

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

11

ноябрь



НАУКА  
— 1727 —



**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 109**

**№ 11**

---

MOSCOW 2024

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)

*Managing editor M. O. Nabatova-Azovskaya*  
*Executive editor of the issue L. V. Averyanov*

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.nabatova-azovskaya@mail.ru

**Moscow 2024**

© Russian Academy of Sciences, 2024  
© Compilation Editorial board  
of “Botanicheskii Zhurnal”, 2024

# СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 109, номер 11, 2024

---

## СООБЩЕНИЯ

- Бриофлора техногенных ландшафтов Подмосковского бурогоугольного бассейна  
*Н. Н. Попова* 1079
- Сообщества широколиственно-кедровых папоротниково-осоково-хлорантовых лесов на территории Сихотэ-Алиня  
*Т. А. Комарова, Н. В. Терёхина, С. Г. Глушко, Н. Б. Прохоренко* 1104
- Ботанико-географическое своеобразие урочища “Устье реки Тонель” (охранная зона Путторанского заповедника)  
*Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов* 1121
- Биоклиматическое моделирование высотно-поясной структуры растительного покрова Алтае-Саянского оробиома  
*М. В. Бочарников* 1134

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Cystocoleaceae (Mycosphaerellales, Lichen-Forming Ascomycota) – новое семейство для лихенофлоры Кавказа  
*И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс* 1163
- Asclepias syriaca* (Аросунасеае) – новый вид для флоры Дагестана  
*З. М. Асадулаев, З. И. Абдурахманова* 1167

## РЕЦЕНЗИЯ

- Рецензия. Ачимова А. Растительная пища алтайцев. Издание второе, дополненное и исправленное. Горно-Алтайск: Литературно-издательский Дом “Алтын-Туу”, 2023. 152 с., 101 цв. илл., тир. 300 экз. ISBN 978-5-6048868-5-4. Ачимова А.А. Растительная пища алтайцев. Барнаул: Арусвати, 2020. 132 с., 12 цв. илл., тир. 150 экз. ISBN 978-5-6040527-5-4  
*В. М. Доронькин* 1173
-



# CONTENTS

---

---

**Vol. 109, number 11, 2024**

---

---

## COMMUNICATIONS

Bryoflora of technogenic landscapes of the Podmoskovye Brown Coal Basin <i>N. N. Popova</i>	1079
Broad-leaved-korean pine fern-sedge-chlorantus forest communities in Sikhote-Alin <i>T. A. Komarova, N. V. Terekhina, S. G. Glushko, N. B. Prokhorenko</i>	1104
Botanical-geographical peculiarity of the tract “Tonel River Mouth” (protection zone of the Putorana Reserve) <i>E. B. Pospelova, I. N. Pospelov</i>	1121
Bioclimatic modeling of altitudinal structure of vegetation cover in Altai-Sayan orobiome <i>M. V. Bocharnikov</i>	1134

---

## FLORISTIC RECORDS

Cystocoleaceae (Mycosphaerellales, Lichen-Forming Ascomycota), a new family to the lichen flora of Caucasus <i>I. N. Urbanavichene, G. P. Urbanavichus</i>	1163
<i>Asclepias syriaca</i> (Apocynaceae), a new species to the flora of Dagestan <i>Z. M. Asadulaev, Z. I. Abdurakhmanova</i>	1167

---

## REVIEW

A review. Achimova A. Plant food of the Altai people. 2nd ed., augmented and corrected. Gorno-Altaysk: Literary Publishing House “Altyn-Tuu”, 2023. 152 p., 101 color figs., 300 copies. Achimova A.A. Plant food of the Altai people. Barnaul: Arusvati, 2020. 132 p., 12 color figs., 150 copies <i>V. M. Doronkin</i>	1173
---	------

---

---

---

---

СООБЩЕНИЯ

---

---

## БРИОФЛОРА ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ПОДМОСКОВНОГО БУРОУГОЛЬНОГО БАССЕЙНА

© 2024 г. Н. Н. Попова<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Воронежская государственная академия спорта  
ул. Карла Маркса, 59, Воронеж, 394000, Россия  
e-mail: leskea@vmail.ru

Поступила в редакцию 12.01.2024 г.  
Получена после доработки 26.02.2024 г.  
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Целью исследования явилось проведение комплексного анализа бриофлоры техногенных ландшафтов Подмосковного буроугольного бассейна и оценка их роли в сохранении редких мохообразных. В составе бриофлоры выявлено 124 вида (16 печеночников из 9 семейств и 107 видов мхов из 24 семейств). В сложении мохового покрова техногенных ландшафтов преобладают виды с баллом 1 (редкие виды с очень низким покрытием) — 44%, на втором месте виды с баллом 2 (довольно низкая с локальной встречаемостью и относительно низким покрытием) — 32%.

В структуре карьерно-озерных ландшафтов по видовому разнообразию выделяются аквальные и склоновые — по 40 видов, старовозрастные сосновые насаждения (35); на гривах выявлено 30 видов, на каменистых бортах карьеров, в оврагах и во фрагментах естественных дубово-липовых лесов — по 25, на шлейфах, инфраструктурных объектах — по 20, на пустошах — 10, в ложбинах стока — 7. Наибольшее количество видов отмечено на относительно сформированных почвах — 60, на крупных глыбах камней — около 30, на древесных субстратах — 24 вида. На субстратах с наиболее экстремальными условиями среды (угольные грунто-смеси, намывные почвы, рухляк) произрастает 22–28 видов, преобладают верхоплодные мхи, высокоактивные и регулярно спороносящие, ацидофильные мезофиты, а также антропо-тернатные виды, безразличные к химизму субстрата и степени его увлажнения.

Техногенные ландшафты Подмосковного буроугольного бассейна являются местом произрастания большого количества редких видов (около 20% видового состава), 6 видов занесены в региональные Красные книги. Целесообразна охрана наиболее ценных объектов в ранге памятника природы или охраняемого ландшафта местного значения.

**Ключевые слова:** активность вида, бриофлора, видовое разнообразие, карьеры, мохообразные, охраняемые виды, редкие виды, терриконы, угледобыча, элементы ландшафта, эколого-субстратное распределение

DOI: 10.31857/S0006813624110011, EDN: OKJDGW

Подмосковский буроугольный бассейн приурочен к южному и западному крыльям Московской антеклизы и расположен на территориях Тверской, Смоленской, Калужской, Тульской и Рязанской областей. История его освоения насчитывает около 300 лет. Начало организованной добычи угля, как и прочих полезных ископаемых, было положено Петром Великим. Уже в 1701 г. Н. Демидову были пожалованы земли в Щегловской засеке близ Тулы

для обеспечения топливом чугунолитейных и оружейных заводов. В 1722 г. были открыты угленосные месторождения в Рязанской губернии. Систематическая добыча угля в Тульской губернии, которая началась в середине XVIII в. в Богородицком уезде, связана с именем графа Бобринского.

Угленосность бассейна определена бобринскими и отчасти тульскими отложениями визейского яруса нижнего карбона. Глубина

залегания угольных пластов колеблется от 20 до 150 м, мощность — от 1 до 4 м. Несмотря на низкое качество бурого угля (низкая теплотворная способность, высокая влажность, высокое содержание серы и летучих веществ), сложные геологические условия его добычи (чередование тонких угленосных слоев с пустой породой; их обводненность, вызывающая необходимость постоянной откачки воды; газификация шахтного воздуха вследствие быстрого окисления и др.) угледобыча интенсивно развивалась, что было обусловлено значительными потребностями в энергоресурсах государства. Пик добычи приходился на середину XX столетия, причем в это время подавляющее большинство шахт располагалось на территории Тульской области. В конце 1950-х гг. помимо шахтного способа добычи стал внедряться и более дешевый способ — открытая разработка (угольные разрезы Кимовский, Ушаковский, Богородицкий, Грызловский) и использование струй воды высокого давления. Однако с появлением новых источников топлива и освоением нефтегазоносных месторождений Сибири, Подмосковный бурогольный бассейн потерял для страны свое значение, шахты быстро закрывались, промышленная добыча угля в Тульской области полностью прекратилась в 2009 г. Единственный действующий Петрушевский разрез (близ пос. Горловка) остается в настоящее время в Рязанской области.

Формирование техногенных ландшафтов карьерно-отвального типа, свойственного районам угледобычи, сопровождалось полным уничтожением растительности и почвенного покрова на больших площадях (тысячи гектаров), созданием карьеров, отвалов, терриконов, озер и других новых форм рельефа, а также активизацией карстовых процессов и геохимического переноса. Несмотря на прекращение угледобычи негативные воздействия на природные экосистемы сохраняются до сих пор (Krasavin, 1991; Potapenko, 2012; Kachurin et al., 2015; Terrikony', 2015; Baraboshkina et al., 2015).

Круг изучаемых вопросов, связанных с влиянием угледобычи на окружающую среду, очень широк, и касается в основном геохимических аспектов и экологической реабилитации ландшафтов. Видовой состав и экологические особенности мохообразных, которые одними из

первых заселяют экстремальные местообитания угледобычи, изучены недостаточно; а по территории Подмосковного бурогольного бассейна такие сведения почти полностью отсутствуют. Указанные обстоятельства обусловили актуальность настоящего исследования, целью которого явилось проведение комплексного анализа бриофлоры техногенных ландшафтов и оценка их роли в сохранении редких мохообразных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исторически старый и интенсивно разрабатываемый район угледобычи расположен в лесостепной части Тульской области на водоразделах рек Упы, Дона, Осетра (Fedotov, Vasil'ev, 1979). Для него характерна высокая концентрация населенных пунктов, промышленных предприятий и густая транспортная сеть. Рельеф представляет собой пологоволнистую равнину, слабо расчлененную речными долинами и измененную последующими эрозионными и техногенными процессами. Почвенный покров водораздельных участков представлен черноземами выщелоченными и оподзоленными. Естественных злаково-разнотравных луговых степей и широколиственных лесов практически не осталось. Незначительные фрагменты степных сообществ можно обнаружить лишь по склонам балок в Кимовском и Богородицком административных районах, в этих же районах сохранились отдельные массивы широколиственных лесов. В результате подземной добычи угля под горными выработками формируются просадки грунта, заполняемые водой и активизирующие карстовые процессы. Значительные площади на территории угледобычи заняты ветландами — обширными низинами, заболоченными или слабо обводненными и заросшими водно-болотной и луговой растительностью. Относительно ровные пространства, малопригодные для земледелия, заняты вейниковыми и вейниково-бобовыми сообществами; на отвалах и пологих склонах терриконов формируются разреженные березняки. Растительность на терриконах и отвалах формируется медленно в результате естественного самозарастания. Рекультивация карьерно-отвальных ландшафтов значительных масштабов не имела, обычно она

ограничивалась засыпкой выработанных пространств вскрышными породами, лишь в некоторых случаях проведена фитомелиорация соновыми насаждениями (Кимовский разрез). В ряде отработанных карьеров в последние годы вновь началась активная добыча сопутствующих полезных ископаемых, в частности глины (Грызловский разрез).

Второй район, где имеются крупные карьерно-озерные комплексы, расположен на северо-западе области (Суворовский р-н) в полосе приокских хвойно-широколиственных лесов. Этот район значительно отличается по своим природным характеристикам, что нашло отражение в особенностях бриофлоры.

Сборы мохообразных на территории южной части Подмосквовного бурогольного бассейна (Тульская, Рязанская области) проводились маршрутным методом в течение 2018–2023 гг. Камеральная обработка осуществлялась с применением общепринятых бриологических методик. Изучено более 30 объектов — как отдельных терриконов, так и крупных карьерно-озерных комплексов. Идентифицировано около 500 образцов. Гербарные сборы мохообразных хранятся в фондовом гербарии заповедника “Галичья гора” (VU). Номенклатура видов дана по сводкам мхов и печеночников России: (Potemkin, Sofronova, 2009; Moss flora of Russia, 2017; 2018; 2020, 2022). Некоторые объекты проиллюстрированы фотографиями автора. Принятые сокращения: ТУЛ — Тульская, РЯЗ — Рязанская области. Пункты сбора (рис. 1) пронумерованы:

#### *Тульская область*

##### **Богородицкий район:**

1 — 3 км к северо-западу от пос. Бегичевский (53°48'23"N 38°17'09"E), 22.11.2018, 24.10.2020;

2 — 2 км к северо-западу от с. Корсаково (53°46'01"N 38°18'38"E), 22.11.2018;

3 — 1 км к юго-западу от дер. Степановка (53°48'12"N 37°59'26"E), 22.11.2018, 24.10.2020;

4 — пос. Красницы (53°47'16"N 38°18'41"E), 13.10.2018.

##### **Кимовский район:**

5 — 2 км к востоку от дер. Карачево (53°56'53"N 38°34'24"E), 16.10.2018;

6 — 3 км к северо-западу от с. Покровское, урочище Кимовские озера (53°56'13"N 38°35'11"E), 16.10.2018;

7 — дер. Ренево (53°55'49"N 38°27'51"E), 24.10.2020;

8 — дер. Ушаково (53°52'17"N 38°24'53"E), 10.11.2019, 21.10.2022;

9 — пос. Ясный (53°58'09"N 38°37'46"E), 16.10.2018;

10 — с. Люторичи (53°55'01"N 38°25'14"E), 10.11.2019;

11 — 1 км к западу от с. Пронь, шахта № 39 (54°02'16"N 38°30'19"E), 17.06.2017;

32 — 2 км к юго-востоку от дер. Белоозеро (54°02'16"N 38°30'19"E), 14.10.2023.

##### **Киреевский район:**

12 — 1 км к северу от пос. Подлипковский (53°58'40"N 37°44'14"E), 14.10.2019, 06.07.2021;

13 — пос. Приупский, шахта № 6 (53°55'19"N 37°45'16"E), 14.10.2019;

14 — пос. Головлинский, шахта № 9 (53°56'27"N 37°46'24"E), 14.10.2019;

15 — 3 км к западу от с. Дедилово (53°58'58"N 37°54'44"E), 14.10.2019;

16 — 1 км к западу от дер. Панино, шахта № 17 (53°56'47"N 37°48'03"E), 14.10.2019.

##### **Новомосковский район:**

17 — 2 км к северу от пос. Ширинский (54°05'33"N 38°21'12"E), 06.07.2021;

18 — 7 км к востоку от пос. Бельковский, Грызловский разрез (54°10'17"N 38°10'32"E), (54°10'31"N 38°11'16"E), (54°10'54"N 38°15'35"E), 21.07.2021, 19.06.2022;

19 — 2 км к югу от с. Акульшино (54°10'35"N 38°21'12"E), 21.07.2021.

##### **Суворовский район:**

20 — 3 км к востоку от с. Кулешово (54°01'32"N 36°23'47"E), 07.08.2019;

21 — 3 км к западу от дер. Безово (54°04'45"N 36°24'35"E), 07.08.2019;

22 — 5 км к югу от г. Суворов (54°04'30"N 36°30'05"E), 07.08.2019, 12.09.2021, 23.07.2022.

