные интродуценты *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и *Robinia pseudoacacia* L. являются мощными трансформерами, заселившими большую часть этого побережья.

Инвазионный статус ясеня пенсильванского в настоящее время определяется следующим образом. По способу заноса он является эргазеофитом, т.е. преднамеренно занесенным видом, по степени натурализации — колонофитом, т.е. растение возобновляется, однако распространение ограничивается местом заноса. Относительно

дальнейшего распространения на побережье Каспийского моря *F. pennsylvanica* предполагается вести наблюдения, чтобы определить адаптивность и распространение вида в обнаруженном нами местообитании, а также изучение биологических, фитоценологических особенностей вида в условиях экотопов побережья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Askerov] Аскеров А.М. 2011. Конспект флоры Азербайджана (Дополнения и изменения, 1961–2009). Баку. 120 с. (на азерб. яз.).

- [Golovach] Головач А.Г. 1960. Род Ясень — *Fraxinus* L. — В кн.: Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. М.—Л. Т. 5. С. 406–430.
- Kostova I., Iossifova T. 2007. Chemical components of *Fraxinus* L. species. — *Fitoterapia*. 78: 85–106. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2006.08.002>
- [Kovelonova et al.] Ковеленова Л.М., Помогайбин А.В., Рознер С.А. 2018. К проблемам трансформации природных и антропогенно нарушенных экосистем Самарской области в результате внедрения древесных интродуцентов. — В сб.: Материалы IV Междунар. конф. “Экология и география растений и растительных сообществ”. Екатеринбург. С. 359.
- Kremer D., Čavlović J. 2005. Distribution of Introduced North American Ash Species and Their Role in Lowland Forest Management in Croatia. — *J. Forestry*. 103 (106): 309–313.
- Mullah C.J., Klanderud K., Totland O. 2014. Community invasibility and invasion by non-native *Fraxinus pennsylvanica* trees in a degraded tropical forest. — *Biol. Invasions*. 16 (4): 2747–2755.
- Müller N., Okuda Sh. 1998. Invasion of alien plants in flood plains — a comparison of Europe and Spain. — In: *Plant invasions: Ecological mechanisms and Human responses*. Leiden. Netherlands. P. 321–322.
- Omar S., Lemonnier B., Jones N., Ficker C., Smith M., Neema C. 2000. Antimicrobial activity of extracts of eastern North American hardwood trees and relation to traditional medicine. — *J. Ethnopharmacol.* 73 (1–2): 161–170.
- [Prilipko] Прилипко Л.И. 1957. Род *Fraxinus* L. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку. Т. VII. С. 62–68.
- Rehder A. 1927. *Fraxinus* L. — In: *Manual of Cultivated Trees and Shrubs. Hardy in North America; exclusive of the subtropical and warmer temperate regions*. New York. P. 741.
- Rumble M.A., Gobeille J.E. 1998. Bird community relationships to succession in green ash (*Fraxinus pennsylvanica*) woodlands. — *Am. Midl. Nat.* 140: 372–379.
- Schaffrath J. 2001. Vorkommen und spontane Ausbreitung der Rotesche (*Fraxinus pennsylvanica* Marshall) in Ost-Brandenburg. — *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*. 10 (4): 134–139.
- Schmiedel D., Tackenberg O. 2013. Hydrochory and water induced germination enhance invasion of *Fraxinus pennsylvanica*. — *For. Ecol. Manag.* 304: 437–443.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2004. Oleaceae Hoffmigg. et Link — Маслиновые. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. II. С. 451–478.
- [Vasil'ev] Васильев В.Н. 1952. Род Ясень — *Fraxinus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. XVIII. С. 485–502.
- [Vinoogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Северова Е.Э. 2010. Черная Книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М. С. 331–339.

FRAXINUS PENNSYLVANICA (OLEACEAE), A NEW ALIEN SPECIES TO THE FLORA OF AZERBAIJAN

R. T. Abdiyeva^{a, #}, K. K. Asadova^{a, ##}, and Nigar Mursal^{a, ###}

^a*Institute of Botany of the Ministry of Education and Science of Azerbaijan
Badamdar Hwy., 40, Baku, AZ 1004, Azerbaijan*

[#]*e-mail: abdiyeva.rena@mail.ru*

^{##}*e-mail: asadova_kam@mail.ru*

^{###}*e-mail: nigarbiology1292@mail.ru*

A new alien species *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. has been discovered on the coast of the Caspian Sea (Talysh, Lenkoran). The article provides information on the discovered population of the species: its abundance, distribution, a brief description of the habitat conditions.

Keywords: *Fraxinus pennsylvanica*, Pennsylvania ash, escaped species, alien species, Azerbaijan, Caspian coast, phytocenosis, number of plants

REFERENCES

- Askerov A.M. 2011. Konspekt flory Azerbaydzhana (Dopolneniya i izmeneniya — 1961–2009). [Summary of the flora of Azerbaijan (Additions and changes — 1961–2009)]. Baku. 120 p. (In Azerb.).
- Golovach A.G. 1960. Yasen — *Fraxinus* L. — In: *Derevya i kustarniki SSSR. [Ash — Fraxinus L. Trees and shrubs of the USSR.]*. Moscow—Leningrad. Vol. 5. P. 406–430 (In Russ.).
- Kostova I., Iossifova T. 2007. Chemical components of *Fraxinus* L. species. — *Fitoterapia*. 78: 106. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2006.08.002>
- Kovelonova L.M., Pomogaybin A.V., Rozner S.A. 2018. K problemam transformatsii prirodnykh i antropogenno naruschennykh ekosistem Samarskoy oblasti v rezultate vnedreniya drevesnykh introdutsentov [On the problems of transformation of natural and anthropogenically disturbed ecosystems of the Samara region as a result of the introduction of woody introducers.]. — In: “Ma-