##### **Узловский район:**

23 — 3 км к востоку от дер. Кондуки, урочище Романцевские горы (53°50'43"N 38°23'13"E), 22.11.2018;

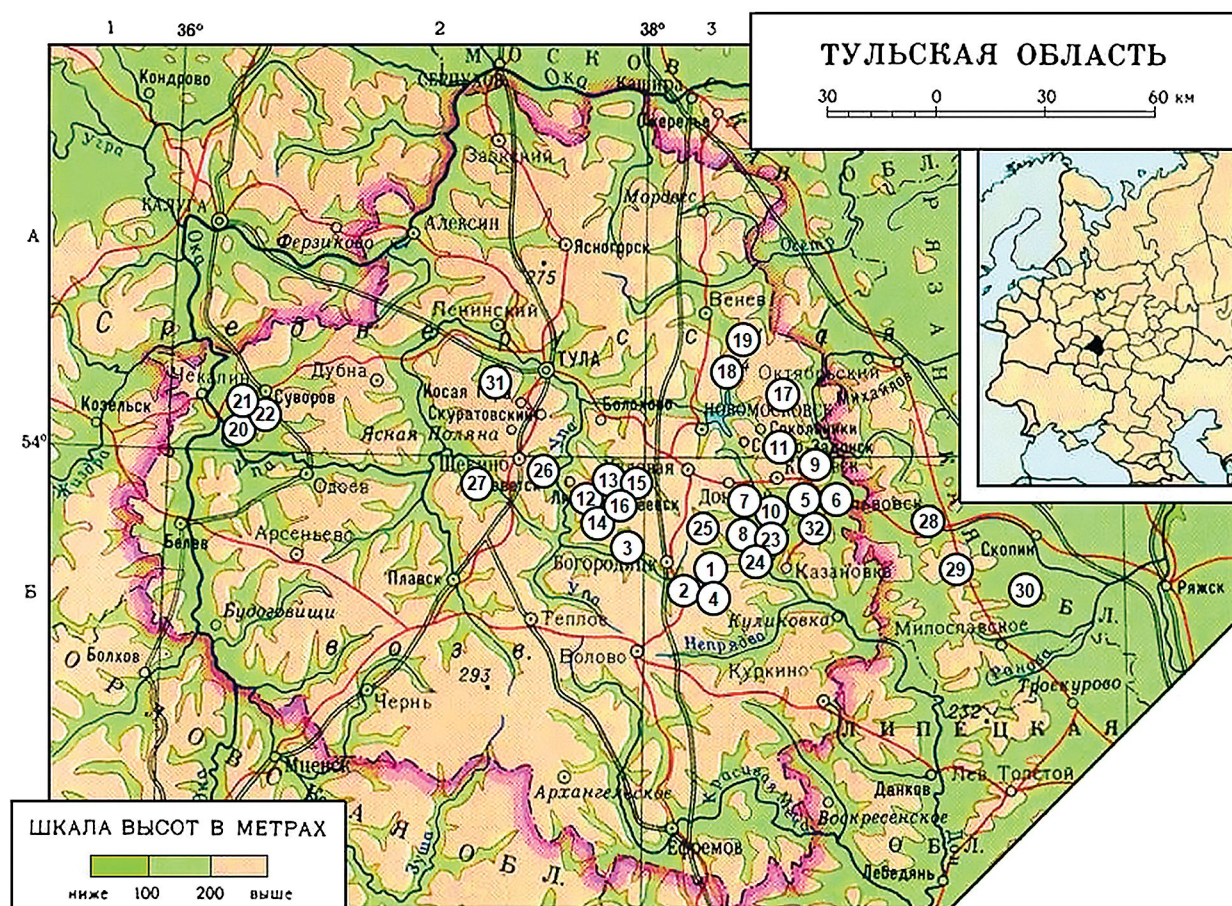


Рис. 1. Места находений изученных объектов. Номера соответствуют перечню объектов в тексте статьи.

Fig. 1. Locations of the studied objects. The numbers correspond to the list of objects in the text of the article.

24 – 3 км к юго-западу от дер. Пестово (53°51'31"N 38°21'01"E), 22.11.2018;

25 – с. Высоцкое (53°55'44"N 38°08'21"E), 21.07.2021.

#### Щекинский район:

26 – пос. Залесный (54°02'30"N 37°36'01"E), 19.07.2015;

27 – хутор Озерки (54°57'51"N 37°27'45"E), 29.06.2017;

31 – 2 км к востоку от дер. Воздремо, (54°01'36"N 37°23'23"E), 25.03.2023.

#### Рязанская область

#### Скопинский район:

28 – с. Петрушево, урочище Голубое озеро (53°53'56"N 39°00'06"E), 15.10.2018;

29 – 5 км к востоку от с. Князево, шахта № 6 (53°44'14"N 39°24'57"E), 01.08.2022.

#### Милославский район:

30 – Арцыбашевские шахты № 3, 59 (53°37'47"N 39°32'32"E), (53°41'06"N 39°34'04"E), 24.09.2020.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Характеристика объектов

Техногенные ландшафты на территории Тульской области представлены как отдельными терриконами, так и большими по площади (сотни гектаров) карьерно-отвалными и аквально-отвалными комплексами.

Бриофлора ОТДЕЛЬНЫХ ТЕРРИКОНОВ [4, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 26, 27, 30, 31; здесь и далее в квадратных скобках номера объектов] (рис. 2), как правило, окружены редкими березняками, в целом насчитывает около 25 видов, на отдельных объектах





Рис. 2. Террикон шахты № 17, объект 16.

Fig. 2. Spoil tip of mine No. 17, object 16.

количество видов варьирует от 7 до 20. Основу бриофлоры составляют виды антропо-толерантные, широко распространенные и обильные — *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *B. caespiticiu*m, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata*, *Leptobryum pyriforme*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*. Во всех объектах выявлена и *Endogemma caespiticia*, которую, наряду с *Dicranella cerviculata*, можно считать индикатором угольных субстратов. Из числа относительно редких в бриофлоре отдельных терриконов выявлены *Bryum kunzei* [27], *Weissia brachycarpa* [27], *Cephaloziella divaricata* [26], *Riccia sorocarpa* [31]. Существенно повышается уровень видового богатства терриконов (до 40 видов в целом и от 23 до 29 видов в отдельных объектах), к которым примыкают фрагменты естественных сообществ или в результате смыва с гидроотвалов формируются овраги и мелководные пересыхающие озера. В таких местообитаниях

выявлены: лесные эпифиты *Hypnum cupressiforme*, *Jochenia pallescens*, *Pseudoleskeella nervosa* [29], *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum* [16], виды лесной подстилки *Cirriphyllum piliferum* [15]; виды, приуроченные к почвенным обнажениям в лесных сообществах *Fissidens bryoides* [14, 15], *F. exilis* [29], *F. taxifolius* [14], *Pohlia bulbifera* [14]; эпиксил *Lophocolea heterophylla* [29], а также петрофиты *Schistidium apocarpum* [14, 26, 27, 31], *Tortula muralis* [14], произрастающие на отдельных кусках известняка или бетона.

Определенным эколого-ландшафтным своеобразием отличается объект 12, расположенный к северо-востоку от пос. Подлипковский и в 1 км к северу от пос. Гвардейский. Видимо, угледобыча осуществлялась здесь смешанным способом, в основном шахтным. В состав относительно небольшого по площади техногенного комплекса входят: отдельный крупный террикон, небольшое озеро, связанное с долиной



небольшой речки Скоморошки, березняки, заболоченное обширное понижение близ террикона, крутые борта карьера, изобилующие выходами известняков. Бриофлора весьма богата — 35 видов, причем большинство обильны. Здесь выявлен ряд видов, которые встречаются лишь в лесной части области, в Суворовских карьерах — *Calliergonella lindbergii*, *Campylium stellatum*, *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Scapania curta*. Единственное местонахождение имеет здесь *Sciuro-hypnum populeum*, собранный на глыбах известняка.

Ниже приводится краткая характеристика крупных УГОЛЬНЫХ РАЗРЕЗОВ, где наблюдается наиболее разнообразный спектр местобитаний. Для изученных объектов указаны местонахождения (см. рис. 1), общее количество выявленных видов мохообразных; перечислены редкие и интересные в эколого-географическом плане виды.

ГРЫЗЛОВСКИЙ РАЗРЕЗ (рис. 3). Является одним из старейших в Подмосковном буровугольном бассейне, расположен к северу от пос. Грызлово и к северо-западу от пос. Бельковский [18]. Представляет собой комплекс озер, заполнивших угольные карьеры, и относительно невысоких отвалов. В юго-западной части озерно-отвальные ландшафты пересекает русло небольшой р. Шатец. Южный борт карьера на небольшом протяжении представлен отвесными известняковыми скалами. В средней части отвалов наблюдаются выходы грунтовых вод, в сухое время года пересыхающие. Вся территория разреза заросла молодым березняком, заболоченные берега озер и русло реки — ивняками. В восточной части разреза начата разработка глин. В составе бриофлоры выявлено 32 вида, большая часть из которых с высоким постоянством встречается и в других изученных местонахождениях. Из числа интересных



Рис. 3. Голубые озера, Грызловский разрез, объект 18.

Fig. 3. Golubye Lakes, Gryzlovsky mine, object 18.

можно назвать *Barbula convoluta*, *Cephaloziella rubella*, *Endogemma caespiticia*, *Pellia endiviifolia*, *Warnstorfia fluitans*.

**КИМОВСКИЙ РАЗРЕЗ.** Расположен к юго-востоку от г. Кимовска, между селами Карачево и Покровское, местное название — Кимовские озера [5, 6, 32]. Представляет собой один из наиболее живописных вариантов карьерно-озерных ландшафтов Подмосковского буроугольного бассейна. Здесь имеют место как недавно заброшенные карьеры, окруженные многочисленными высокими терриконами, полностью лишенными какой бы то ни было растительности, так и старые выработки, заполненные цветными озерами и заросшие березняками. Борты карьеров северных и западных экспозиций представлены скалистыми обнажениями известняков, многочисленны небольшие заболоченные ручьи с обильным известняковым рухляком по днищам. Высокими показателями покрытия мохообразных и обилием редких видов отличаются карьерно-озерные комплексы близ с. Белоозеро [32], они были частично рекультивированы, в настоящее время здесь представлены довольно старые посадки (40–50 лет) сосны. В целом, бриофлора Кимовского разреза насчитывает 48 видов, среди них довольно много редко встречаемых в техногенных ландшафтах видов — *Bryum elegans*, *Plagiomnium ellipticum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Drepanocladus polygamus*, *Pseudoamblystegium subtile*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum fallax*; обращает на себя внимание разнообразие печеночников — *Lophocolea heterophylla*, *L. minor*, *Marchantia polymorpha*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Cephaloziella divaricata*, *Pellia endiviifolia*, *Endogemma caespiticia*.

**УШАКОВСКИЙ РАЗРЕЗ** (рис. 4). Расположен к юго-западу от г. Кимовска и к югу от пос. Руднев — между селами Кондуки, Пестово, Романцево, Волково, Ушаково, Люторичи, Реново, Каменка [7, 8, 10]. Уникальный для средней полосы России горно-озерный ландшафт (Романцевские горы) сформировался на месте заброшенных 40–50 лет назад угольных карьеров. Объект обладает высокими эстетическими качествами и привлекает огромное количество туристов. В 2019 г. в южной части Ушаковского разреза был организован памятник природы местного значения “Кондуки”, в дальнейшем планируется создание “Природно-антропо-

генного рекреационного комплекса”. ООПТ имеет огромную площадь 1289.8 га, на которой представлены высокие терриконы (голые или поросшие березняком), заболоченные и заозеренные участки, перемежающиеся с лугами и небольшими участками молодых сосновых насаждений. На территории всего Ушаковского разреза выявлено 52 вида мохообразных, в границах памятника природы “Кондуки” — 46 видов (Порова, 2020). Интерес представляет нахождение ацидофильных печеночников *Chiloscyphus pallescens*, *Conocephalum salebrosum*, *Pellia endiviifolia*, *Endogemma caespiticia*; кальцефитов *Didymodon ferrugineus*, *D. fallax*, *Aloina rigida*, *Bryum kunzei*, *B. funckii*, *Schistidium submuticum*; некоторых гигрофитов *Warnstorfia pseudostraminea*, *Sphagnum fallax*, *Hygroamblystegium humile*. Единично и в небольших количествах обнаружены лесные виды напочвенного покрова *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, а также *Dicranella schreberiana*, *Pohlia cruda*, произрастающие в местах выхода грунтовых вод.

**БОГОРОДИЦКИЙ РАЗРЕЗ.** Представлен несколькими крупными карьерно-озерными комплексами — близ с. Степановка [3] и южнее поселков Красницы и Бегичевский [2, 4], в которых отражен весь спектр местообитаний, характерных для Подмосковского буроугольного бассейна. Бриофлора насчитывает 45 видов, и весьма разнородна с экологической точки зрения: *Bryum creberrimum*, *Aloina rigida*, *Campylium stellatum*, *Cephaloziella rubella*, *Drepanocladus polygamus*, *Endogemma caespiticia*, *Hygroamblystegium humile*, *Lophocolea heterophylla*, *Pellia endiviifolia*, *Marchantia polymorpha*, *Schistidium dupretii*, *S. submuticum*, *Tortula muralis* var. *aestiva*.

**СУВОРОВСКИЕ КАРЬЕРЫ** расположены на северо-западе Тульской области и отличаются рядом ландшафтно-экологических особенностей. Изучено три комплекса — близ сел Березово и Кулешово [20], озера близ дер. Безово [21] и большой комплекс угольных и песчаных карьеров к югу от г. Суворов. Объект 20 мало отличается по составу бриофлоры (около 30 видов) от объектов, расположенных в лесостепной части области, здесь отмечены довольно редкие ксерофильные кальцефиты *Barbula convolute* и *Didymodon ferrugineus*.





Рис. 4. Карьерно-озерные ландшафты, “Кондуки”, объект 23.

Fig. 4. Quarry-lake landscapes, "Konduki", object 23.

Объект 21 представляет собой комплекс озер, окруженных лесными сообществами южнотатажного типа, берега озер изобилуют крупными глыбами песчаников, обильно покрытыми мхами *Abietinella abietina*, *Calliergonella lindbergii*, *C. cuspidata*, *Campylium stellatum*, *Thuidium recognitum*, *Climacium dendroides*. В прилегающих ельниках, рельеф которых свидетельствует о старых выработках, весьма обильны классические доминанты хвойной подстилки *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Plagiochila porrelloides*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Eurhynchium angustirete*, *Cirriphyllum piliferum*. Видовое разнообразие — около 40 видов.

Высокие показатели видового богатства (80 видов), оригинальности (20 видов в прочих объектах не встречаются) выявлены в бриофлоре Суворовских карьеров. Причем, подавляющее большинство популяций характеризуются высокой жизненностью, а покрытие может достигать нескольких десятков квадратных

метров. Большая часть карьеров заозерены, окружены хвойно-широколиственными лесами, близкими по структуре к коренным сообществам; рельеф весьма сложный, включающий глубокие котловины и траншеи, высокие крутые осыпи, пологие гряды. Обильны выходы подземных вод, русла ручьев на пологих склонах пробиваются через крупные куски песчаников, а иногда формируют заболоченные торфянистые березняки и ольшаники. В составе бриофлоры много гигрофильных бореальных видов *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Helodium blandowii*, *Plagiomnium elatum*, *Polytrichum commune*, *Warnstorfia pseudostraminea*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*, *S. subsecundum*. По берегам озер обильны *Riccia fluitans*, *Hygroamblystegium varium*, *Dicranella cerviculata*, *Dicranum bonjeanii*; встречаются эпиксилы, в целом редкие в техногенных ландшафтах — *Chiloscyphus polyanthus*, *Lophocolea heterophylla*. В напочвенном покрове лесных сообществ встречаются *Polytrichastrum formosum*,

*Mnium stellare*, *Scapania curta*; на песчаных почвах *Pogonatum urnigerum*; на относительно старых экземплярах липы и дуба (*Tilia cordata* L., *Quercus robur* L.) отмечены *Homalia trichomanoides*, *Pseudoanomodon attenuatus*, *Pseudoleskeella nervosa*, на стволах берез (*Betula pendula* Roth) — *Callicladium haldanianum*, *Dicranum montanum*, *Plagiothecium rossicum*, *Ptilidium pulcherrimum*. Такого разнообразия эпифитов в прочих изученных техногенных объектах не отмечено.

**ПЕТРУШЕВСКИЙ РАЗРЕЗ.** Расположен на юго-западе Рязанской области (Скопский р-н), близ с. Петрушево, в 3 км к северу от станции Горлово [28]; до сих пор является действующим. Техногенные ландшафты представлены как типичными для открытых разработок отвалами, озерами и карьерами, так и своеобразными чередующимися радиальными гривами, понижения между которыми в ряде случаев заполнены маленькими озерами. Такой рельеф сформировался в результате применения роторных экскаваторов. Бриофлора небогата и насчитывает 23 вида, как гигрофильных (*Drepanocladus aduncus*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Pellia endiviifolia*), так и ксерофильных (*Bryum caespitium*, *Ceratodon purpureus*); присутствует и индикаторный вид углесодержащих грунтов *Endogemma caespiticia*.

#### Анализ бриофлоры

В табл. 1 приведен список выявленных мохообразных с указанием некоторых эколого-биологических характеристик, принадлежности к субстратам и элементам техногенных ландшафтов; приведен номер соответствующего объекта.

В составе бриофлоры техногенных ландшафтов Подмосковского бурогольного бассейна выявлено 124 вида (16 печеночников из 9 семейств и 107 видов мхов из 24 семейств). Ведущими являются семейства *Brachytheciaceae* (12 видов), *Amblystegiaceae* (10), *Pottiaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae* (по 9 видов), *Dicranaceae* (8), *Polytrichaceae* (7), *Sphagnaceae* (6). Существенный удельный вес последних трех семейств отражает эколого-геохимические особенности территории (обилие переувлажненных местообитаний, повышенную кислотность субстратов).

Большинство публикаций, где, так или иначе, упоминаются мохообразные угольных

отвалов, посвящено выявлению роли мохообразных в спонтанном зарастании угольных отвалов и использовании их в реабилитации (Reva, Baklanov, 1974; Dobrovol'skij et al., 1979; Carvey et al., 1977; Engelman, Weeks, 1985). На терриконах угольных шахт Донбасса исследователи отмечают *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *B. caespitium*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Leskea polycarpa* (Dobrovol'skij et al., 1979), причем, два последних вида только на очень старых отвалах (около 40–50 лет); по нашим наблюдениям *Leskea polycarpa* произрастает лишь на стволах деревьев или на плотных поверхностях известняковых и песчаниковых глыб. Другие авторы (Reva, Baklanov, 1974), изучая динамику зарастания терриконов Донбасса, в числе видов, характерных для третьей “сложной” стадии восстановительной сукцессии, отмечают *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespitium*, *B. creberrimum*, *B. moravicum*, *Funaria hygrometrica*, причем последний вид указывают как доминант; в районе наших исследований лишь первые два вида проявляют высокую активность на угольных отвалах. По мнению М.Н. Engelman, Т.Е. Weak (1985), при колонизации нарушенных субстратов при добыче каменного угля наибольшую роль играют *Dicranella heteromalla*, *Rhynchostegium* sp.; представители *Rhynchostegium* sp. на территории Среднерусской возвышенности ведут себя как преимущественные гигрофильные кальцефиты, в районе угледобычи не отмечены.

Специальных работ, посвященных бриофлоре регионов угледобывающей промышленности, весьма немного, причем цифры, характеризующие видовое богатство, значительно варьируют: угольные отвалы Львовско-Волынского горнодобывающего района — 71 вид (Kuzyarin, 2013), Красноградского горнодобывающего района — 38 видов (Lobachevs'ka, 2012), Кузбасса — 36 видов (Nozhinkov, 2021). Различия между нашими данными и опубликованными в литературных источниках, вероятно, обусловлены продолжающейся промышленной эксплуатацией, более молодым возрастом изучаемых отвалов, более узким спектром местообитаний (ограниченных, видимо, терриконами, их шлейфами и промоинами), слабой представленностью или полным отсутствием карьерно-озерных ландшафтов. В связи с этими причинами, при сравнении нами использовались только те факты, которые

**Таблица 1.** Эколого-биологическая характеристика мохообразных техногенных ландшафтов Подмосковского буроугольного бассейна

**Table 1.** Ecological and biological characteristics of bryophytes on technogenic landscapes of the Podmoskovye Brown Coal Basin

Вид Species	S	A	Элемент ландшафта Landscape element	Субстрат Substrate	Пункт Point
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleisch.	S–	2 <	Г, С, СЛ	П, К	8, 12, 21–23
<i>Aloina rigida</i> (Hedw.) Limpr.	S+	1	Г	Р	2, 23
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S±	4	П, И, Ш, Г, БК, С, АЛ, ДЛ	Д, К, У, Р, П, НП	1–32
<i>Atrichum flavisetum</i> Mitt.	S+	1	СЛ	П	22
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	S+	3 <	О, Г, С, ДЛ	П	1, 2, 6, 7, 12, 15, 16, 23, 26, 28, 29
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	S–	1	АЛ	П	22
<i>Barbula convoluta</i> Hedw.	S–	2 >	Ш, ЛС, Г	Р, У	3, 18, 20
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	S±	5 >	П, И, Ш, ЛС, О, Г	Р, У, НП	1–32
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	S+	4	О, Г, С, СЛ	Р, П, НП	4, 10, 12, 18, 22, 23, 29, 30, 32
<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S–	5 >	И, Г, С	Р, У, НП	1–3, 6, 8, 9, 13, 14, 18, 20, 22, 30–32
<i>Brachythecium campestre</i> (Müll. Hal.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S±	5 >	П, И, Ш, О, Г, БК, С, ДЛ, СЛ	Р, У, НП, К, П	1–4, 6, 12, 18, 23, 28, 24, 29, 32
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	S±	4 >	И, П, О, АЛ	П	2–8, 12–15, 18, 22–24, 28, 31
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S±	3	О, АЛ	П	2, 4, 6, 8, 18, 22, 23, 26, 29
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber et D. Mohr.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S+	4 <	О, И, С, ДЛ, СЛ	Д, К	1–6, 8, 12, 15, 18, 21–23, 26, 28, 29, 31, 32
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	S±	4 >	П, И, Ш, Ш, Г, БК	Р, У, К, НП	1–32
<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	S+	5 >	П, И, Г, БК, СЛ	Р, У, К, НП	1–32
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	S+	2	О, Г	П	3, 6, 10, 27
<i>Bryum elegans</i> Nees	S–	2	СЛ	П	5, 32
<i>Bryum funckii</i> Schwägr.	S–	1	БК	К	6, 23
<i>Bryum kunzei</i> Hornsch.	S–	1	И, Г	Р	3, 23, 27
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	S–	1 <	ДЛ, СЛ	П, Д	29, 32
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaerth., D. Mey. et Scherb.	S+	4 >	АЛ	П	3, 5, 12, 14, 18, 21–23, 28, 29
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grew.) H.A. Crum	S+	1 <	ДЛ, СЛ	Д	22, 32
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	S–	1	АЛ	П	22
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	S–	1	АЛ	П	22
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	S–	3 >	АЛ	П, К	3, 4, 8, 12, 20, 21, 24
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	S–	2	БК, АЛ	П, К	12, 21
<i>Campylophyllopsis sommerfeltii</i> (Myrin) Ochrya	S–	1	С	Р	12
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O. Jensen	S–	1	С, АЛ, БК	П, К	4, 12, 21

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Вид Species	S	A	Элемент ландшафта Landscape element	Субстрат Substrate	Пункт Point
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	S–	2 >	Ш, ЛС, О	Р, У	22, 26, 32
<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.	S–	2	Ш	Р, У	3, 6, 18
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	S+	5 >	П, И, Ш, ЛС, О, Г, БК, С, ДЛ, СЛ	Р, У, К, НП	1–32
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort.	S–	1	АЛ	П	23
<i>Chiloscyphus polyanthus</i> (L.) Corda	S–	1	АЛ	П	6, 22
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	S–	2 <	С, СЛ	П	6, 15, 20
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	S±	2	С, АЛ, СЛ	П, К	12, 22
<i>Conocephalum salebrosum</i> Szveyk., Buczk. et Odrzyk.	S–	2	АЛ	НП	22, 23
<i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.	S+	2 >	Ш, ЛС, О, Г, С, АЛ	У, Р, НП	1–32
<i>Dicranella heteromalla</i> (Brid.) Schimp.	S+	5 >	Ш, О, Г, С, СЛ	У, Р, НП	6, 7, 9, 12, 18, 22, 23, 26, 28, 32
<i>Dicranella schreberiana</i> (Hedw.) Hilf. ex H.A. Crum et L.E. Anderson	S–	1	Ш	У	21, 23
<i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	S±	3	Ш, Г	У, НП	6, 12, 18, 22, 23, 32
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not	S–	1	СЛ	П	22
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	S±	1	СЛ	Д	12, 22
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	S±	2 <	СЛ	П	22, 32
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	S±	2 <	С, ДЛ, СЛ	Д, П	12, 22, 29, 30, 32
<i>Didymodon fallax</i> (Hedw.) R.H. Zander	S±	3	Г, БК	Р	1, 3, 4, 6, 8, 18, 23, 28
<i>Didymodon ferrugineus</i> (Schimp. ex Besch.) M. Hill	S–	1	Г	Р	14, 20, 23
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	S±	4	АЛ	П	1–4, 6, 10, 12, 14, 15, 18, 20, 21, 24, 28, 29, 32
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Hedenäs	S±	1	АЛ	П	3, 6
<i>Endogemma caespiticia</i> (Lindenb.) Konstant., Vilnet et A.V. Troitsky	S–	5 >	Ш, ЛС, О, Г	Р, У	1–10, 12–16, 18, 2–23, 25–29, 31, 32
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T. Kop	S–	1	СЛ	П	22
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	S±	2 <	С, ДЛ	НП	14, 23, 29
<i>Fissidens exilis</i> Hedw.	S–	1	С	НП	29
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	S±	1 <	ДЛ	НП	14
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	S±	1	И, Г, АЛ	Р, П, НП, У	18, 26
<i>Grimmia pulvinata</i> Hedw.	S±	2	БК	К	1, 3, 4, 6, 21
<i>Helodium blandowii</i> (F. Weber et D. Mohr) Warnst.	S–	2	АЛ	П	22
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	S±	2	ДЛ	Д	22
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderp., Hedenäs et Goffinet	S±	3 >	АЛ	П, НП	3, 23, 24

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Вид Species	S	A	Элемент ландшафта Landscape element	Субстрат Substrate	Пункт Point
<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Mönk.	S–	2	АЛ, АЛ	П	12, 22
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra et Stebel	S–	2	С, СЛ	П	10, 22, 32
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S–	2	СЛ	П	10, 12, 22
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	S–	2 <	ДЛ, БК	Д, К	2, 12, 16, 22, 29, 32
<i>Jochenia pallescens</i> (Hedw.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	S+	3	Ш, О, Г, С, Д, СЛ	Д	1, 6, 10, 12, 21–23, 29, 32
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson	S+	4 >	Ш, О, Г	Р, У, НП	3, 6, 12, 15, 18, 20, 21, 23, 30
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	S±	4	Ш, АЛ	П	3, 4, 6, 8, 12, 21, 22–24, 28, 29
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	S+	3	Ш, О, Г, БК, С, ДЛ	К, Д	10, 12, 14–16, 22, 23, 27, 29, 31
<i>Lewinskya speciosa</i> (Nees) F. Lara, Garilleti et Groffinet	S+	3	О, Г, БК, ДЛ, СЛ	К, Д	1–6, 8, 12, 14, 15 18, 21–23, 26, 28, 29, 31
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dum.	S–	1	АЛ, СЛ	П	3, 6, 22, 29, 32
<i>Lophocolea minor</i> Nees.	S–	1 <	С, АЛ	НП	6, 12
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	S+	3 >	АЛ	НП, Р	3, 6, 22–24
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	S–	1	С	П	22
<i>Nygolmiella obtusifolia</i> (Brid) Holmen et E. Warncke	S–	1	С	Д	23, 31
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	S–	3 <	Ш, О, Г, БК, С, ДЛ, СЛ	Р, У, К, П	3, 4, 6, 12, 15, 16, 20, 22, 23, 29
<i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.	S–	3 >	АЛ	НП, Р	1, 3, 6, 7, 18, 22, 23
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda	S–	2	АЛ	НП	3
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.	S–	1	С, СЛ	П	6, 12, 22
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	S+	3	И, О, С, ДЛ,	Д, П	1, 2, 6, 12, 16, 20–23, 26, 27, 29, 31, 32
<i>Plagiomnium elatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	S–	2	АЛ	П	22, 29
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	S–	2	АЛ	П	6, 22
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z. Iwats.	S–	1	СЛ	П	32
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S–	1 <		Д	32
<i>Plagiothecium rossicum</i> Ignatov et Ignatova	S–	1	С	Д	22, 32
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S–	2	С, ДЛ	Д	12, 22, 29, 31
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	S–	2 <	СЛ	Д, П	12, 22, 32
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.	S+	3	С	П	22
<i>Pohlia bulbifera</i> (Warnst.) Warnst.	S–	1	Ш	У	14

Таблица 1 (продолжение)

Table 1 (continued)