- terialy IV Mezhdunarodnoy konferentsii". Yekaterinburg. P. 359 (In Russ.).
- Kremer D., Čavlović J. 2005. Distribution of Introduced North American Ash species and Their Role in Lowland Forest Management in Croatia. — J. Forestry. 103 (6): 309–313.
- Mullah C.J., Klanderud K., Totland O. 2014. Community invasibility and invasion by non-native *Fraxinus pennsylvanica* trees in a degraded tropical forest. — Biol. Invasions. 16 (4): 2747–2755.
- Müller N., Okuda Sh. 1998. Invazion of alien plants in flood plains – a comparison of Europe and Spain. — In: Plant invasions: Ecological mechanisms and Human responses. Leiden. Netherlands. P. 321–322.
- Omar S., Lemonnier B., Jones N., Ficker C., Smith M., Neema C. 2000. Antimicrobial activity of extracts of eastern North American hardwood trees and relation to traditional medicine. — J. Ethnopharmacol. 73 (1–2): 161–170.
- Prilipko L.I. 1957. Rod *Fraxinus* L. [Genus *Fraxinus* L.]. — In: Flora Azerbaidjana. Baku. Vol. VII. P. 62–68 (In Russ.).
- Rehder A. 1927. *Fraxinus* L. — In: Manual of Cultivated Trees and Shrubs. Hardy in North America; exclusive of the subtropical and warmer temperate regions. New York. 741 p.
- Rumble M.A., Gobeille J.E. 1998. Bird community relationships to succession in green ash (*Fraxinus pennsylvanica*) woodlands. — Am. Midl. Nat. 140: 372–379.
- Schaffrath J. 2001. Vorkommen und spontane Ausbreitung der Rotesche (*Fraxinus pennsylvanica* Marshall) in Ost-Brandenburg. — Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg. 10 (4): 134–139.
- Schmiedel D., Tackenberg O. 2013. Hydrochory and water induced germination enhance invasion of *Fraxinus pennsylvanica*. — For. Ecol. Manag. 304: 437–443.
- Tzvelev N.N. 2004. Oleaceae Hoffm. — Semeystvo Maslinoviye [Oleaceae Hoffm. Family Olive]. — In: Flora of Eastern Europe. Vol. 11. P. 451–478 (In Russ.).
- Vasilyev V.N. 1952. Rod Yasen — *Fraxinus* L. [Genus Ash — *Fraxinus* L.]. — In: Flora SSSR. Vol. XVIII. P. 485–502 (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V., Degubadze Yu.Yu., Severova Ye.E. 2010. Chernaya Kniga flory Sredney Rossii. Chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [Black Book of Flora of Central Russia. Alien plant species in the ecosystems of Central Russia.]. Moscow. P. 331–339 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЕ ИТОГИ 6-Й ЗАПАДНО-ГИМАЛАЙСКОЙ КОМПЛЕКСНОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ В МЕЖДУРЕЧЬЕ ИНДА И ГАНГА

© 2023 г. С. Ю. Золкин^{1,*}, Т. В. Крестовская^{2,**},
Б. К. Ганнибал^{3,***}, Г. А. Новицкая^{4,****}

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

²Ботанический институт им В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

⁴Российская ассоциация исследователей Гималаев и Тибета, Независимый исследователь
Москва, Россия

*e-mail: szolkin@mail.ru

**e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru

***e-mail: b.gannibal@spbu.ru

****e-mail: galina-novitskaya@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2023 г.

После доработки 23.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

В статье приведены некоторые научные результаты по итогам 6-й Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедиции Санкт-Петербургского союза ученых. В процессе каждодневных маршрутов участниками ботанической группы изучались флора и типы растительности в пределах значительной части индийского штата Химачал-Прадеш на высотах от 200 до 4600 м над ур. моря. Сложный характер рельефа, разнообразие сочетаний горных пород, типов почв, а также резкие смены мезо- и микроклиматических условий заметно влияли на характер растительности и состав флоры, определение фитоценологических рубежей, поиск редких растений и уточнения их приуроченности. Обращалось внимание и на культурную компоненту в составе растительных сообществ. Статья, через профессиональные интересы и индивидуальный взгляд каждого из авторов, кратко отражает разнообразие растительной картины на протяжении маршрута почти в 2000 км, прошедшего через все вертикальные пояса Западно-Гималайской биогеографической провинции.

Ключевые слова: растительность, флора, Западные Гималаи, Химачал-Прадеш, Индия

DOI: 10.31857/S0006813623110091, **EDN:** CDYGIS

В 6-й Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедиции приняли значительное участие ботаники из научных учреждений Москвы и Санкт-Петербурга. Эта экспедиция была организована Центром гималайских научных исследований Санкт-Петербургского союза ученых (ЦГНИ СПбСУ) совместно с Российской ассоциацией исследователей Гималаев и Тибета (РАИГиТ) под научным руководством к.б.н. Л.Я. Боркина, инициатора и организатора маршрутов этой и предыдущих экспедиций по Гималаям и Тибету. В экспедиции участвовали 17 человек, большинство из которых зоологи (герпетологи, териологи, орнитолог) и 4 ботаника (рис. 1).

Более чем трехнедельная экспедиция в северную часть Индии состоялась в осенний засушливый период с 2 по 26 октября 2022 г. Маршрут пролегал через округа Солан, Шимла, Манди, Куллу, Киннаур, Лахул-Спити и Сирмур в центральной части, на востоке и юго-востоке штата Химачал-Прадеш (рис. 2). Пройденное на машинах расстояние от начала экспедиции в городе Шимла, административном центре штата, до конечной точки маршрута у озера Ренука на крайнем юго-востоке того же штата составило 1773 км (без учета пути по равнине от Дели и обратно). Главной целью ботанической группы в экспедиции было изучение флоры и основных типов растительности на водоразделе рек Инда и Ганга, исследование



Рис. 1. Общее фото участников экспедиции в Наггаре, долина Куллу.

Fig. 1. Group photo of the expedition participants in Naggar, Kullu Valley.

ареалов палеарктических и ориентальных видов растений, особенно на предполагаемой границе этих двух биогеографических регионов — так называемой “линии Сатледжа”, названной по одноименной реке, крупнейшему притоку Инда. Отметим, что флора штата Химачал-Прадеш (по данным Chowdhery, 1999) в целом насчитывает более 2500 видов, относящихся к более чем 1000 родам. Ведущее положение среди семейств, согласно этим данным, занимают Asteraceae (328 видов), Roaceae (321 вид), Fabaceae (278), а наиболее богатыми видами среди родов оказались *Carex* L. (48 видов), *Polygonum* L. (37 видов) и *Poa* L. (33 вида), что в целом отвечает систематическому спектру флоры Палеарктики. Не вдаваясь в числовые оценки, отметим, что в местах наших ботанических исследований эти таксоны встречались действительно чаще других.

Следует отметить, что многие участки маршрута, особенно в восточной части штата, слабо освоены и не относятся к категории туристических, а высокогорная часть нашего пути проходила по недавно открытой для посещения территории пограничной зоны с китайским Тибетом, но, тем не менее, пришлось потратить дополнительное время для оформления специальных разрешений. Стоит подробнее поделиться впечатлениями о специфике полевой работы ботаников в условиях Гималайских гор и некоторыми практическими аспектами научных изысканий. Кроме того, такого рода экспедиции, несмотря на про-

думанность маршрута и хорошо организованный быт, сопровождаются разного рода непредвиденными обстоятельствами: пробки на дорогах, вынужденные объезды, проезды над и под головокружителями по крутизне склонами, ожидания расчистки дороги от обрушений, а также другие приключения в стиле “discovery”.

Знакомство с флорой во время экспедиции происходило во время специальных или случайных остановок, но также при целевых радиальных выездах, пеших маршрутах. Конечно, наблюдения велись из окна машины. Последняя опция позволяла ориентироваться в определении основных типов растительности по характерным древесным видам, особенно хвойным, и хорошо узнаваемым травянистым растениям, которые можно было на расстоянии определить до рода или семейства, реже до вида. Например, *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae), во множестве растущий вдоль дорог, или с *Capparis spinosa* L. (Capparaceae), узнаваемым по круглым обратнойцевидным листьям — они цвели осенью по щебнистым россыпям склонов гор. Однако, взгляд из окна или у обочины позволял чаще увидеть заносные, интродуцированные или сорно-рудеральные виды. Главная же задача, как геоботаника, так и специалиста по изучению отдельных таксономических групп в условиях коротечных маршрутов, проводимых преимущественно на автомобильном транспорте, состояла в том, чтобы посетить и увидеть собственными глазами наиболее редкие и



Рис. 2. Маршрут 6-й Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедиции (штат Химачал-Прадеш, Индия).