Вид Species	S	A	Элемент ландшафта Landscape element	Субстрат Substrate	Пункт Point
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	S–	1	С	НП	23
<i>Pohlia melanodon</i> (Brid.) A.J. Shaw	S–	1	АЛ	НП	23
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	S±	3	П, Ш, О, С, СЛ	У, НП, П	3, 6, 9, 10, 12, 15, 18, 23, 29, 32
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews	S–	3 >	Ш, АЛ	У, НП, П	3, 6, 14, 18, 22–24, 28
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	S+	1	СЛ	П	22
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	S+	1	АЛ	П	22, 32
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	S+	5 >	П, Ш, О, Г, СЛ	Р, У, НП, П	1–32
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	S+	5 >	П, Ш, О, Г, БК, СЛ	Р, У, НП, П	1–32
<i>Pseudoamblystegium subtile</i> (Hedw.) Vanderp. et Hedenäs	S–	2		Д	6
<i>Pseudoanomodon attenuatus</i> (Hedw.) Ignatov et Fedosov	S–	1	ДЛ	Д	22
<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	S–	2 <	ДЛ	Д	22, 29
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G. Web.) Vain.	S–	1	СЛ	Д	22
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S+	3	И, Ш, О, Г, С, СЛ, БК	Д, К	1–6, 8, 12, 15, 18, 21–23, 26, 28, 29, 31, 32
<i>Riccia fluitans</i> L.	S–	2	АЛ	П	22
<i>Riccia sorocarpa</i> Bisch.	S–	1	П	НП	31
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	S±	2	С	Д, Р	12, 15, 22, 32
<i>Scapania curta</i> (Mart.) Dum.	S–	1	С	Р	12, 22
<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	S+	2	И, БК	К	6, 14, 16, 21, 26, 27, 31
<i>Schistidium dupretii</i> (Thér) W.A. Weber	S+	2	БК	К	3, 4, 6, 8
<i>Schistidium submuticum</i> Broth. ex H.H. Blom	S+	2	БК	К	3, 6, 12, 23
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	S±	2	СЛ	Д, П	12, 22, 32
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	S±	1	БК	К	12
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov et Huttunen	S±	2 <	ДЛ	Д	4, 6, 15, 22, 23, 29
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	S±	2	АЛ	П	22
<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	S±	2	АЛ	П	22
<i>Sphagnum fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	S–	2	АЛ	П	8, 22, 32
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	S–	2	АЛ	П	22
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	S–	2	АЛ	П	22
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	S–	2	АЛ	П	22
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr.	S–	3 Б	И, БК	Р, П	10, 22, 23
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	S–	2	БК, СЛ	П, К	21

Таблица 1 (окончание)  
Table 1 (end)

Вид Species	S	A	Элемент ландшафта Landscape element	Субстрат Substrate	Пункт Point
<i>Tortula acaulon</i> (With.) R.H. Zander	S+	1	П	НП	31
<i>Tortula muralis</i> Hedw.	S±	1	БК	К	14
<i>Tortula muralis</i> var. <i>aestiva</i> Hedw.	S±	2	БК	К	3, 4, 6
<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	S–	2	АЛ	П	12, 18, 23
<i>Warnstorfia pseudostraminea</i> (Müll.Hal.) Tuom et T.J. Kop.	S–	1	АЛ	П	22, 23
<i>Weissia brachycarpa</i> (Nees et Hornsch.) Jur.	S±	1	Г	Р	27

**Примечание:** S – наличие спороношений (S+ всегда со спорофитами, S± –иногда, S– –спорофиты отсутствуют); A – активность вида в баллах (1 – встречается очень редко и имеет очень низкое обилие; 2 – встречается довольно редко, обилие довольно низкое; 3 – встречается спорадически, обилие умеренное; 4 – встречается довольно часто, обилие незначительное; 5 – встречается часто, обилие высокое); значком > отмечены виды, которые в карьерно-отвальных ландшафтах встречаются чаще и обильнее, чем в естественных местообитаниях, < – реже, чем в соответствующих природных местообитаниях; субстраты – основания и стволы деревьев (Д), крупные камни (К), рухляк (Р), почва относительно сформированная (П), намытые почвы (НП), угольная грунтосмесь (У); элементы ландшафтов – шлейфы (Ш), гривы (Г), борта карьеров и крупные глыбы (БК), пустоши (П), остатки инфраструктуры (И), аквальные ландшафты (АЛ), овраги (О), ложбины стока (ЛС), крутые обле-сенные склоны озер и котловин (С), фрагменты дубово-липовых лесов (ДЛ), сосновые леса (СЛ).

**Note:** S – presence of sporophytes (S+ – always with sporophytes, S± – sometimes with sporophytes, S– – sporophytes missing); A – species activity in points (1 – occurs very rarely and with a very low abundance; 2 – occurs quite rarely, quite low abundance; 3 – occurs sporadically, moderate abundance; 4 – occurs quite often, insignificant abundance; 5 – occurs often, high abundance); more frequently and abundantly in quarry-dump landscapes than in natural habitats are marked with “>”, those occurring less frequently in quarry-dump landscapes than in corresponding natural habitats are marked with “<”; substrates: tree bases and trunks (Д), large stones (К), crumble (Р), relatively formed soil (П), washed soils (НП), coal soil mixture (У); landscape elements – plumes (Ш), manes (Г), quarry sides and large blocks (БК), wastelands (П), remnants of infrastructure (И), aquatic landscapes (АЛ), ravines (О), runoff hollows (ЛС), steep forested slopes of lakes and basins (С); fragments of oak and lime forests (ДЛ), pine plantations (СЛ).

можно интерпретировать лишь однозначно. Например, меньший удельный вес печеночников в Львовско-Волынском районе по сравнению с Подмосковным буроугольным бассейном (8 и 13%), но большая доля верхоплодных мхов (56% против 45%). Однако, даже если не учитывать виды, произрастающие только в прилегающих вплотную к терриконам естественных сообществах (15–20 видов отмечены только в них), бриофлора Подмосковного буроугольного бассейна оказывается богаче Львовско-Волынского горнодобывающего района и Кузбасса.

**Активность видов.** В сложении мохового покрова ландшафтов Подмосковного буроугольного бассейна преобладают виды с баллом 1 (редкие виды с очень низким покрытием) – 44%, на втором месте виды с баллом 2 (виды с довольно низкой локальной встречаемостью и относительно низким покрытием) – 32%; в сумме неактивные и малоактивные виды дают 76%. Спорадических видов с умеренными

показателями как покрытия, так и обилия (среднеактивные) – всего 13%; видов активных – частых, высоко- и умеренно обильных (баллы 4 и 5) в сумме всего 15%. В Львовско-Волынском горнодобывающем районе (Kuzuyarin, 2013) доля частых видов (свыше 60% объектов) составляет 13%; доля видов с низким постоянством (менее 40%, классы I, II) – 83%, т.е. выше, чем в Подмосковном буроугольном бассейне. Для сравнения в таких техногенных ландшафтах как известняковые карьеры доля видов с баллами 1 и 2 составляет 56%, спорадических видов – 27%, частых и обильных – 17% (Ророва, 2022). В известняковых карьерах наблюдается увеличение доли спорадических видов с умеренным покрытием, что объясняется более благоприятным комплексом экологических и эдафических условий в указанных техногенных ландшафтах, по сравнению с угольными.

Для ряда видов, обнаруженных в карьерно-отвальных ландшафтах Подмосковного



буроугольного бассейна, выявлено изменение активности в сравнении с естественными ландшафтами. У 17 видов встречаемость и покрытие увеличиваются, это эвритопные антропопотолерантные виды *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *B. caespiticius*, *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Brachythecium campestre*, псаммофильные ксерофиты *Brachythecium albicans*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, гигрофильные *Bryum pseudotriquetrum*, *Pohlia wahlenbergii*, *Hygroamblystegium humile*, а также ацидофильные *Dicranella cerviculata* (по нашим наблюдениям, на территории средней полосы России встречается исключительно на кислых подзолистых почвах в сосновых лесах), *D. heteromalla* (эпигейный вид подзолистых, реже серых лесных почв), *Cephaloziella divaricata* (отмечена в галофильных степных сообществах на юге Воронежской области), *Endogemma caespiticia* (в природных экосистемах средней полосы России отсутствует). Примерно такое же количество видов (18) явно снижают свою активность: это виды лесной подстилки хвойно-широколиственных лесов *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Cirriphyllum piliferum*, широколиственных лесов *Fissidens taxifolius*, *Atrichum undulatum*, степные виды *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, некоторые обычные эпифиты *Sciuro-hypnum reflexum*, *Hypnum cupressiforme*, *Pseudoleskeella nervosa*, а также *Oxhyrrhynchium hians*, *Plagiothecium denticulatum*, *Callicladium haldanianum*, *Bryum moravicum*. Для объяснения установленных тенденций требуются специальные исследования.

**Разнообразие бриофлоры структурных элементов техногенного ландшафта.** В ландшафтной структуре района угледобычи, исключительно для удобства анализа, можно выделить ряд элементов.

**Терриконы** (верхние и средние части склонов) — самые неблагоприятные для произрастания растений местообитания, характеризуются высоким содержанием токсических веществ, кислой реакцией среды, значительной крутизной склонов, что приводит к мощной водной эрозии и образованию глубоких промоин; верхние части терриконов подвержены и действию сильных ветров, а в теле террикона идут химические экзотермические реакции, нередко заканчивающиеся самовозгоранием.

На поверхности терриконов и отвалов процессы восстановления растительности сильно растянуты во времени — растения-пионеры могут появляться на следующий год после отсыпки, однако более активное зарастание начинается спустя 15–20 лет после прекращения эксплуатации, причем, полного сходства с зональной растительностью не отмечается и через 50 лет (Lednev et al., 2020). Мохообразных в данном элементе ландшафта нами не выявлено.

**Шлейфы** делювиально-пролювиальные (рис. 5) — располагаются по периферии террикона и формируются в результате оползней и размыва грунта с его поверхности. Здесь, как правило, представлены разреженные березняки, реже вейниковые и хвощовые группировки. Авторы, изучающие первичные сукцессии на угольных отвалах ПБУБ (Lednev et al., 2020), считают, что на делювиальных шлейфах стадия водорослей, мохообразных и лишайников не выражена ввиду высокой чувствительности указанных таксонов к химическому воздействию среды. Наши исследования показали, что отсутствие промышленной эксплуатации в течение 30–40 лет благоприятно сказалось на процессах восстановления, и мохообразные как пионеры зарастания на шлейфах присутствуют. Всего выявлено около 20 видов на угольных почвогрунтах и 3 вида на стволах берез. Индикаторами угольных грунтов являются массово развивающиеся ацидофильные эпигейные виды *Endogemma caespiticia*, *Dicranella cerviculata*, обильны также эвритопные космополиты *Bryum argenteum*, *B. caespiticius*, *Ceratodon purpureus*.

**Ложбины стока** (рис. 6) — формируются в результате активной водной эрозии в нижней части терриконов, прорезая и пологие участки шлейфов. Голые, зачастую влажные, стенки промоин иногда сплошь покрывают индикаторные виды *Endogemma caespiticia*, *Dicranella cerviculata*. Выявлено 7 видов, помимо указанных, здесь встречаются *Barbula unguiculata*, *B. convoluta*, *Cephaloziella divaricata*, *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*. Ложбины стока по мере удаления от террикона трансформируются в овраги.

**Овраги** — формируются на удалении 50–100 м от терриконов в результате смыва больших объемов воды с крутых склонов, преимущественно с подветренной стороны; протяженность их





Рис. 5. Березняки на шлейфах, объект 4.

Fig. 5. Birch forests on plumes, object 4.



Рис. 6. Ложбина стока, Суворовские карьеры, объект 22.

Fig. 6. Runoff hollow, Suvorovskiye quarries, object 22.



небольшая — несколько сот метров, почвы смытые, преимущественно глинистые с вкраплениями угольного рудяка. Промойны и овраги как элементы рельефа были сформированы еще на стадиях активной угледобычи в результате постоянной откачки воды из шахт; после прекращения эксплуатации зарастают березняками. В составе бриофлоры оврагов отмечено около 25 видов. Добавляется ряд видов, характерных для почвенных обнажений лесных сообществ: *Atrichum undulatum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Bryum creberrimum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Lophocolea minor*. Покрытие, за исключением последнего вида, значительное. На стволах берез обычны широко распространенные и устойчивые эпифиты *Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Jochenia pallescens*, *Leskea polycarpa*.

**Гривы** (рис. 7) — формируются между промоинами и оврагами, формируя сложный рельеф. Гривы состоят из грунтов грубого механического состава, включая известняковый

и угольный рудяк, намытые глинистые или песчаные почвогрунты. Выявлено около 30 видов весьма разнородной экологии: кальцефилы (*Didymodon fallax*, *Aloina rigida*), ацидофилы (*Endogemma caespiticia*, *Dicranella cerviculata*), псаммофилы (*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*), а также уже упомянутые эвритофы. На отдельных стволах берез, рассеянно произрастающих на гривах, произрастает тот же комплекс устойчивых эпифитов.

**Склоны котловин и заозеренных карьеров** — представлены в сложных карьерно-озерных комплексах; имеют крутизну около 30–45°, заняты березняками и осинниками. Видовой состав богатый — около 40 видов, среди них довольно редкие *Campylium stellatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*, *Plagiochila porelloides*, *Scapania curta*, *Hylocomium splendens*, обильно развивающиеся на глинисто-известняковом рудяке; существенно обогащается “ацидофильный березовый комплекс”, за счет *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata*,



Рис. 7. Песчано-угольные гривы, Кимовский разрез, объект 32.

Fig. 7. Sand-coal manes, Kimovsky mine, object 32.



*Plagiothecium rossicum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*.

**Борта карьеров** (стенки, глыбы камней) как элемент ландшафта встречается нечасто [3, 6, 18, 24], преимущественно в местах открытых разработок, где в настоящее время сформировались озерные комплексы. Учитывая, что коренными породами на территории Тульской области являются карбонские известняки, борта карьеров сложены именно этими породами. Текстура известняков слоистая, рыхлая, неблагоприятная для поселения мхов; относительно плотные глыбы, как правило, встречаются отдельно, и расположены близ берегов озер; видовой состав петрофитов весьма скуден, это представители родов *Schistidium*, *Grimmia*, *Tortula*. Всего выявлено около 25 видов.

**Аквальные ландшафты** (озера, берега озер, мелководные пересыхающие озерца стоки выклинивающихся подземных вод — рис. 8, обводненные канавы) — одни из самых богатых

по видовому составу структурных элементов карьерно-озерных комплексов (около 40 видов). Закономерно преобладают мезогигрофильные и гигрофильные виды, наиболее часты и обильны *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus aduncus*, *Hygroamblystegium humile*, *Leptodictyum riparium*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia endiviifolia*, *Pohlia wahlenbergii*. Преимущественно на северо-западе Подмосковского буругольного бассейна, в аквальных ландшафтах отмечены *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii*, *Plagiomnium elatum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum fallax*, *S. squarrosum*, *Riccia fluitans*, *Warnstorfia fluitans*, *Warnstorfia pseudostraminea*, ряд из них характерен для минеротрофных болот. В аквальных ландшафтах угледобывающих районов Восточной Сибири отмечены лишь *Warnstorfia fluitans*, *Calliergon giganteum*, *Marchantia polymorpha* (Efimov, 2016), видимо, собранные попутно, наряду с сосудистыми макрофитами.



Рис. 8. Выходы подземных вод, Ушаковский разрез, объект 24.

Fig. 8. Groundwater discharge, Ushakovsky mine, object 24.

**Фрагменты естественных дубово-липовых лесов** — встречаются редко [15, 16, 22, 29], имеют весьма небольшие площади, прилегая к карьерно-озерным комплексам; рельеф выровненный. Видовое разнообразие мохообразных невелико (около 25 видов), однако изредка встречаются типичные неморальные эпифиты *Pseudoanomodon attenuatus*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Serpoleskea subtilis*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Homalia trichomanoides*.

**Сосновые насаждения на относительно пологих склонах** — встречаются лишь на отдельных частично рекультивированных объектах [10, 22, 32]; грунты преимущественно песчаные с примесью угольной крошки. В молодых посадках (до 20 лет), травяно-моховой покров полностью отсутствует. В более старых насаждениях в напочвенном покрове отдельными небольшими латками встречаются обычные виды хвойной подстилки *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum curtum*. Высокие показатели покрытия проявляют более ксерофильные псаммофиты *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, а также *Pohlia nutans*, *Brachythecium albicans*. Из числа редких видов, приуроченных к песчаной, относительно увлажненной почве, можно назвать *Bryum elegans*, *Plagiothecium cavifolium*. На северо-западе территории (Суворовские карьеры), видовое разнообразие и покрытие мохообразных в старовозрастных сообществах выше (около 35 видов), здесь отмечены, помимо перечисленных, *Eurhynchium angustirete*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pogonatum urnigerum*, *Thuidium recognitum*.

**Пустоши** — обширные пространства, прилегающие к терриконам или заполненным водой карьерам; заняты в основном вейниковыми и бобовыми сообществами, сформированными в результате самозаращания. Большая часть пустошей до сих пор не используется, учитывая неблагоприятные свойства намытых песчано-глинистых почв; в некоторых случаях сельскохозяйственные угодья располагаются на расстоянии 300–500 м от терриконов; довольно часто в непосредственной близости от терриконов размещаются садовые участки. Бриофлора пустошей весьма бедна — около 10 видов. Наряду с эвритопными космополитами *Bryum argenteum*, *B. caespitium*, *Ceratodon purpureus*, *Barbula unguiculata* на немногочисленных

выбросах землероев однократно отмечены *Riccia sorocarpa*, *Tortula acaulon*, а также более частые *Amblesyrgium serpens*, *Brachythecium mildeanum*. Покрытие мхов крайне низкое.

**Остатки инфраструктуры** — представлены разрушенными бетонными зданиями, техническими сооружениями, откосами разобранных железнодорожных путей. Выявлено около 20 видов, в основном эвритопных, широко распространенных, антропогенно устойчивых. На бетонных глыбах изредка встречаются петрофит *Schistidium apocarpum*, эпифиты *Lewinskya speciosa*, *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*. Обильно развиваются мхи на откосах заброшенных железнодорожных путей (*Brachythecium campestre*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Oxurhynchium hians*), ранее связывающих шахты и карьеры между собой. В настоящее время путепроводы заросли березой и прочими древесными эксплорентами, у подошвы откосов часто формируются обводненные канавы, где обильны *Brachythecium mildeanum*, *B. rutabulum*, *Drepanocladus aduncus*.

**Эколого-субстратное распределение.** Почвенные субстраты на территории ПБУБ весьма разнородны по химизму, текстуре, увлажнению. Систематизация почвенных субстратов таких сложных техногенных комплексов как угольные бассейны не входила в наши задачи, поскольку заслуживает самостоятельного экологического исследования. В обобщенном виде почвенные субстраты можно подразделить: 1) на угольные грунтосмеси — самый специфичный субстрат (рН 2–4, высокие концентрации солей), представляющий смывы угольного мелкодисперсного грунта, присутствует во всех объектах; 2) намытые почвогрунты, состоящие из углисто-песчано-глинистых материалов; 3) относительно сформированные почвы, иногда с развитой подстилкой, а в переувлажненных местообитаниях с небольшой долей торфа.

На **угольной грунтосмеси**, самом специфичном субстрате, выявлено 22 вида, наиболее часты и обильны здесь ацидофильные эпигейные виды *Dicranella cerviculata*, *D. heteromalla*, *D. schreberiana*, *Cephaloziella divaricata*, *Endogemma caespiticia*, а также индифферентные к химизму субстрата *Leptobryum pyriforme*, *Barbula convoluta*, *B. unguiculata*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespitium*. Высокие адаптивные возможности

*Dicranella cerviculata* к высоким концентрациям серы в субстрате подчеркивает и О.В. Лобачевська (Lobachevs'ka, 2008). На отвалах угольных карьеров в условиях Южной Якутии Е.И. Ивановой (Ivanova, 2001) отмечаются *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticiu*m, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia cruda*; на полуобнаженных субстратах с угольной пылью, помимо перечисленных, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia bulbifera*, *Polytrichum piliferum*, *Dicranella varia*, *Dicranum bergeri*, *Encalypta procera*. Таким образом, наряду с общими эвритопными видами, в разных регионах на угольных субстратах встречаются и “свои” специфичные виды. Однако, нельзя исключить и временное нахождение ряда видов с последующей элиминацией вследствие несоответствия экологическим требованиям.

На **намытых почвогрунтах** выявлено 26 видов. Исключительно на данном субстрате отмечены эпигейные виды *Fissidens bryoides*, *F. exilis*, *F. taxifolius* (березняки на пологих склонах, фрагменты дубово-липовых лесов), *Riccia sorocarpa*, *Tortula acaulon* (пустоши), *Lophocolea minor* (крутые стенки оврагов). В целом, наблюдается сходство видового состава мохообразных, поселяющихся на намытых почвогрунтах и угольных грунтосмесях.

На **относительно сформированной почве**, близкой почвам естественных смешанных лесов, отмечено наибольшее количество видов — около 60, причем 78% всех выявленных видов встречается только на этом субстрате. Среди них как обычные доминанты хвойно-широколиственных лесов *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*, так и более редкие *Dicranum bonjeanii*, *Polytrichastrum formosum*, *Thuidium recognitum*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiochila porelloides*. По заболоченным берегам озер, вдоль ручьев (Суворовские карьеры) богато представлен комплекс болотных видов *Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus polygamus*, *Helodium blandowii*, *Hygroamblystegium humile*, *Plagiomnium elatum*, *Polytrichum commune*, *Riccia fluitans*, *Warnstorfia fluitans*, *W. pseudostraminea*, *Campylium stellatum*, виды рода *Sphagnum*. Весьма редки виды, приуроченные к

серым лесным почвам *Atrichum flavisetum*, *Mnium stellare*, а также степные виды *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*.

На **рухляке**, представляющем смесь мелких известняковых и угольных вкраплений, сцементированных мелкодисперсной глиной, произрастает 28 видов мохообразных, из них 6 видов (21%) — только на данном субстрате: *Aloina rigida*, *Bryum kunzei*, *Didymodon ferrugineus*, *D. fallax*, *Weissia brachycarpa*. На рухляке обильно развиваются эвритопные виды *Barbula unguiculata*, *Brachythecium albicans*, *Bryum caespiticiu*m, *Ceratodon purpureus*, высокие показатели постоянства и покрытия характерны для *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Dicranella heteromalla*, *Brachythecium campestre*. На влажном рухляке в березняках отмечен редкий печеночник *Scapania curta*. В целом, на угольной грунтосмеси и рухляке как наиболее характерных субстратах в районах угледобычи произрастает около 35 видов, из них преимущественно с этими субстратами связано 34% видового состава.

**Крупные глыбы камней** (известняков или песчаников) встречаются попутно, будучи вывернутыми на дневную поверхность при вскрыше пород открытым способом; как правило, поверхности камней, лежащих на открытых пространствах, лишены мхов, что связано с медленными темпами водной и ветровой эрозии, а также слоистой, рыхлой текстурой камней. Срок в 40–50 лет оказывается достаточным для поселения петрофитов лишь в лесных сообществах, где камни могут обрастать обычными видами лесной подстилки. На каменистых субстратах отмечено около 30 видов, из них 8 видов (27%), в основном кальцефилов, приурочены только каменистым субстратам: *Sciurohypnum populeum*, *Schistidium apocarpum*, *S. dupretii*, *S. submuticum*, *Grimmia pulvinata*, *Bryum funckii*, *Tortula muralis*, *T. muralis* var. *aestiva*.

На **древесных субстратах** выявлено 24 вида, причем, 7 (около 70%) из них на других субстратах не встречается. Склоны терриконов, шлейфы, гривы спустя 3–5 лет после прекращения эксплуатации активно зарастают древесными эксплерентами — доминирует береза повислая (*Betula pendula* Roth), реже встречается осина (*Populus tremula* L.), клен американский (*Acer negundo* L.). На молодых березах, возрастом 10–20 лет моховые обрастания развиты слабо,

обычно присутствуют *Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Leskea polycarpa*, реже *Brachythecium salebrosum*, *Jochenia pallescens*. Типичный “березовый ацидофильный” комплекс (*Callicladium haldanianum*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium rossicum*, *Ptilidium pulcherrimum*) формируется не ранее, чем через 20–30 лет преимущественно в сложных ландшафтных комплексах (преимущественно на северо-западе территории). Широколиственные представители дендрофлоры (*Tilia cordata* L., *Acer platanoides* L., *Quercus robur* L.) с характерной неморальной эпифитной бриофлорой (*Homalia trichomanoides*, *Pseudoanomodon attenuatus*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Serpoleskea subtilis*, *Sciurohypnum reflexum*) встречаются в составе техногенных ландшафтов лишь в том случае, если в непосредственной близости к объекту имеются фрагменты естественных дубово-липовых [объекты 14, 16] или хвойно-широколиственных сообществ [22]. Гниющая древесина как субстрат встречается лишь в объекте 22, в очень небольшом количестве.

**Эколого-биологические особенности.** Анализ репродуктивных особенностей видового состава показал, что процент активно спороносящих видов составляет 33%; доля неспороносящих видов довольно большая — 57%, прочие 20% видов спороносят изредка. В Львовско-Волынском горнодобывающем районе доля спороносящих видов составляет лишь 22.5% (Kuzynin, 2013). На инициальных грунтах (угольные грунтосмеси, намывные почвогрунты), которые заселяются бриоэксплерентами, доля спороносящих видов увеличивается, но незначительно, достигая 44%. Для некоторых видов свойственно обильное образование специализированных выводковых органов: *Bryum pseudotriquetrum*, *Pellia endiviifolia*, *Pohlia bulbifera*, *Endogemma caespiticia*, *Marchantia polymorpha*. Существенное преобладание верхоплодных мхов отмечается лишь на субстратах с наиболее экстремальными условиями среды — на угольных грунтосмесях (68%), намывных почвах и рухляке (по 64%). На почвах с относительно сформированной подстилкой удельный вес верхоплодных мхов всего 35%, а на древесных субстратах они отсутствуют полностью.

**Редкие виды.** Бриофлора техногенных ландшафтов Подмосковного бурогоугольного бассейна

характеризуется значительной долей редких и интересных видов; 6 видов занесены в Красные книги Тульской и Рязанской областей (Krasnaya..., 2020; Krasnaya..., 2021).

*Eurhynchium angustirete* — ТУЛ (3, здесь и далее категория редкости), РЯЗ (3), в средней полосе России изредка встречается в напочвенном покрове хвойно-широколиственных лесов, обнаружен в старовозрастном смешанном лесу; площадь популяции около 1 м<sup>2</sup>, состояние удовлетворительное [22].

*Helodium blandowii* — ТУЛ (3), РЯЗ (3), бореальный болотный вид, обычно произрастающий на мезотрофных болотах; отмечен вдоль русла заболоченного ручья близ старых угольных смылов, площадь популяции 1.5 м<sup>2</sup>, состояние хорошее [22].

*Hylocomium splendens* — ТУЛ (3); бореальный вид, доминирующий в напочвенном покрове хвойных лесов; отмечено несколько популяций в сосновых лесах, на пологих склонах озерных котловин; состояние популяций хорошее, площадь — до 5 м<sup>2</sup> [10, 12, 22].

*Hylocomiadelphus triquetrus* — ТУЛ (3), РЯЗ (МС), все характеристики такие же, как у предыдущего вида [10, 22].

*Pseudoanomodon attenuatus* — РЯЗ (3), ТУЛ (мониторинговый список), неморальный эпифит, отмечен однократно на стволе липы в сообществе смешанного леса, близкого по структуре коренному, состояние удовлетворительное, площадь популяции 0.3 м<sup>2</sup> [22].

*Sphagnum subsecundum* — ТУЛ (2), бореальный болотный вид, обычно приуроченный к достаточно обводненным местам на сфагновых болотах, обнаружен в том же местообитании, что и *Helodium blandowii*, состояние хорошее, площадь популяции около 1 м<sup>2</sup> [22].

В мониторинговые списки включены виды, популяции которых нуждаются в контроле: кальцефильные степные виды — *Aloina rigida* (ТУЛ, РЯЗ), *Didymodon ferrugineus* (ТУЛ), *Bryum funckii* (ТУЛ, РЯЗ), *Weissia brachycarpa* (РЯЗ); кальцефильные гигрофиты — *Pellia endiviifolia* (ТУЛ); *Campylium stellatum* (ТУЛ); лесные эпифитно-петрофитные виды — *Sciurohypnum populeum* (ТУЛ, РЯЗ), *Anomodontella longifolia* (ТУЛ, РЯЗ), *Homalia trichomanoides* (ТУЛ, РЯЗ); виды хвойно-широколиственных лесов — *Dicranum*



*bonjeanii* (ТУЛ), *Plagiochila porelloides* (РЯЗ); виды переувлажненных местообитаний — *Plagiomnium elatum* (ТУЛ), *Warnstorfia pseudostraminea* (ТУЛ), *Drepanocladus polygamus* (ТУЛ), *Conocephalum salebrosum* (ТУЛ, РЯЗ), *Riccia fluitans* (ТУЛ); целесообразно включить в мониторинговый список и *Scapania curta* (ТУЛ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе бриофлоры техногенных ландшафтов Подмосковского буроугольного бассейна выявлено 124 вида (16 печеночников из 9 семейств и 107 видов мхов из 24 семейств).

В бриофлоре отдельных терриконов с прилегающими территориями выявлено 25 видов (от 7 до 20 видов в одном объекте); в бриофлоре карьерно-озерных комплексов угольных разрезов — 116 видов, количество видов варьирует от 23 (Петрушевский разрез), до 80 (Суворовские карьеры).