Fig. 2. Route of the 6th Western Himalayan Interdisciplinary Biogeographic Expedition (Himachal Pradesh, India).

интересные растительные сюжеты, известные из литературных или иных источников. При этом наиболее ценным было изучение растений в естественных местообитаниях с фотофиксацией их габитуса, отдельных морфологических и фенологических особенностей, и при необходимости, сбором гербарных образцов во время экскурсий.

Погода в Гималаях всегда вносит коррективы в маршрут экспедиции. В низкогорьях и среднем горном поясе Западных Гималаев с июня по сентябрь сильное воздействие оказывают муссоны, и октябрь — это первый по-настоящему солнечный, сухой и еще относительно теплый месяц с дневными температурами, превышающими 20°C. В 2022 году сентябрь был более дождливый, чем обычно, и в октябре мы стали свидетелями последствий недавней непогоды — заторов на дорогах из-за сужения проезжей части после схода селевых потоков, вырванных с корнями деревьев и разрушенных мостов. С другой стороны, октябрь — это последний месяц, когда можно посетить высокогорные районы штата, поскольку в ноябре выпадает снег и закрываются основные

перевалы. Нам повезло с погодой в высокогорной долине Спити, где мы оказались в десятых числах октября — было солнечно, сухо, температура днем поднималась до +20°C, хотя ночью резко опускалась до –12°C. Мы смогли осуществить практически все плановые радиальные выезды, кроме одного участка пути в район высокогорного перевала Кунзум — 4551 м над ур. моря (далее в тексте сокращение — просто “м”), который был закрыт из-за выпавшего снега. Следует отметить, что чем выше в горы (а мы смогли исследовать растительность до высоты 4600 м), тем более ощутимы симптомы горной болезни, проявлявшейся у всех по-разному. При этом организаторы разными способами заботились о нашем самочувствии, чтобы подготовить ко второму, сложному этапу высокогорной части экспедиции. Для ускоренной акклиматизации, в первый же день, заказанный автобус перевез участников экспедиции из аэропорта столицы Дели (Delhi, 210 м) до города Шимлы (Shimla, 2276 м). На следующий день вся группа пешком дошла до самой высокой точки города Шимлы — вершины горы Джаху (Jakhu, 2455 м), относящейся к еще сравнительно невы-

сокой, но уже гималайской системе Шивалик. Склоны Джаху и соседних гор были покрыты чудесным девственным кедрово-дубовым лесом (*Cedrus deodara* G. Don — *Quercus leucotrichophora* A. Camus). Тем не менее, близость городской застройки и оживленный путь на вершину Джаху с одноименным индуистским храмом и установленной в 2010 г. статуей Ханумана высотой 33 м, сказывалась скудным видовым составом подлеска. Наиболее часто встречались *Ilex diphyrena* Wall. (Aquifoliaceae) и лиана *Hedera nepalensis* K. Koch (Araliaceae), а травянистый покров составляли в основном местные представители семейства Urticaceae — *Urtica parviflora* Roxb. и крайне жгучая крапивоподобная *Girardinia diversifolia* (Link.) Friis. На камнях, в их расщелинах и на островках почвы росла аборигенная *Lindenbergia muraria* Brühl, относимая иногда к Orobanchaceae, иногда к Scrophulariaceae, и даже к Plantaginaceae, к которому относится его “соседка” на каменистых поверхностях, вездесущая заносная *Cymbalaria muralis* G. Gaertn., B. Mey. et Scherb. родом из Средиземноморья.

На следующий день на арендованных четырех машинах с местными водителями (одна из них была предоставлена исключительно ботаникам) участники экспедиции отправились в долину Куллу. По пути мы то снижались до 800 м, исследуя растительность вдоль реки Сатледж, то поднимались, и преодолели, в частности, знаменитый перевал Джалори (Jalory Pass, 3223 м), расположенный вблизи Большого Гималайского национального парка. Обрывистые берега реки Сатледж, разрезаемые иногда бурными водопадами, надо отметить, весьма застроены — в основном небольшими кирпичными и каменными постройками, образующими поселки и даже небольшие городки. На левом (южном) берегу реки Сатледж на небольших высотах (800–1000 м) между плантациями папайи, бананов, инжира и мушмулы встречались ориентальные виды — розовое дерево сиссу *Dalbergia sissoo* DC. (Fabaceae), кустарник *Debregasia longifolia* Wedd. (Urticaceae), а также красное дерево камала *Mallotus philippinensis* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), которые образовывали густые заросли вдоль дорог. Деревья и кустарники на склонах были обвиты побегами адвентивной сорной многолетней травянистой лианы *Cardiospermum halicacabum* L. (Sapindaceae), у которой в это время созревали многочисленные плоды-коробочки. В менее нарушенных местообитаниях по берегам реки Сатледж и в других местах на склонах гор от 500 до 1500 м рос субтропический лес из длиннохвойной сосны чир — *Pinus roxburghii* Sarg. (Pinaceae). На этих небольших высотах она образует нередко чистые леса, а выше, вплоть до 2200 м, встречается в составе смешанных лесов с *Quercus leucotrichophora* (Fagaceae), но с высоты 1800 м повсеместно уступает позиции, изредка встречаясь в лесах с доминированием сосны ги-

малайской *Pinus wallichiana* A. B. Jacks. и кедра *Cedrus deodara* (Pinaceae). В отличие от других лесов, в лесу из монодоминантной *Pinus roxburghii* создаются неблагоприятные условия для роста травянистых растений из-за мощного “ковра” хвои, опадающей в засушливый сезон года. На опушках такого леса нами были замечены *Pyrus pashia* Buch.-Ham. (Rosaceae) и *Ziziphus mauritiana* Lam. (Rhamnaceae).

Одной из первоочередных целей был поиск рододендроновых сообществ к северу от столицы штата, что являлось продолжением исследований, связанных с установлением важного фитоценотического рубежа на водоразделе рек Инда и Ганга (Gannibal, 2021). В качестве критерия служило присутствие и обилие вида *Rhododendron arboreum* Sm. (Ericaceae). Растительные сообщества *Pinus roxburghii* с участием рододендрона древесного впервые мы встретили после переезда на правый берег Сатледжа, выше города Анни (Anni, 1200 м), начиная с высоты 1700 м и далее при подъеме на перевал Джалори в сторону долины Куллу, а также на спуске с него. Наиболее обильно *Rhododendron arboreum* здесь встречался в подлеске на высоте порядка 2700 м в составе пихтарников *Abies* spp. с дубом *Quercus semecarpifolia* Sm. (Fagaceae) и тисом *Taxus wallichiana* Zucc. (Taxaceae). Специфических лесов с доминированием рододендрона на этой территории мы не обнаружили, но нашли их в прекрасном состоянии в конце экспедиции на юго-востоке штата в округе Сирмур.

В районе упомянутого перевала Джалори успехом завершился долгий поиск тиса, обнаруженного на высотах 2600–3200 м. Вид *Taxus wallichiana*, иногда рассматривается как *Taxus baccata* L. subsp. *wallichiana* (Zucc.) Pilg., или *Taxus contorta* Zucc. Здесь, в лесах с совместным участием тиса и рододендрона, были собраны в гербарий и идентифицированы многие виды травянистых растений.

В долине Куллу мы остановились в городке Наггаре (Naggar, 1800 м) на два полных дня. В первый день с утра мы посетили усадьбу Н. К. Рериха и музей Института гималайских исследований “Урусвати” при нем. Российский куратор Международного Треста Рерихов в Наггаре Л. В. Сургина любезно ознакомила нас с сохранившимися экспонатами семьи Рерихов, великолепным садом и с научными результатами гималайских экспедиций 1929–1932 гг.

В знак признательности и многолетнего плодотворного сотрудничества петербургских и московских ботаников с музеем-усадьбой Рерихов (Borkin et al., 2017; Shatko, Potapova, 2022) и накануне памятной даты дня рождения Николая Рериха (9 октября), члены экспедиции преподнесли подарки (в основном, свои научные публикации).

Затем мы предприняли пешее восхождение на вершину ближайшей к усадьбе Рерихов горы, и в

этот раз нам удалось осмотреть кедровые леса с большим числом видов кустарников и трав на высоте 1800–2000 м, собрав гербарный материал. Это характерный вариант лесных сообществ региона, сохраняющийся в почти первозданном виде. Из небольших деревьев и кустарников мы отметили *Ficus palmata* Forssk. subsp. *virgata* Browicz (Moraceae), *Leptodermis kumaonensis* R. Parker (Rubiaceae), *Desmodium elegans* DC. (Fabaceae), *Sarcococca saligna* Müll. Arg. (Buxaceae), *Leptopus cordifolius* Decne. (Phyllanthaceae), *Rosa brunonii* Lindl. и *Prinsepia utilis* Royle (Rosaceae). Среди многочисленных трав привлекали внимание цветущий прутьевик *Isodon rugosus* Codd (Lamiaceae) и плодоносивший *Hedichium spicatum* Sm. (Zingiberaceae).

Город Наггар раньше являлся столицей королевства долины Куллу, здесь сохранился средневековый замок правителей 1460 г., древние культовые индийские здания — деревянные храмы, в том числе Tripura Sundri Temple с изумительной резьбой, напоминающей наши северные постройки, а на вершине горы каменный Krishna Temple. Вокруг них, а также в усадебном парке Перихов и института Урусвати высажено много местных видов, иногда редких, как *Buxus wallichiana* Baill. (Buxaceae). Также в Наггаре в целом культивируется много декоративных растений, большинство из которых интродуцированы из других регионов Земли: *Jasminum mesnyi* Hance (Oleaceae), *Kerria japonica* (L.) DC. и *Eriobotrya japonica* Lindl. (Rosaceae), *Castanea sativa* Mill. (Fagaceae), *Callistemon rigidus* R.Br. (Myrtaceae) и др.

Во второй день пребывания в Наггаре экспедиция совершила радиальный выезд на перевал Ротанг (Rohtang Pass, Rohtang La, 3978 м). Перевал служит естественной границей между влажной долиной Куллу и рекой Беас, берега которой покрыты разнообразными хвойными и лиственными лесами, на юге и высокогорными холодными сухими долинами и рекой Чандра на севере, уже в округе Лахул и Спити. При подъеме с южной стороны на высотах 2400–2600 м нам встречались лиственные леса с доминантом *Quercus semecarpifolia* и с *Acer cappadocicum* Gled. (Sapindaceae) в подлеске, иногда хвойно-лиственные леса с участием в них чаще *Pinus wallichiana*, изредка *Cedrus deodara*. На высоте порядка 2800 м лиственные леса представлены уже небольшими рощами из пирамидальных деревьев *Quercus semecarpifolia*, на опушках и по берегам рек нередко встречаются представители семейства Salicaceae — *Populus ciliata* Wall. и *Salix tetrasperma* Roxb. Но на этой высоте становятся более заметными хвойные высокогорные леса с доминантами *Abies spectabilis* Mirb. — *Abies pindrow* Royle — *Picea smithiana* Boiss. (Pinaceae). По грядкам гор они поднимаются вплоть до высоты 3400–3600 м, уже в субальпийском поясе чередуясь с бе-

резовыми рощами из *Betula utilis* D. Don (Betulaceae) и зарослями стелющихся кустарников и трав. На вершине перевала Ротанг, в солнечный день, нам открылась великолепная панорама гор-шеститысячников гималайского хребта Пир-Панджал. Почти полное отсутствие вегетирующих растений в альпийском поясе в это время года вознаграждала цветущая *Gentiana ornata* Wall. (Gentianaceae). Поскольку маршрут, как уже упоминалось, в основном пролегал в горных районах штата, флористическое разнообразие определялось, прежде всего, уровнем высоты, а многие травянистые формы в октябре месяце уже закончили активную вегетацию. Так, на верхнем плато перевала Ротанг на высоте около 4000 м в летний сезон можно встретить около 50 видов высших цветковых (Singh et al., 2008). Мы же туда попали за несколько дней до того, как там выпал первый снег, перевал закрыли на зиму, и нам не удалось обнаружить ни *Bergenia stracheyi* (Hook.f. et Thomson) Engl., ни *Rheum webbianum* Royle и *Scutellaria discolor* Wall. ex Benth., которые мы рассчитывали там увидеть и собрать. Спускаясь с перевала на северную сторону, к берегу Чандры, мы обратили внимание на скудость древесной растительности, представленной в основном небольшими рощами *Betula utilis*.

На третий день, собрав с утра некоторые данные о растениях в Наггаре, участники экспедиции простились с замечательным городком и поехали обратно, уже знакомым путем на юг через долину Куллу и горные ущелья Большого Гималайского парка, совершив ночевку в городке Банджар (Banjar, 1356 м). Утром мы снова преодолели перевал Джалори (3223 м), собрав здесь семена и гербарий травянистых растений, и на спуске к городку Анни (Anni, 1200 м) обратили внимание на цветущую осенью ольху *Alnus nepalensis* D. Don, иногда образующую целые леса. Переехав на левый берег реки Сатледж, экспедиция отправилась по ее долине на северо-восток к ее верховьям (исток этой реки расположен в Тибетской части Китая). Заночевав в поселке Сарахан (Sarahan, 2165 м), на следующий день вечером, мы добрались до города Реконг Пео (Reckong Peo, 2300 м), административного центра округа Киннаур. Около Реконг Пео и селения Кальпы (Kalpa, 2960 м) и далее в сторону впадения реки Спити в Сатледж, долина становится узкой, заметно изменяется климат и растительность. В течение следующих двух дней здесь периодически шел дождь, приоткрывая нам иногда замечательный вид на заснеженные горы Jorkanden (6473 м) и Kinner Kailash (6050 м). Хотя, в этой, более засушливой области Западных Гималаев, и муссоны должны проявлять себя в меньшей степени. Здесь господствуют леса из гималайского кедра (*Cedrus deodara*), который вырастает до 40 м высотой и до 5 м в диаметре и *Pinus gerardiana* Wall. с серо-зеленой чешуйча-



Рис. 3. Долина реки Спити. Вид с высоты 3894 метра. Редкая растительность в пойме реки представляет собой заросли из видов *Hippophae* L., *Tamarix* L., *Myricaria* Desv. и *Salix* L.