В сложении мохового покрова техногенных ландшафтов преобладают виды с баллом 1 (редкие виды с очень низким покрытием) — 44%, на втором месте виды с баллом 2 (довольно низкая локальная встречаемость и относительно низкое покрытие) — 32%. Спорадических видов с умеренными показателями как покрытия, так и обилия (среднеактивные) — всего 13%; видов активных — частых, высоко- и умеренно обильных (баллы 4 и 5) в сумме всего 15%.

У ряда видов выявлено изменение активности в сравнении с природными ландшафтами лесостепи и юга зоны широколиственных лесов: у 17 активность увеличивается (ацидофильные виды *Dicranella cerviculata*, *Cephaloziella divaricata*, *Endogemma caespiticia*, которые можно считать индикаторами угольных грунтосмесей, эвритопные антропоотолерантные виды и некоторые гигрофиты). Примерно столько же видов снижают свою активность — виды напочвенного покрова хвойно-широколиственных лесов, степные виды и некоторые эпифиты.

В ландшафтной структуре карьерно-озерных ландшафтов по видовому разнообразию выделяются аквальные и склоновые ландшафты — по 40 видов, старовозрастные сосновые насаждения (35); на гривах выявлено 30 видов, на каменистых бортах карьеров, в оврагах и во фрагментах естественных дубово-липовых

лесов — по 25, на шлейфах, инфраструктурных объектах — по 20, бедный видовой состав отмечен на пустошах (10) и в ложбинах стока (7). Эколого-субстратное распределение выглядит следующим образом: на угольной грунтосмеси отмечено 22 вида, на намывных песчано-глинистых грунтах — 26, на рухляке — 28, на крупных глыбах камней — около 30, на древесных субстратах — 24 вида, наибольшее количество видов произрастает на относительно сформированных почвах — 60. На субстратах с наиболее экстремальными условиями среды (угольные грунтосмеси, намывные почвы, рухляк) преобладают верхоплодные мхи, высокоактивные и регулярно спороносящие, ацидофильные мезофиты, и антропоотолерантные виды, безразличные к химизму субстрата и степени его увлажнения.

Техногенные ландшафты Подмосковского буроугольного бассейна являются местом произрастания большого количества редких видов (около 20% видового состава), 6 видов занесены в региональные Красные книги, причем, состояние их популяций удовлетворительное и хорошее. В настоящее время лишь один объект (“Кондуки” на территории Ушаковского угольного разреза) имеет статус памятника природы местного значения. Целесообразна организация охраны таких ценных с ландшафтно-биологической и эстетической точек зрения объектов, как Кимовские озера, Суворовские карьеры, карьерно-озерные ландшафты Грызловского и Богородицкого разрезов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baraboshkina et al.] Барабошкина Т.А., Харьковская М.А., Жигалин А.Д. 2015. Освоение минеральных ресурсов и динамика экологических функций абиотических сфер Земли (на примере месторождений Подмосковского буроугольного бассейна). — Бюлл. Моск. О-ва испытателей природы. Отд. Геол. 90(4): 73–80.
- Carvey K., Farrar D.R., Glenn-Lewin D.C. 1977. Bryophytes and Revegetation of Coal Spoils in Southern Iowa. — Bryologist. 80(4): 630–637.
- [Dobrovolskii et al.] Добровольский И.И., Шанда В.И., Гайова Н.В. 1979. Характер і напрямки сингенезу в техногенних екотопах Кривбасу. — Укр. ботан. журн. 36(6): 524–527.
- [Efimov] Ефимов Д.Ю. 2016. Организация растительного покрова аквальных экосистем отвалов

- Бородинского угольного разреза (Канская лесостепь, Восточная Сибирь). — Сибирский лесной журнал. 2: 32–42.
- [Engelman M.H., Weakс T.E. 1985. An analysis of the effects of strip-mining disturbance a bryophyte species diversity. — *Bryologist*. 88(4): 344–349.
- [Fedotov, Vasil'ev] Федотов В.Н., Васильев В.М. 1979. Земля Тульская. Тула. 221 с.
- [Ivanova] Иванова Е.И. 2001. Листостебельные мхи Южной Якутии. Новосибирск. 136 с.
- [Kachurin et al.] Качурин Н.М., Васильев П.В., Рыбак В.А., Богданова С.М. 2015. Экологические последствия закрытия угольных шахт. Тула. 321 с.
- [Krasavin] Красавин А.П. 1991. Защита окружающей среды в угольной промышленности. М. 221 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Тульской области: растения. 2020. Тула. 275 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Рязанской области. 2021. Ижевск. 556 с.
- [Kuzyarin] Кузярін О.Т. 2013. Бріофлора вугільних відвалів Львівсько-Волинського гірничопромислового регіону. — *Studia Biologica*. 7(1): 105–114
- [Lednev et al.] Леднев С.А., Шарапова А.В., Семенов И.Н., Королева Т.В. 2020. Растительные сукцессии на отвалах угольных шахт в лесостепи Тульской области. — *Известия РАН. Серия Географическая*. 84(2): 239–245.
- [Lobachevs'ka] Лобачевська О.В. 2008. Изучение адаптивных возможностей мха *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. в зоне техногенного воздействия соединений серы. — В сб.: Материалы II Всерос. науч.-практ. конф. “Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования”. Нижний Тагил. С. 33–36.
- [Lobachevs'ka] Лобачевська О.В. 2012. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району. — *Чорноморськ. ботан. Журнал*. 8(1): 67–76.
- [Moss flora...] Флора мхов России. 2017. Oedipodiales — Grimmiales. Т. 2. М. 560 с.
- [Moss flora...] Флора мхов России. 2018. Bartramiales — Aulacomniales. Т. 4. М. 543 с.
- [Moss flora...] Флора мхов России. 2020. Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). Т. 5. М. 600 с.
- [Moss flora...] Флора мхов России. 2022. Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). Т. 6. М. 472 с.
- [Nozhnikov] Ножинков А.Е. 2021. Мхи угольных отвалов Кузбасса. — В сб.: Материалы докладов VI Международной конференции “Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов”. Кемерово. С. 74–75.
- [Pорова] Попова Н.Н. 2020. Бриофлора памятника природы “Кондуки” (Тульская область). — В сб. “Флора и растительность Центрального Черноземья-2020”. Курск. С. 169–173.
- [Pорова] Попова Н.Н. 2022. Бриофлора известняковых карьеров Среднерусской возвышенности. — *Бот. журн.* 107(4): 3–20.
- [Potapenko] Потапенко В.А. 2012. Экологические последствия ликвидации угольных шахт в Тульской области. — *Безопасность жизнедеятельности*. 12(144): 34–38.
- [Potemkin, Sofronova] Потемкин А.Д., Софронова Е.В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб. — Якутск. 368 с.
- [Reva, Baklanov] Рева М.Л., Бакланов В.Н. 1974. Динамика естественного зарастания терриконов Донбасса. — В сб.: Растения и промышленная среда. Свердловск. С. 108–115.
- [Terrikony] Терриконы. 2015. Луганск. 712 с.

## BRYOFLORA OF TECHNOGENIC LANDSCAPES OF THE PODMOSKOVYE BROWN COAL BASIN

N. N. Popova<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Voronezh State Academy of Sports  
Karl Marks Str., 59, Voronezh, 394000, Russia  
\*e-mail: leskea@vmail.ru

The aim of the study was to conduct a comprehensive analysis of the bryoflora of technogenic landscapes of the Podmoskovye Brown Coal Basin, and to assess their role in the conservation of rare bryophytes. 124 species have been identified as part of the bryoflora of the technogenic landscapes. In terms of species diversity, the bryoflora of the studied area is significantly richer than that of the coal-mining regions of Kuzbass and Lviv Podillya. This is due to the long period of non-operation, favorable climatic conditions, and a complex landscape structure, including large quarry-lake complexes. 25 species have been identified in the bryoflora of individual spoil tips with adjacent territories (from 7 to 20 species in



one object); 116 species in the bryoflora of quarry-lake complexes of coal mines, the number of species varying from 23 (Petrushevsky mine) to 80 species (Suvorov quarries).

In the composition of the moss cover of technogenic landscapes, the species with a score of 1 (rare species with very low coverage) prevail – 44%, the species with a score of 2 (rather low local occurrence and relatively low coverage) are second-prevailing – 32%. There are 13% only of sporadic species with moderate indexes of both coverage and abundance (moderately active); the share of active species, i.e. frequent, highly and moderately abundant (scores 4 and 5) is only 15% in total.

In the landscape structure of quarry-lake landscapes, standing out by species diversity are aquatic and slope landscapes (40 species each) and old-age pine plantations (35); on manes, 30 species were identified; on rocky sides of quarries, in ravines and in fragments of natural oak-lime forests – 25 in each; on plumes and infrastructure facilities – 20 in each. Poor species composition was noted on wastelands (10) and in runoff hollows (7).

The largest number of species (60) grows on relatively formed soils, about 30 ones are found on large stone blocks, and 24 species are found on woody substrates. 22–28 species grow on substrates with the most extreme environmental conditions (coal soil mixtures, washed soils, crumble), with predominance of acrocarpous mosses, highly active and regularly spore-bearing, acidophilic mesophytes, as well as anthropotolerant species, indifferent to the chemistry of the substrate and the degree of its moisture.

The technogenic landscapes of the Podmoskovye Brown Coal Basin give shelter to a large number of rare species (about 20% of the species composition), 6 species being listed in the regional Red Data Books, and the condition of their populations is satisfactory and good. Currently, only one object (Konduki, Ushakovsky Mine) has the status of a protected landscape of local importance. It is advisable to organize the protection of such landscape-biologically and aesthetically valuable objects as the Kimovskiye Lakes, Suvorovskiye quarries, quarry-lake landscapes of the Gryzlovsky and Bogoroditsky coal mines.

**Keywords:** species activity, bryophora, species diversity, quarries, mosses, protected species, rare species, spoil tips, coal mining, landscape elements, ecological and substrate distribution

## REFERENCES

- Baraboshkina T.A., Xar'kina M.A., Zhigalin A.D. 2015. Development of mineral resources and dynamics of ecological functions of abiotic spheres of Earth (on the example of fields of Moscow brown-coal basin). – Byull. MOIP. Otd. Geol. 90(4): 73–80 (In Russ.).
- Carvey K., Farrar D.R., Glenn-Lewin D.C. 1977. Bryophytes and Revegetation of Coal Spoils in Southern Iowa. – Bryologist. 80(4): 630–637.
- Dobrovol'skij I.I., Shanda V.I., Gajova N.V. 1979. Character and of direct syngensis in technogenic ecotopes of Krivbass. – Ukr. Botanicheskij Zhurnal. 36(6): 524–527 (In Ukr.).
- Efimov D.Yu. 2016. Organization of vegetation cover of the aquatic ecosystems of the Borodino coal mine dumps (Kansk forest-steppe, Eastern Siberia). – Sibirskiy lesnoy zhurnal. 2: 32–42 (In Russ.).
- Engelman M.H., Weeks T.E. 1985. An analysis of the effects of stip-mining disturbance a bryophyte species diversity. – Bryologist. 88(4): 344–349.
- Fedotov V.N., Vasil'ev V.M. 1979 [Tula Land]. Tula. 221 p. (In Russ.).
- Ivanova E.I. 2001. Leaf-stemmed mosses of South Yakutia. Novosibirsk. 136 p. (In Russ.).
- Kachurin N.M., Vasil'ev P.V., Rybak V.A., Bogdanova S.M. 2015. Environmental consequences of the closure of coal mines. Tula. 321 p. (In Russ.).
- Krasavin A.P. 1991. Environmental protection in the coal industry. Moscow. 221 p.
- Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti [The Red Book of the Ryazan region]. 2021. Izhevsk. 556 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Tul'skoy oblasti: rasteniya [Red Book of the Tula region: plants]. 2020. Tula. 275 p. (In Russ.).
- Kuzyarin O.T. 2013. Bryoflora of coal dumps of the Lviv-Volyn mining region. – Studia Biologica. 7(1): 105–114.
- Lednev S.A., Sharapova A.V., Semenov I.N., Koroleva T.V. 2020. Plant succession on coal mine dumps in the forest-steppe of the Tula region. – Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya. 84(2): 239–245 (In Ukr.).
- Lobachevs'ka O.V. 2008. Studying the adaptive capabilities of *Dicranella cerviculata* moss (Hedw.) Schimp. in the zone of anthropogenic impact of sulfur compounds. – In.: Materialy II Vseros. nauch.-prakt. konf. "Ekologicheskie sistemy: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya". Nizhniy Tagil. P. 33–36.
- Lobachevs'ka O.V. 2012. Mossy rock dumps of the Chornograd mining district. – Chornomors'kiy botanicheskij Zhurnal. 8(1): 67–76 (In Ukr.).

- Moss flora of Russia. 2017. Oedipodiales — Grimmiales. Vol. 2. Moscow. 560 p. (In Russ. and Engl.).
- Moss flora of Russia. 2018. Bartramiales — Aulacomniales. Vol. 4. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).
- Moss flora of Russia. 2020. Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotheciaceae — Brachitheciaceae). Vol. 5. Moscow. 600 p. (In Russ. and Engl.).
- Moss flora of Russia. 2022. Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). Vol. 6. Moscow. 472 p. (In Russ. and Engl.).
- Nozhinkov A.E. 2021. Mkhі ugolnykh otvalov Kuzbassa [Mosses flora of coal dumps of Kuzbass]. — In: materials of VI International Scientific Conference “Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions”. Kemerovo. P. 74–75 (In Russ.).
- Popova N.N. 2020. Bryoflora of the natural monument “Konduki” (Tula region). — In: “Flora i rastitel’nost’ Central’nogo Chernozem’ya-2020”. Kursk. P. 169–173 (In Russ.).
- Popova N.N. 2022. Bryoflora of limestone quarries of the Central Russian upland. — Bot. Zhurn. 107(4): 3–20 (In Russ.).
- Potapenko V.A. 2012. Environmental consequences of the liquidation of coal mines in the Tula region. — Bezopasnost’ zhiznedeyatel’nosti. 12(144): 34–38 (In Russ.).
- Potemkin A.D., Sofronova E.V. 2009. Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1. St. Petersburg — Yakutsk. 368 p. (In Russ. and Engl.).
- Reva M.L., Baklanov V.N. 1974. The dynamics of the natural overgrowth of the Donbass landfills. — In: “Plants and the industrial environment”. Sverdlovsk. P. 108–115 (In Russ.).
- Terrikony. 2015. Lugansk. 712 p. (In Russ.).