Fig. 3. Spiti River valley. View from a height of 3894 meters. Sparse vegetation in the river floodplain consists of thickets of the species of *Hippophae* L., *Tamarix* L., *Myricaria* Desv. and *Salix* L.

той корой и большими смолистыми шишками до 20 см в длину, заключающих съедобные семена. В кустарниковом ярусе такого леса в октябре одновременно цвела и плодоносила *Daphne mucronata* Royle (Thymelaeaceae), в травяном ярусе встречался цветущий *Isodon rugosus* Codd (Lamiaceae), и полыни — *Artemisia maritima* L. и *A. absinthium* L. (Asteraceae). На еще более засушливом крутом каменистом склоне узкой части долины реки Сатледж обнаружена небольшая рощица из *Quercus baloot* Griff. (Fagaceae) — дубом не более 10 м высотой, с колючими листьями. В самых узких местах реки Сатледж, на высотах 2500–2800 м были представлены только травянистые сообщества с преобладанием разных видов полыни (*Artemisia* L.).

Следующий высокогорный этап экспедиции начался после девятидневного прохождения адаптации участников к “высотным качелям” — перемещениям вверх-вниз в течение дня — и оформления официальных разрешений. В этот период экспедиция останавливалась на два дня в населенных пунктах — Табо (Tabo, 3260 м), Каза (Kaza, 3700 м) округа Лахул и Спити и Нако (Nako, 3660 м) в верхней части округа Киннаур. Главная

река этого региона — бурная Спити, которая образует долину (рис. 3). На более низких местах разлива этой реки отмечены труднопроходимые заросли из облепих — *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *turkestanica* Rousi, *H. salicifolia* D. Don (обе — Elaeagnaceae), которые обильно плодоносили в октябре, представителей семейства тамариксовых (Tamaricaceae) — видов *Tamarix* L. и *Myricaria* Desv., и ивовых (Salicaceae), обычно *Salix tetrasperma* Roxb. На более крутых, незатапливаемых во время половодья берегах Спити, между поселками Каза и Табо мы обнаружили небольшие редкостойные рощицы и отдельные деревья *Juniperus polycarpus* K. Koch (syn. — *J. excelsa* subsp. *polycarpus* (K. Koch) Takht., *J. seravschanica* Kom., *J. macropoda* Boiss., Cupressaceae). Этот вид здесь растет на восточной границе ареала, отдельные старые экземпляры можжевельника с толстым стволом и раскидистыми ветвями достигают высоты 10–12 м. Рядом оказался чудесный цветущий экземпляр *Arnebia guttata* Bunge (Boraginaceae), многолетнего травянистого растения с густо опушенными листьями и желтыми трубчатыми цветками, собранными дуговидно только на одной стороне соцветия.



Рис. 4. *Ephedra gerardiana* Wall. ex Klotzsch et Garcke (Ephedraceae).

Fig. 4. *Ephedra gerardiana* Wall. ex Klotzsch et Garcke (Ephedraceae).

От наших ночевок ежедневно совершались автомобильные или пешие маршруты выше в горы. В окрестностях пограничного с китайским Тибетом поселка Гье (Gue, 3670 м), известного единственной в Индии сохранившейся мумией тибетского монаха, нами была собрана люцерна *Medicago falcata* L. В селении Лалунг (Lhalung, 3670 м) с его древнейшим (X век) буддийским монастырем, мы восхитились террасами, на которых возделывались сельскохозяйственные культуры, среди голых скал. Пешим путем дошли из другого буддийского монастыря Данкар, поднимаясь вверх по склону горы и далее спускаясь в межгорную котловину до озера Данкар (Dhankar lake, 4140 м) космической красоты. Из Каза мы добрались до самых высоких пунктов нашей экспедиции — заповедника, расположенного рядом с поселком Киббер (Kibber, 4270 м), где охраняется ирбис (снежный барс, снежный леопард), а разнообразие растений не превышает 70 видов, и, еще выше, до снежно-ледовой границы гор южной стороны Занскарского хребта Гималаев, оставив чуть ниже деревню Комик (Komic, 4600 м). В октябре на этих высотах бедность флористического состава особенно заметна. Так, в пределах высот 3500–4600 м были встречены лишь *Ephedra gerardiana* Wall. ex Klotzsch et Garcke (Ephedraceae, рис. 4),

Rosa webbiana Wall. ex Royle (Rosaceae) и “подушки” *Caragana versicolor* Benth, *C. gerardiana* Benth (Fabaceae). С поздним сезоном экспедиции, возможно, связан и тот факт, что Т.В. Крестовской не удалось найти ожидаемый вид *Eriophyton tibeticum* (Vatke) Ryding (syn. — *Stachys tibetica* Vatke, Lamiaceae), который встречается в аналогичных, крайне аридных условиях на юго-востоке более северного индийского штата Ладак.

Третий, последний, тоже недельный срок экспедиции, хотя и осуществлялся согласно плану, но был наиболее непредсказуемым, так как проходил большей частью в совсем нетуристических восточных и юго-восточных районах Химачал-Прадеш. Мы ночевали в бедных гостиницах, а иногда просто в палатках, питались в местах, где впервые видели иностранцев. Тем не менее, последний этап экспедиции был самым удачным для новых ботанических находок и описания растительности. Спустившись с высокогорья, и переночевав в городе Рампур (Rampur, 924 м), на следующий день мы повернули на юго-восток в сторону города Рору (Rohru, 1554 м) по местной дороге, иногда переходящей из асфальтовой в грунтовую. Дорога то спускалась вниз, то поднималась, и даже незначительные изменения высоты позволяли фиксировать смены растительных

формаций. Вначале, поднявшись на небольшую гору (1350 м) над Рампуром, и в последний раз бросив взгляд на извилистую реку Сатледж, мы заинтересовались замечательным в своем роде растительным сообществом с участием кустарника *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae). В сосновом редколесье с доминантом *Pinus roxburghii* этот исходно австралийский вид заполнял соответствующий кустарниковый ярус сообщества, формируя вместе с натурализовавшимися здесь в полной мере эвкалиптами своеобразные и очень приятные для прогулок светлые леса. В травяном покрове были отмечены местная *Roylea cinerea* Wall. (Lamiaceae) и чужеродная американская инвазионная *Alternanthera pungens* Kunth (Amaranthaceae), стелющееся многолетнее растение, образующее плотные “коврики” побегов. Далее при подъеме бедные сообщества с *Pinus roxburghii* постепенно сменялись более богатыми вариантами леса с доминированием *Pinus wallichiana*, а затем на комплекс *Pinus wallichiana*—*Cedrus deodara*, и переходя, наконец, в чистые кедровники с выраженным кустарниковым ярусом. На высоте около 2300 м, в тенистом влажном ущелье нам встретилось интересное растительное сообщество, в котором единственным доминантом был *Aesculus indica* Hook. Около деревни Сунгри (Sungri), в области водораздела бассейна рек Инда и Ганга, на высоте 2600 м, мы увидели лес с доминированием хвойных *Pinus wallichiana*—*Abies pindrow*—*Picea smithiana*, с насыщенным вторым ярусом лиственных деревьев, а под их пологом — кустарников и многолетних высоких трав. Только в этом месте был отмечен бересклет *Euonymus fimbriatus* Wall. (Celastraceae). Из неоднократно встречаемых ранее видов, здесь обычны *Rhododendron arboreum* и *Prinsepia utilis*, а из новых — *Cotoneaster affinis* Lindl. (Rosaceae). После ночевки в палаточном кемпинге Чаншал (Chanshal) на высоте 2730 м на крутом склоне горы, восточнее поселка Чиргаон (Chirgaon, 2086 м), чуть выше, на высоте 2750 м в сосново-кедровом лесу *Pinus wallichiana*—*Cedrus deodara* наиболее заметными элементами оказались кустарник *Viburnum grandiflorum* Wall. (Adoxaceae), лиана *Parthenocissus semicordata* Planch. (Vitaceae) и цветущие травы *Anaphalis triplinervis* C.B. Clarke (Asteraceae), *Fragaria nubicola* Lindl. (Rosaceae), *Bistortia amplexicaulis* (D. Don) Greene (Polygonaceae). В тот же день, спустившись вниз к реке Паббар — притоку Ганга, и проехав вверх по ее течению, недалеко от деревни Баршил (Barshil), на высоте 1900 м мы попали в обильный древесными видами конскокаштановый лес с обильным подростом, переплетенным лианами. Из деревьев второго яруса особо выделялись *Ilex dipyrrena*, *Celtis tetrandra* Roxb. (Ulmaceae), среди кустарников — впервые встреченные здесь *Corylus jacquemontii* Decne. (Betulaceae), *Staphylea emodi* Wall. (Staphyleaceae), *Philadelphus tomentosus* Wall. (Hu-

drangeaceae), *Neolitsea pallens* Momiy. et H. Hara (Lauraceae) и уже знакомые нам *Desmodium elegans*, *Rhododendron arboreum* и *Sarcococca saligna*. Новыми для нас видами оказались лианы *Ficus sarmentosa* Buch. Ham. (Moraceae) и *Actinidia callosa* Lindl. (Actinidiaceae). На другой стороне реки Паббар были найдены *Rosa brunonii*, а выше, на высоте 2550 м — *Prunus cornuta* Steud., *Sorbaria tomentosa* Rehder (Rosaceae) и *Lyonia ovalifolia* Drude (Ericaceae).

На следующий день, переночевав в поселке Хаткоти (Hatkoti, 1350 м), мы сделали несколько остановок в кедровом лесу на высоте 2350—2520 м. Этот лес также был богат многочисленными видами растений и отличался четкой ярусностью. Во втором ярусе были представлены *Quercus leucotrichophora*, *Acer cappadocicum*, *Ficus palmata* subsp. *virgata*, *Corylus jacquemontii* (дерево до 20 м высотой, напоминающее кавказский вид *Corylus colurna* L., а не наш многостольный орешник *Corylus avellana* L.). Среди кустарников выделялись *Viburnum grandiflorum*, *Daphne papyracea* Wall. (Thymelaeaceae), а из лиан — *Hedera nepalensis*. В травянистом ярусе привлекали внимание пальмовидные листья *Molinieria capitulata* Herb. (Hypoxidaceae), цветущая *Aster falconeri* Hutch. (Asteraceae), а также папоротники *Pteris cretica* L. (Pteridaceae), *Pteris cretica* L. subsp. *laeta* (Ettingsh.) Fraser-Jenk., *Diplazium maximum* C. Chr. (Athyraceae).

После двух ночевки в Хаткоти мы отправились в сторону низовьев реки Паббар, далее вдоль реки Тонс (также приток Ганга). Дорога шла по западной границе штата Уттаракханд, но скоро снова вернула нас в штат Химачал-Прадеш, в юго-восточный округ Сирмур. На высоте 800—1000 м на склоне невысоких гор Шивалик мы увидели несколько интересных, сменяющих друг друга субтропических растительных сообществ. На каменистых утесах среди зарослей кустарников четко выделялись отдельные экземпляры аборигенной финиковой пальмы *Phoenix sylvestris* (L.) Roxb. (Arecaceae) до 8 м в высоту. Также неожиданным было увидеть в другом ущелье на такой же высоте скорее всего природную рощу *Olea europaea* L. subsp. *cuspidata* Cif. (Oleaceae). На каменистых насыпях сорничал американский вид *Solanum erianthum* D. Don (Solanaceae). Дерево туна — *Toona ciliata* M. Roem. (Meliaceae) — с широким ареалом в Юго-Восточной Азии — мы отметили на краю небольшой деревни, на уровне 1400 м, где оно превышало 10 м в высоту и обильно плодоносило в это время года.

Поднявшись до 2300 м, южнее поселка Харипурдхар (Haripurdhar), мы обнаружили роскошные в своей выразительности естественные дубовые леса из *Quercus leucotrichophora* в сочетании с древовидным рододендром *Rhododendron arboreum*, сходные с теми, что встречали ранее в

Гхарвале. В кустарниковый ярус здесь входили *Neolitsea pallens*, *Sarcococca saligna* и *Daphne papyracea*. Также нам удалось определить вид кизильника — *Cotoneaster microphyllus* Wall. (Rosaceae), небольшие (до 60 см) кусты которого в обилии росли и нередко служили в качестве почвопокровного растения. Проехав чуть дальше, на небольшом участке мы встретили замечательный образец чистого рододендрового леса, деревья в котором имели толстые стволы и достигали 15 м в высоту и были густо оплетены лианами. Спустившись до высоты 1870 м, мы были очарованы розовым “туманом” на опушке леса — это зацвели деревья дикой гималайской черешни *Prunus cerasoides* Buch.-Ham. (Rosaceae), единственный вид этого широко представленного в Западных Гималаях рода, цветущий осенью. Внеплановая остановка, вызванная проколом шины одной из машин на высоте 1160 м, оказалась для ботаников весьма интересной. Здесь мы обнаружили редкостойный лес известного своей красотой и запахом цветков представителя сем. Combretaceae — *Terminalia bellirica* Roxb., высотой 10–15 м. В этом месте также дико произрастал *Phyllanthus emblica* L. (Phyllanthaceae), или амла, плоды которого содержат большое число витаминов, употребляются в пищу в свежем виде или в составе различных индийских блюд, а сам вид широко введен в культуру. На каменистых склонах вместе с этими растениями часто встречался уже упоминавшийся древесный вид сиссу — *Dalbergia sissoo*.