---

---

СООБЩЕНИЯ

---

---

## СООБЩЕСТВА ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВО-ОСОКОВО-ХЛОРАНТОВЫХ ЛЕСОВ НА ТЕРРИТОРИИ СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2024 г. Т. А. Комарова<sup>1, \*</sup>, Н. В. Терехина<sup>2, \*\*</sup>,  
С. Г. Глушко<sup>3, \*\*\*</sup>, Н. Б. Прохоренко<sup>4, \*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН  
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия

<sup>2</sup>Институт наук о Земле СПбГУ  
10-я линия Васильевского о-ва, 33/35, Санкт-Петербург, 199178, Россия

<sup>3</sup>Казанский государственный аграрный университет  
ул. К. Маркса, 65, Казань, 420015, Россия

<sup>4</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

\*e-mail: mata41@mail.ru

\*\*e-mail: n.terehina@spbu.ru

\*\*\* e-mail: glushkosg@mail.ru

\*\*\*\*e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

Поступила в редакцию 17.06.2023 г.

Получена после доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 19.03.2024 г.

Проведен анализ распространения и естественного хода развития после пожаров сообществ широколиственно-кедрового лианово-кустарникового папоротниково-осоково-хлорантового типа леса, встречающихся небольшими участками на территории Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. На хребте Уссурийский Арарат в сообществах данного типа леса были обнаружены популяции дикорастущего редкого и уникального вида — женьшеня обыкновенного (*Panax ginseng* С.А. Мей). Из обследованных 23 сообществ растения женьшеня произрастали в 10 из них в количестве от 1 до 31 особи на площади 0.25 га. Бассейны 5 ручьев, в пределах которых произрастали сообщества рассматриваемого типа леса, составляли основу для создания женьшеневого заказника. Однако, несмотря на постановление от 15.11.1998 № 511 “О стратегии сохранения биоразнообразия Сихотэ-Алиня”, принятое губернатором Приморского края, проект по созданию женьшеневого заказника не был утвержден, и в лесах на этой территории была проведена интенсивная заготовка древесины.

В связи с уникальностью и редкой встречаемостью широколиственно-кедровых папоротниково-осоково-хлорантовых лесов настоящая статья посвящена вопросам распространения и характеристике состава, структуры и динамики сообществ в ходе послепожарных лесовосстановительных сукцессий. Рассмотрена динамика таксационных показателей древостоев и ценотической значимости у древесных видов, а также характер изменения видового состава, численности растений и массы надземных частей у кустарников, деревянистых лиан и травянистых растений на разных этапах сукцессий. Установлена экологическая группа видов, сопряженных в своем распространении с растениями *Panax ginseng*, для которых указаны пределы распространения по трем ведущим экологическим факторам.

**Ключевые слова:** лесовосстановительные сукцессии, фитоценотическая значимость, динамика численности растений, фитомасса, *Panax ginseng*

DOI: 10.31857/S0006813624110029, EDN: OKHKWN

В рамках долговременной программы и принятого постановления от 15.11.1998 № 511 “О стратегии сохранения биоразнообразия Сихотэ-Алиня” (“About the strategy of Sikhote-Alin biodiversity preserving”) научными сотрудниками отдела леса Биолого-почвенного института ДВО РАН (ныне – ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) в летние периоды были проведены геоботанические и лесоводственные исследования лесной растительности в целях обоснования создания природного парка “Уссурийский Арапат” площадью 66.4 тыс. га, в пределах которого планировалось образование женьшеневого заказника. Уникальность планируемого природного парка состояла в распространении на этой территории естественных популяций дикорастущего женьшеня (*Panax ginseng* С.А. Мей). При этом женьшеневому заказнику отводилась важная роль как центру восстановления дикорастущего женьшеня.

Территория планируемого природного парка “Уссурийский Арапат” расположена на западных отрогах Среднего Сихотэ-Алиня и характеризуется сильно расчлененным низко- и среднегорным рельефом с абсолютными отметками вершин от 260 м до наиболее высоких горных вершин: гора Арапат – 1385.4 м, гора Антоновка – 1385.9 м над ур. м. С запада и юга отграничена руслом р. Антоновка, а с севера и востока – р. Павловка и ее притоками. Поселки Шумный, Ленино и Нижние Лужки находятся в непосредственной близости от исследуемого участка с севера, запада и востока соответственно.

В результате 4-летних исследований лесной растительности наиболее высокая встречаемость растений *P. ginseng* здесь была отмечена в сообществах широколиственно-кедрового лианово-кустарникового папоротниково-осоково-хлорантового типа леса, встречающихся небольшими участками в бассейнах руч. Струистого – правого притока р. Антоновка, а также руч. Сухановский, р. Приходьков Ключ, р. Солонцовый Ключ и р. Приходько – левых притоков р. Павловка.

Несмотря на всестороннее эколого-экономическое обоснование специалистами разных областей науки необходимости и важности создания природного парка “Уссурийский Арапат”, руководством Приморского края не было

принято экспертное заключение. В результате грубого нарушения российских проектов по сохранению уникальных растительных объектов в сентябре 2000 г. леса в бассейнах названных рек и ручьев были отведены под рубки и в следующем году началась интенсивная заготовка древесины.

Результаты проведенных исследований не были опубликованы, за исключением отдельных материалов, вошедших в коллективную монографию (Котарева et al., 2017). В связи с основной приуроченностью популяций дикорастущих растений *P. ginseng* к сообществам широколиственно-кедрового лианово-кустарникового папоротниково-осоково-хлорантового типа леса, вопросы распространения этих лесов и их развития имеют большое научное и практическое значение.

Сообщества рассматриваемого типа леса распространены на Южном и Среднем Сихотэ-Алине фрагментарно и небольшими участками в нижних и средних частях пологих склонов южных румбов. В опубликованной литературе такие леса были отмечены на территории Среднего Сихотэ-Алиня только Н.В. Дылисом и П.Б. Виппером (Dylis, Wipperf, 1953) на базальтовом плато в междуречье р. Немпту и Мухеня на высоте 200–270 м над ур. м.

Следует подчеркнуть, что к настоящему времени все промышленно значимые лесные ресурсы кедрово-широколиственных и темнохвойно-кедровых лесов Сихотэ-Алиня, как и всего Дальнего Востока, сильно истощены, а сохранившиеся лесные массивы приурочены к крутым склонам или находятся в заповедниках, заказниках и других охраняемых территориях. Своеобразным эталоном и охраняемым объектом приморской тайги с господством широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесов может служить Верхнеуссурийский биогеоценотический стационар, сформированный в 1973 г. сотрудниками отдела леса Биолого-почвенного института ДВО РАН. Расположен он в бассейне р. Правая Соколовка (приток IV порядка р. Уссури) и занимает площадь около 4.5 тыс. га. На территории Верхнеуссурийского стационара были обнаружены и обследованы три сообщества рассматриваемого широколиственно-кедрового типа леса,

находящиеся на разных стадиях послепожарного восстановления.

Цель настоящей работы — рассмотреть особенности развития сообществ широколиственно-кедрового лианово-кустарникового папоротниково-осоково-хлорантового леса с участием *Panax ginseng*, находящихся на разных стадиях лесовосстановительного процесса после пожаров, и рассмотреть характер развития популяций *P. ginseng* в этих сообществах.

## ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Согласно физико-географическому районированию рассматриваемые участки находятся в пределах Западно-Сихотэ-Алинской провинции Сихотэ-Алинской горной области Амурско-Приморской страны (Gvozdetsky, Mikhailov, 1987). Район исследования охватывает верхние части бассейнов рек Соколовка, Павловка и Антоновка, притоков р. Уссури в ее верхнем течении в пределах координат 43°08'–44°01' с.ш. и 133°09'–134°03' в.д. В геоморфологическом отношении изучаемая территория принадлежит северной части Южного и южной части Среднего Сихотэ-Алия, образованных низко- и среднегорными массивами со средней высотой 400–700 м над ур. м., вытянутых преимущественно в северо-восточном направлении.

По геоботаническому районированию Б.П. Колесникова (Kolesnikov, 1958) исследуемый район принадлежит Маньчжурско-Сихотэ-Алинской провинции травянисто-папоротниковых смешанных и широколиственных лесов. Главная ландшафтообразующая роль до второй половины прошлого столетия принадлежала широколиственно-кедровым лесам (Kolesnikov, 1958).

Биогеоценозы рассматриваемого типа леса развиваются в наиболее благоприятных условиях по режимам тепла, влажности и почвенного плодородия (Komarova et al., 2017). Почвы среднесуглинистые глубокие бурые горнолесные, хорошо дренированные с постоянным и устойчивым увлажнением, осуществляющимся за счет атмосферных осадков и почвенно-грунтовых вод, стекающих с вышележащих участков. Лесные сообщества отличаются высоким флористическим разнообразием, сложностью структуры и большой продуктивностью.

К диагностическим видам этого типа леса, установленным с помощью блоков сопряженных диагностических видов, используемых в системе методов эколого-флористической классификации Браун-Бланке (Ellenberg, 1956; и др.), относятся неморальные мегатрофы и мезотрофы (*Chloranthus japonicus* Siebold, *P. ginseng*, *Dioscorea nipponica* Makino, *Tilia amurensis* Rupr., *Viburnum sargentii* Koehne, *Polygonatum involucratum* (Franch. et Savat.) Maxim.), среди которых наиболее высоким постоянством и обилием отличается хлорант японский (*Chloranthus japonicus*). Лесные сообщества представлены хорошо развитыми и разнообразными по составу древесным, кустарниковым и кустарничково-травяным ярусами и характеризуются полидоминантным видовым составом во всех ярусах.

Для производных древостоев характерно доминирование видов берез (*Betula platyphylla* Sukacz., *B. costata* Trautv.), разделяющих иногда господство с осиной (*Populus tremula* L.) и ивой козьей (*Salix caprea* L.). Господство берез и осины длится до 130–140 лет. К этому времени в основной полог древостоя начинают переходить хвойные (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) и широколиственные породы (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Tilia taquetii* Schneid., *Acer mono* Maxim. и др.), а в подчиненных пологах эти виды играют ведущую роль.

Древостои восстановившихся лесов с господством *Pinus koraiensis* и широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono* и др.) развиваются преимущественно по II и III классу бонитета, запасы их древесной массы достигают 300–350 м<sup>3</sup>/га.

Активному естественному возобновлению древесных пород в первые годы сукцессии сообществ исследуемого типа леса обычно препятствуют хорошо развитые кустарниковый и кустарничково-травяной ярусы. Почти на всех стадиях послепожарного восстановления лесов преобладает мелкий подрост, представленный разными видами широколиственных и хвойных пород. Максимальная численность подраста с преобладанием крупного подраста из производных древесных пород (*Betula platyphylla*,

*B. costata*, *Populus tremula* и др.) была отмечена только на 8-й год после пожара.

Высокое обилие кустарников и деревянистых лиан сохраняется на разных стадиях послепожарных сукцессий. В качестве доминирующих видов в подлеске выступают крупные неморальные кустарники (*Corylus mandshurica* Maxim., *Acer barbinerve* Maxim.), а также кустарники средней величины (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Eleuterococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Euonymus pauciflora* Maxim. и др.). В большом обилии встречаются деревянистые лианы (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Actinidia kolomikta* Maxim. и *Vitis amurensis* Rupr.). Хорошо развитый травяной покров представлен разнотравьем (*Plagiorhagma dubia* Maxim., *Phryma asiatica* (Hara) Probat. и др.), папоротниками (*Adiantum pedatum* L., *Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz., *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching. и др.) и осоками (*Carex campylorhina* V. Krecz., *Carex pseudosabynensis* (Egor.) A.E., *Carex ussuriensis* Kom. и др.) при высоком участии *Chloranthus japonicus*.

На территории хребта Уссурийский Арапат в бассейнах пяти ручьев в сообществах рассматриваемого типа леса были заложены 8 постоянных пробных площадей (пр. пл.) размером 50 × 50 м и сделаны подробные геоботанические описания еще на 15 временных пробных площадях такого же размера с возрастом древостоя от 65 до 200 лет. На Верхнеуссурийском стационаре были заложены 3 постоянные пр. пл., лесные сообщества на которых были охвачены пожарами 8, 23 и около 180 лет назад.

Сообщества на начальных стадиях зарастания послепожарных участков в исследуемом типе леса не были обнаружены, поэтому характер зарастания в первые 7 лет после пожара здесь не описывается. Послепожарные сообщества, образовавшиеся через 8 и 23 года после пожара, были отмечены на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара близ впадения ручья Октябрьского в р. Правая Соколовка. Оба сообщества образовались после осеннего пожара 1982 г., охватившего сообщества разных типов леса на площади более 50 га. В сообществе, расположенном в средней части юго-западного пологого склона, и обследованном на 8 год после устойчивого низового пожара 1982 г., была заложена пр. пл. 98-1990.

На этом участке сохранили жизнедеятельность единичные деревья широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii* и *Acer mono*), а образовавшийся на 8-й год после пожара древесный молодняк 5–7 м выс. был сформирован преимущественно представителями производных древостоев (*Betula platyphylla*, *B. costata*, *Populus tremula* и др.; табл. 1).

Сообщество, обследованное на 23-й год после беглого низового пожара (пр. пл. 100-2005), было расположено в нижней части покатого южного склона. К этому времени здесь образовался двухъярусный древостой с преобладанием в первом подъярусе сохранившихся во время пожара широколиственных (*Tilia taquetii*, *Acer mono*, *Quercus mongolica*) и хвойных (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) пород от 15 до 24 м выс. Второй подъярус сформировали преимущественно представители производных древостоев (*Salix caprea*, *Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *B. costata* и др.) с незначительным участием широколиственных и хвойных пород (см. табл. 1).

Пр. пл. 96-1997 была заложена в восстановившемся после пожара 180-летней давности коренном лесу, расположенном на пологом юго-западном склоне в долине р. Правая Соколовка. В составе древостоя преобладали растения *Pinus koraiensis* и широколиственные породы (*Tilia taquetii*, *Quercus mongolica* и *Acer mono*; см. табл. 1).

На территории хребта Уссурийский Арапат самое молодое производное сообщество начало формироваться около 65 лет назад после низового пожара, расположено оно в нижней части юго-западного склона в бассейне р. Приходьков Ключ. К началу исследований на заложенной здесь пр. пл. 13-1998 древостой имел три подъяруса, образованных 15 видами деревьев. В верхнем подъярусе, 20–23 м выс., доминировали березы (*Betula platyphylla*, *B. costata*) и широколиственные породы (*Tilia amurensis*, *Acer mono* и *Quercus mongolica*). Из хвойных пород присутствовали сохранившиеся во время пожара деревья *Pinus koraiensis*. В нижних подъярусах от 5 до 17 м выс. доминировали главным образом климаксовые широколиственные и хвойные виды (см. табл. 1).

В двух послепожарных сообществах, образовавшихся около 100 (пр. пл. 91-1997) и 140

Таблица 1. Изменение таксационных показателей участков в различных этапах восстановления широколиственно-кедровых лесов после пожаров.

Table 1. Changes in taxation indices of stands at different stages of restoration of broad-leaved-Korean pine forests after fires.