Под вечер 22 октября мы подъехали к конечной точке всего маршрута экспедиции — самому большому в штате Химачал-Прадеш озеру Ренука (Renuka lake), расположенному на высоте 672 м в пределах заповедной территории, месту святому и почитаемому. Здесь нет населенных пунктов, магазинов, а на берегу озера построены только индуистский храм и гостиница, в которой мы остановились. Окружающее природное пространство представлено разнообразием животных — птиц, рыб, летучих мышей, обезьян, змей в естественной их среде, копытных и хищников — в вольерах. В прибрежной части культивируется множество тропических и субтропических растений, часть из них почитаемы в индуизме и буддизме — *Ficus religiosa* L., *F. benghalensis* L. (Moraceae), *Neolamarckia cadamba* (Roxb.) Bosser (Rubiaceae), *Alstonia scholaris* (L.) R. Br. (Apocynaceae), виды *Cassia* L. и *Bauhinia* L. (Fabaceae). В водах озера, кроме прекрасного лотоса *Nelumbo nucifera* Gaertn. (Nelumbonaceae), цветут в это время и плодоносят виды кувшинок *Nymphaea* L. (Nymphaeaceae). В качестве декоративных высажено много чужеродных таксонов — видов *Eucalyptus* L’Her (Myrtaceae), *Duranta erecta* L. (Verbenaceae), *Cascabela thevetia* (L.) Lippold (syn. *Thevetia peruviana* K. Schum., Apocynaceae), *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae). Поднявшись от озера по-

выше в горы, на высоте 700–800 м обнаружили сходный с саловым по своему составу лес, но без самого доминанта — сала *Shorea robusta* C.F. Gaertn. (Dipterocarpaceae)! Верхний ярус этого невысокого леса составляли виды *Bauhinia* L., а второй определяли невысокие (до 6 м) деревья и кустарники — *Murraya paniculata* (L.) Jack (Rutaceae), *Senna surattensis* H.S. Irwin — Barneby (Fabaceae), *Woodfordia fruticosa* (L.) Kurz (Lythraceae).

В ходе экспедиции основное внимание мы уделяли видам растений из естественных сообществ, отмечая при этом и чужеродные в них виды. Однако в озеленении больших и малых населенных пунктов Индии, в посадках по краям дорог используется много адвентивных растений с широкой географией, большинство которых проявляют агрессивные тенденции и приобретают статус инвазионных. Работа по составлению списка древесных экзотов штата Химачал-Прадеш началась еще в 2008–2013 годах по результатам исследований культивируемых растений в западных и центральных округах штата (Чамба, Кангра, Хамирпур, Манди, Куллу) Г.А. Новицкой и С.А. Потаповой и рассмотрена в их работах (Novitskaya, Potapova, 2011, 2015). Также были учтены таксоны древесных растений из материалов индийских коллег (Jaryan et al., 2013). В ходе настоящей экспедиции, проходившей по северным, восточным и южным округам штата (Лахул и Спити, Киннаур, Шимла, Сирмур), а также повторно, через десять лет, с посещением нами центральных округов Манди и Куллу, список был дополнен до 190 таксонов чужеродных деревьев, кустарников и лиан. На высотах 1500–2000 м вдоль трассы маршрута нам нередко встречались *Grevillea robusta* A. Cunn. ex R.Br. (Proteaceae) и *Jacaranda mimosifolia* D. Don (Bignoniaceae) в плодах. В озеленении города Реконг Пео с удивлением мы обнаружили кактус *Cylindropuntia bigelovii* (Engelm) F.M. Knuth (Cactaceae). В удалении от населенных пунктов, обычно вдоль дорог и у реки нам встречались агавы. Так, на крутом склоне реки Сатледж росли *Agave angustifolia* Haworth, *A. cantula* Roxb., *A. sisalana* Perrine, а в похожем местообитании над рекой Тонс — *Agave americana* L. (Agavaceae). Вдоль дороги в округе Сирмур на высоте 900 м попадались цветущие и плодоносящие кусты американского паслена — “картофельного дерева” *Solanum erianthum* D. Don (Solanaceae). Для всего штата отмечено проникновение далеко на восток *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae) — в Реконг Пео округа Киннаур на высоте 2300 м. В этом же округе на сходных высотах отмечено культивирование хурмы *Diospyros kaki* L.f. (Ebenaceae), инжира *Ficus carica* L. (Moraceae), винограда *Vitis vinifera* L. (Vitaceae). Еще выше здесь же, на высоте 2650 м зафиксировано плодоношение граната *Punica granatum* L. (Punicaceae) и наличие абрикосовых садов. В округах

Киннаур, Шимла и Лахул-Спити вплоть до высоты 3500 м повсеместно заложены яблоневые плантации. Мы попали на период сбора урожая — крупных, обычно красных яблок, которые известны как “киннаурские”. За последние 10 лет в садоводстве штата широко распространилось использование феромонных ловушек от насекомых-плодожорок и защита от птиц окутыванием крон созревающих плодовых деревьев сквозной тканью (кроны деревьев “в марле” на плантациях яблонь и хурмы в округах Куллу и Киннаур мы наблюдали неоднократно).

В заключение следует сказать, что перед ботаниками, участниками экспедиции в Западные Гималаи, по понятным и объективным причинам задачи системного изучения флоры и растительности, естественной и культурной, не ставились, да и не могли бы быть выполнены. Сборы носили точечный и фрагментарный характер, обусловленный сложностями перемещения в горной местности и кратковременностью работы на малознакомой территории. Тем не менее, важен как сам факт работы отечественных исследователей в этой горной стране, так и приобретение российскими учеными новых знаний о природе Индии, фиксации ими определенных закономерностей в растительном покрове. Кроме того, сотрудниками Ботанического института РАН был собран гербарный материал (более 500 листов), который представляет непреходящую ценность, и будет после обработки включен, практически через 150 лет после предыдущих коллекторов (J.E. Winterbottom, J.F. Duthie и некоторых др.), в коллекционный фонд Гербария ЛЕ. Несмотря на не самый удачный для гербарных сборов осенний месяц, специалисту по губоцветным удалось внести свою лепту в общее дело, доставив материал как по самым обычным представителям этой группы (например, *Isodon rugosus*), так и гораздо более редким (*Micromeria biflora* (L.) Huds., *Dracocephalum heterophyllum* Benth., *Nepeta spicata* Benth. и др.). Сотрудником Главного ботанического сада РАН были идентифицированы многие виды лесных сообществ, а также собран значительный растительный материал (черенки, плоды, семена) для пополнения коллекций ГБС, который уже передан в лаборатории тропических растений, дендрологии, декоративных растений и молекулярной систематики растений. Некоторые из этих растений, включая эндемиков Гималаев, никогда ранее в сад не привозились, и теперь могут пройти интродукционные испытания как в открытом, так и в защищенном грунте. Опытным садоводом-дендрологом в процессе экспедиционных маршрутов найдены и определены многие новые виды культивируемых в штате Химачал-Прадеш растений.

По итогам экспедиции на мероприятиях разного масштаба и тематики были представлены

устные научные доклады, в частности, на почетной сессии в историческом зале штаб-квартиры Русского географического общества (Санкт-Петербург, 11.01.2023), Ученом Совете ГБС РАН (Москва, 26.12.2022), заседании кафедры ботаники, селекции и семеноводства РГАУ—МСХА (Москва, 14.03.2023).

БЛАГОДАРНОСТИ

Приносим свою искреннюю благодарность Льву Яковлевичу Боркину (ЗИН РАН) и Надежде Игоревне Неупокоевой, благодаря энтузиазму и организационным усилиям которых состоялась эта экспедиция.

Работа С.Ю. Золкина выполнена в рамках государственного задания Главного ботанического сада РАН № 075-00745-22-01 по теме “Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения” (№ госрегистрации 122042700002-6). Работа Т.В. Крестовской выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема N AAAA-A18-118022090078-2 — “Гербарные фонды БИН РАН (история, сохранение, изучение и пополнение)”, раздел А — “Коллекции сосудистых растений”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Chowdhery H.J. 1999. Himachal Pradesh. — In: Floristic Diversity and Conservation Strategies in India. Vol. 2. Calcutta. P. 845–904.
- [Borkin et al.] Боркин Л.Я., Андреев А.В., Ганнибал Б.К., Литвинчук С.Н., Скворцов В.В., Скоринов Д.В. 2017. Западно-Гималайский проект Санкт-Петербургского союза ученых. Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. — В кн.: Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. СПб. С. 36–45.
- [Gannibal] Ганнибал Б.К. 2021. О фитоценотической границе в Гархвальском районе Западных Гималаев (Индия). — В кн.: Российские исследования Гималаев и Тибета-2021: природа и культура. СПб. С. 53–56.
- Jaryan V., Uniyal S.Kr., Gupta R.C., Singh R.D. 2013. Alien Flora of Indian Himalayan State of Himachal Pradesh. — Environ. Monit. Assess. 185 (7): 6129–6153. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-3013-2>
- [Novitskaya, Potapova] Новицкая Г.А., Потапова С.А. 2011. Дендрологические экскурсии в северной Индии. — В кн.: Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. Т. 1. М. С. 164–171.
- [Novitskaya, Potapova] Новицкая Г.А., Потапова С.А. 2015. Ботанические сады и интродукционные центры Дели и северных штатов (Химачал Прадеш, Джамму-Кашмир (Ладакх)) Индии. — В кн.: Материалы V Междунар. науч. конф., посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского гос. ун-та “Проблемы изучения растительного покрова Сибири”. Томск. С. 324–327.

[Shatko, Potapova] Шатко В.Г., Потапова С.А. 2022. История изучения гербарной коллекции института гималайских исследований “Урусвати” (Индия, Нагар). — История науки и техники. 2: 16–38.

Singh K.N., Gopichand, Kumar A., Lal B., Todaria N.P. 2008. Species diversity and population status of threatened plants in different landscape elements of the Rohtang Pass, western Himalaya. — Journal of Mountain Science. 5 (1): 73–83.

BOTANICAL RESULTS OF THE 6TH WEST HIMALAYAN INTERDISCIPLINARY BIOGEOGRAPHIC EXPEDITION TO THE INDUS AND GANGES INTERFLUVE

S. Yu. Zolkin^{a, #}, T. V. Krestovskaya^{b, ##}, B. K. Gannibal^{c, ###}, and G. A. Novitskaya^{d, ####}

^a*N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia*

^b*Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia*

^c*Saint Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7–9; St. Petersburg, 199034, Russia*

^d*Russian Association of Researchers of the Himalaya and Tibet, Independent Scientist
Moscow, Russia*

[#]*e-mail: szolkin@mail.ru*

^{##}*e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru*

^{###}*e-mail: b.gannibal@spbu.ru*

^{####}*e-mail: galina-novitskaya@mail.ru*

The article presents some scientific results of the 6th Western Himalayan Interdisciplinary Biogeographical Expedition of the St. Petersburg Union of Scientists. The flora and vegetation types of the central part, north-east, east and south-east of Himachal Pradesh state (India) were studied. The expedition participants studied plants at altitudes from 200 to 4600 meters. The difficult terrain, the variety of combinations of rocks, soil types, as well as abrupt changes in meso- and microclimatic conditions significantly influenced the nature of vegetation and the composition of flora, the definition of phytocenotic boundaries, the search for rare plants and the clarification of their ecology. Attention was also paid to cultivated component in plant communities. The article, based on the professional interests and individual view of each of the authors, briefly represents the diversity of vegetation along a route of almost 2000 km, passing through all the vertical zonality of the Western Himalayan biogeographical province.

Keywords: vegetation, flora, Western Himalayas, Himachal Pradesh, India

ACKNOWLEDGEMENTS

We offer our sincere thanks to Lev Yakovlevich Borkin (Zoological Institute RAS) and Nadezhda Igorevna Neupokoeva, thanks to whose enthusiasm and organizational efforts this expedition took place.

The work of S.Y. Zolkin was carried out in accordance to the institutional research project of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences No. 122042700002-6 “Biological diversity of natural and cultural flora: fundamental and applied issues of study and conservation”. The work of T.V. Krestovskaya was carried out within the institutional research project of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences No. AAAA-A18-118022090078-2 “Herbarium funds of the BIN RAS”, section A “Collections of vascular plants”.

REFERENCES

- Chowdhery H.J. 1999. Himachal Pradesh. — In: Floristic Diversity and Conservation Strategies in India. Vol. 2. Calcutta. P. 845–904.
- Borkin L.J., Andreev A.V., Gannibal B.K., Litvinchuk S.N., Skvortsov N.N., Skorinov D.V. 2017. Zapadno-Gimalayskiy proekt Sankt-Peterburgskogo soyuza uchenykh. Rossiyskie gimalayskie issledovaniya: vchera, segodnya, zavtra [The Western Himalayan project of the St. Petersburg Union of Scientists. Russian Himalayan studies: yesterday, today, tomorrow]. — In: Rossiyskie gimalayskie issledovaniya: vchera, segodnya, zavtra. Sankt-Peterburg. P. 36–45 (In Russ.).
- Gannibal B.K. 2021. O fitotsenoticheskoy granitse v Garkhval'skom rayone Zapadnykh Gimalayev (Indiya) [About the phytocenotic border in the Garhwal region of the Western Himalayas (India)]. — In: Rossiyskie issledovaniya Gimalayev i Tibeta-2021: priroda i kul'tura. Sankt-Peterburg. P. 53–56 (In Russ.).

- Jaryan V., Uniyal S.Kr., Gupta R.C., Singh R.D. 2013. Alien Flora of Indian Himalayan State of Himachal Pradesh. — *Environ. Monit. Assess.* 185 (7): 6129–6153. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-3013-2>
- Novitskaya G.A., Potapova S.A. 2011. Dendrologicheskie ekskursii v severnoy Indii [Arboretum tours in Northern India]. — In: *Drevesnye rasteniya: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya*. Vol. 1. Moscow. P. 164–171 (In Russ.).
- Novitskaya G.A., Potapova S.A. 2015. Botanicheskie sady i introduktsionnye tsentry Deli i severnykh shtatov (Himachal Pradesh, Dzhammu-Kashmir (Ladakh)) Indii [Botanical Gardens and Introduction Centers of Delhi and northern states (Himachal Pradesh, Jammu-Kashmir (Ladakh)) India]. — In: *Materialy V mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii posvyashchennoy 130-letiyu Gerbariya im. P.N. Krylova i 135-letiyu Sibirskogo botanicheskogo sada Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* “Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri” Tomsk. P. 324–327 (In Russ.).
- Shatko V.G., Potapova S.A. 2022. The history of the study of the herbarium collection of the institute of Himalayan research “Urusvati” (India, Naggar). — *History of Science and Engineering*. 2: 16–38 (In Russ.).
- Singh K.N., Gopichand, Kumar A., Lal B., Todaria N.P. 2008. Species diversity and population status of threatened plants in different landscape elements of the Rohtang Pass, western Himalaya. — *Journal of Mountain Science*. 5 (1): 73–83.