Пробная площадь №-год закладки, (возраст древостоя) Sample plot №-year of laying (age of stand, years)	Подъярус (высотные пределы, м) Sublayer (alti- tude limits, m)	Породный состав (по запасу) Species composition (by stock)	Число живых стволов на га Number of live trunks per ha, pcs.	Площадь сечения, м²/га Sectional area, m²/ha	Запас древесины, м³/га Timber stock, m³/ha	Средние для преобладающей породы Average values for a dominant species	
						высота, м height, m	диаметр, см diameter, cm
98-1990 (8) 100-2005 (23)	I (24.1–28.0)	4Бп3Ос2Бж1Ик+Чм,Ит,Д,Лт,Км	2748	2.9	9.5	5.6	4.2
	II (13.1–24.0)	4Ла3Клм1К1П1Д+Еа,Ик,Ит,Лт	260	13.38	135.6	21.0	41.8
	III (4.1–13.0)	4Ик3Ос2Бп1Бж+Км,П,Ла,Са,Вм	1625	3.97	19.4	6.0	6.4
13-1998 (65)	I (19.1–25.0)	3Бп2Ла2Д2К1Бж+Ос,Чм,Км,Лт	192	14.41	138.2	22.2	27.2
	II (12.1–19.0)	3Д3Ла2Км1Бж1П6+К,Лт,Бп,Чм	302	8.29	71.6	16.4	23.2
	III (5.0–12.0)	3Км2Ла2Д1П61К1Еа+Кз,Бж,Чм	994	3.50	12.9	5.8	6.9
91-1997 (100)	I (18.1–25.0)	3Бп2Еа1Бж1Д1Ла1К1П6+Ос,Км	208	11.04	100.8	18.1	15.2
	II (11.1–18.0)	3Бж2Еа1Км1П61К1Бб1Ла+И,Ос	212	3.68	26.6	9.1	9.8
	III (5.0–11.0)	3Км2Ла2П61К1Д1Кз+Чм,Бж,Еа	572	1.98	6.4	3.5	3.8
88-1997 (140)	I (14.1–25.0)	4Бж2Лт1Еа1Д1К1Км+П,Бп,Ла	380	33.29	282.6	23.0	42.2
	II (4.1–14.0)	3Км2Еа2К2Клз1П+Бж,Ла,Д	424	2.78	16.1	13.0	14.8
	I (20.1–27.0)	3Кз3Ла2Д2Бж+Еа,Км,П,Лт	176	26.89	251.0	24.0	46.2
96-1997 (180)	II (14.1–20.0)	3Ла3Клм1П1К1Лт1Еа	220	13.39	113.6	17.5	30.2
	III (4.0–14.0)	4П3Км1К1Ла1Еа+Кз,Ил,Кж,Вм	448	3.65	19.4	11.0	12.3
	I (20.1–27.0)	5К2Бж2Ла1Д+П,Еа	188	31.00	315.9	26.5	49.8
105-1997 (190)	II (13.1–20.0)	2К2П2Еа2Клм2Ла+Бж,Д,Клз	192	7.18	63.6	17.5	23.1
	III (5.0–13.0)	4Ла3Клм2Еа1Клз+Д,П,К	316	2.12	10.6	9.0	10.7
93-1997 (200)	I (20.1–27.0)	4К4Бж1Лт1Еа+Д	129	20.28	212.5	25.0	44.6
	II (14.1–20.0)	5П2Еа2К1Лт+Клм	260	9.60	85.2	17.0	24.0
	III (4.0–14.0)	4Еа3П1Лт1Км1Кз+Ил,Кж	811	4.57	24.7	7.0	8.5

Примечание / Note: Бж – *Betula costata*, Бп – *Betula platyphylla*, Ос – *Populus tremula*, К – *Pinus koraiensis*, Еа – *Picea ajanensis*, П – *Abies nephrolepis*, Д – *Quercus mongolica*, Лам – *Tilia amurensis*, Лт – *Tilia taquetii*, Км – *Acer ukurunduense*, Кз – *Acer tegmentosum*, Ил – *Ulmus laciniata*, Ик – *Salix caprea*, Ип – *Salix taraiensis*, Р – *Sorbus sibirica*, Чмк – *Radus maximoviczii*, Чм – *Radus maackii*.

Расшифровка сокращенных названий деревьев приведена также в тексте статьи, в разделе “Методы исследований”.  
The explanation of the abbreviated names of trees is also given in the text of the article, in the section “Methods of research”.

(пр. пл. 88–1997) лет назад на юго-западном склоне в бассейне Сухановского ручья, в верхнем подъярусе преобладали деревья берез (*Betula platyphylla* и *B. costata*) с примесью хвойных и широколиственных пород.

На более поздних стадиях послепожарных сукцессий и в коренных сообществах на 5 постоянных пр. пл. преобладали деревья *Pinus koraiensis* с участием широколиственных пород (*Tilia amurensis*, *Quercus mongolica* и др.) и *Betula costata* в их верхних подъярусах. Древостои восстановившихся лесов развивались преимущественно по III классу бонитета, запасы их древесной массы достигали 350 м<sup>3</sup>/га.

Из отмеченных на территории хребта Усурийский Арапат 23 фитоценозов рассматриваемого типа леса, 18 лесных сообществ относились к коренным сообществам (от 170 до 220 лет) и были приурочены к нижним и средним частям пологих южных и юго-западных склонов на высоте 400–550 м над ур. м. в долинах пяти рек и ручьев — Струистого, Сухановского, Приходькова Ключа, Солонцового Ключа и Приходько. В древостоях коренных фитоценозов преобладали преимущественно деревья *Pinus koraiensis* с примесью темнохвойных пород (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) и значительным участием широколиственных пород (*Tilia amurensis*, *Quercus mongolica* и др.) и *Betula costata* (см. табл. 1).

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материалов проводили путем стационарных и детально-маршрутных исследований, сопровождавшихся закладкой постоянных и временных пр. пл. в среднем 50 × 50 м. При закладке пр. пл. и характеристике фитоценозов были использованы общепринятые в геоботанике и лесоведении методики (Sukachev et al., 1957; Sukachev, Zonn, 1961; Korchagin, 1976; Melekhov, 1980; и др.). На постоянных пр. пл. проводили детальное геоботаническое описание, устанавливали видовой состав и численность всех видов по определенным ступеням высоты растений. Давность пожара на пр. пл. определяли по возрасту доминирующих древесных пород верхнего подъяруса. Согласно нашим исследованиям (Komarova et al., 2017) массовое появление всходов древесных пород

происходит преимущественно в первые два года после пожара.

Для характеристики древостоев проводили сплошной пересчет деревьев по двух- и четырехсантиметровым ступеням толщины. Для установления таксационных показателей древостоев использовали “Справочник для таксации лесов Дальнего Востока” (Spravochnik..., 1990). Учет подроста, скелетных осей кустарников и деревянистых лиан проводили по определенным грациям высоты (для лиан — длины) на двух ленточных площадках (50 × 4 м), расположенных по диагоналям пр. пл. Количество надземных побегов травянистых растений учитывали на 50–100 площадках (1 × 1 м). Кроме того, на этих же метровых площадках устанавливали виды травянистых растений, наиболее часто произрастающие совместно с растениями *Panax ginseng*. Для установления экологической характеристики данных видов, сопряженных в своем распространении с растениями *P. ginseng* в исследуемом регионе, нами были использованы региональные экологические шкалы (Komarova, Ashchepkova, 2000; Regional'nye..., 2003), составленные для 170 видов высших сосудистых растений, произрастающих в лесах среднегорного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Для видов, представленных в экологических шкалах или диагностической экологической таблице, указаны пределы их распространения по трем ведущим экологическим факторам — температурному режиму, увлажнению местообитаний и активному богатству почв при пяти уровнях их проективного обилия и соответствующих им категорий (массовое “m”, обильное “c”, умеренное “n”, малое “p” и единичное “s”). Данные диагностической экологической таблицы позволяют выявить у всех представленных в ней видов зону оптимума, которой соответствует категория проективного обилия “m”, зону нормальной жизнедеятельности — категории “c” и “n” и зону угнетения — категории “p” и “s”.

Для видов нижних ярусов определяли массу надземных частей по методу модельных экземпляров (Sochava et al., 1962; Komarova, 1992a; и др.). С этой целью для каждого вида устанавливали средние статистические показатели в абсолютно сухом состоянии отдельных надземных побегов (скелетных осей) по



соответствующим ступеням высоты (длины). Затем средние показатели модельных экземпляров перемножали на общее количество экземпляров в соответствующих ступенях высоты (длины).

На временных пр. пл. были проведены детальные геоботанические описания с выявлением полного видового состава и указанием средней высоты, проективного покрытия и обилия по Друде для растений каждого вида.

Для краткого обозначения древесных растений в таксационной таблице нами были использованы следующие обозначения: **Бж** — береза желтая или ребристая (*Betula costata*), **Бп** — береза плосколистная (*Betula platyphylla*), **Ос** — осина (*Populus tremula*), **К** — сосна корейская или кедр (*Pinus koraiensis*), **Еа** — ель аянская (*Picea ajanensis*), **П** — пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), **Д** — дуб монгольский (*Quercus mongolica*), **Лам** — липа амурская (*Tilia amurensis*), **Лт** — липа Таке (*Tilia taquetii*), **Км** — клен мелколистный (*Acer mono*), **Кж** — клен желтый (*Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.), **Кз** — клен зеленокорый (*Acer tegmentosum* Maxim. et Rupr.), **Ил** — ильм лопастный (*Ulmus laciniata* (Trautv.)), **Ик** — ива козья (*Salix caprea*), **Ип** — ива поронайская (*Salix taraikensis* Kimura), **Р** — рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.), **Чмк** — черемуха Максимовича (*Padus maximoviczii* (Rupr.) Sokolov), **Чм** — черемуха Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.).

Названия растений приведены по сводке «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока» (Sosudistye..., 1985–1996).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Формирование и развитие сообществ после пожаров

Как известно, формирование послепожарных древостоев зависит от степени нарушения растительности и почвы, величины выгоревшей площади, общих условий местопроизрастания, наличия источников семян и других факторов. Состав послепожарных ценозов определяется видовым разнообразием допожарных сообществ, поступлением диаспор с соседних участков и наличием жизнеспособных семян в почве.

Сходные особенности развития ценопопуляций разных биоморф в ходе лесовосстановительного процесса после пожаров отмечаются у выделенных Т.А. Комаровой (Komarova, 1992b) инициальных, серийных и климаксовых видов, отличающихся по характеру жизненных стратегий, фитоценотической роли, темпам роста и динамике численности растений на разных этапах сукцессий.

Инициальные виды, к которым принадлежат травянистые растения (*Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulkova, *Sonchus arvensis* L. и др.) и кустарники (*Sambucus racemosa* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Br. и др.), имеют простые и короткие жизненные циклы и активно развиваются только на первых этапах лесовосстановительных сукцессий. К числу их биологических особенностей относятся высокая плодовитость, хорошая всхожесть и быстрое прорастание семян, а также высокие темпы роста и развития. Вместе с тем низкая конкурентоспособность, светолюбие и ограниченные возможности возобновляться семенным путем на заселенных участках обеспечивают устойчивые позиции только первому их поколению, сформировавшемуся в условиях достаточной освещенности и ослабленной конкуренции.

Растения серийных видов, представленные травянистыми растениями (*Carex campylorhina*, *Pseudocystopteris spinulosa* и др.), кустарниками (*Philadelphus tenuifolius*, *Eleutherococcus senticosus* и др.), деревянистыми лианами (*Schisandra chinensis*, *Actinidia kolomikta* и др.) и древесными растениями (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.), характеризуются отсутствием сбалансированного воспроизведения молодых поколений и отмиранием старых. Как и у инициальных видов, наиболее успешно у них развивается первое поколение, сформировавшееся на нарушенных участках в условиях ослабленной конкуренции и хорошей освещенности. Отличаются от инициальных видов более длительными жизненными циклами и присутствием на разных этапах лесовосстановительного процесса.

Среди серийных древесных видов первыми заселяют освободившиеся после пожаров участки представители семейства *Salicaceae* (*Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. taraikensis* и др.) благодаря массовому распространению их

мелких и легких семян с помощью ветра и быстрому их прорастанию. На обнаженной поверхности почвы при наличии достаточной влаги в почве семена их могут прорасти уже на 2-й день. У осины (*Populus tremula*) колонизационные возможности усиливаются благодаря длительному сохранению в почве подземных органов, обеспечивающих обильное воспроизведение молодого поколения с помощью корневых отпрысков. У берез (*Betula platyphylla*, *B. costata*) быстрое освоение послепожарных участков происходит благодаря значительным запасам семян в почве, которые способны сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятилетий (Комарова, 1986). Растения *Betula costata*, отличаясь большей теневыносливостью и продолжительностью жизненного цикла по сравнению с растениями *Betula platyphylla* и другими серийными видами, обладают способностью возобновляться семенным путем под пологом относительно разреженного древостоя. При этом ее подрост чаще всего сосредоточен на старом замшелом валеже.

Высокие темпы роста у древесных растений серийных видов на первых этапах жизненного цикла и быстрое достижение жизненной кульминации обеспечивают первому их поколению устойчивые позиции и возможность образовывать производные древостои с их доминированием.

Для климаксовых видов характерны длительное и устойчивое воспроизведение молодых поколений и доминирование на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах, что обеспечивает им высокую степень конкурентоспособности и толерантности. К этой группе относятся все основные лесообразующие виды коренных лесов (*Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Tilia amurensis* и др.), а также ряд видов кустарников (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve* и др.) и травянистых растений (*Carex xypium* Kom., *Maianthemum bifolium* (L.) Schmidt и др.).

Среди древесных климаксовых видов наиболее быстро восстанавливаются древесные растения, способные к вегетативному воспроизведению от сохранившихся надземных или подземных органов. Обильную вегетативную поросль от сохранившихся спящих почек в основании стволов образуют некоторые широколиственные породы (*Quercus mongolica*, *Tilia*

*taquetii*, *Acer mono*, *A. ukurunduense* и др.). Энергия роста и быстрота разрастания растений, возникающих вегетативным путем, в первые годы их развития значительно выше, чем у особей этих же видов, образующихся из семян. Хвойные лесообразующие породы (*Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*) восстанавливаются только с помощью семян, в связи с этим успешность их воспроизведения на горях определяется близостью сохранившихся древостоев. Представители климаксовых видов, в отличие от серийных, способны переносить затенение и развиваются медленнее на первых этапах их онтогенеза.

**Изменение ценотической роли у древесных видов в ходе послепожарных сукцессий.** Важную информацию о роли отдельных древесных видов в сложении сообществ, находящихся на разных этапах лесовосстановительных сукцессий после пожаров, могут дать показатели их ценотической значимости. Для оценки ценотической значимости древесных видов за основу нами был взят индекс доминирования Симпсона (Simpson, 1949):

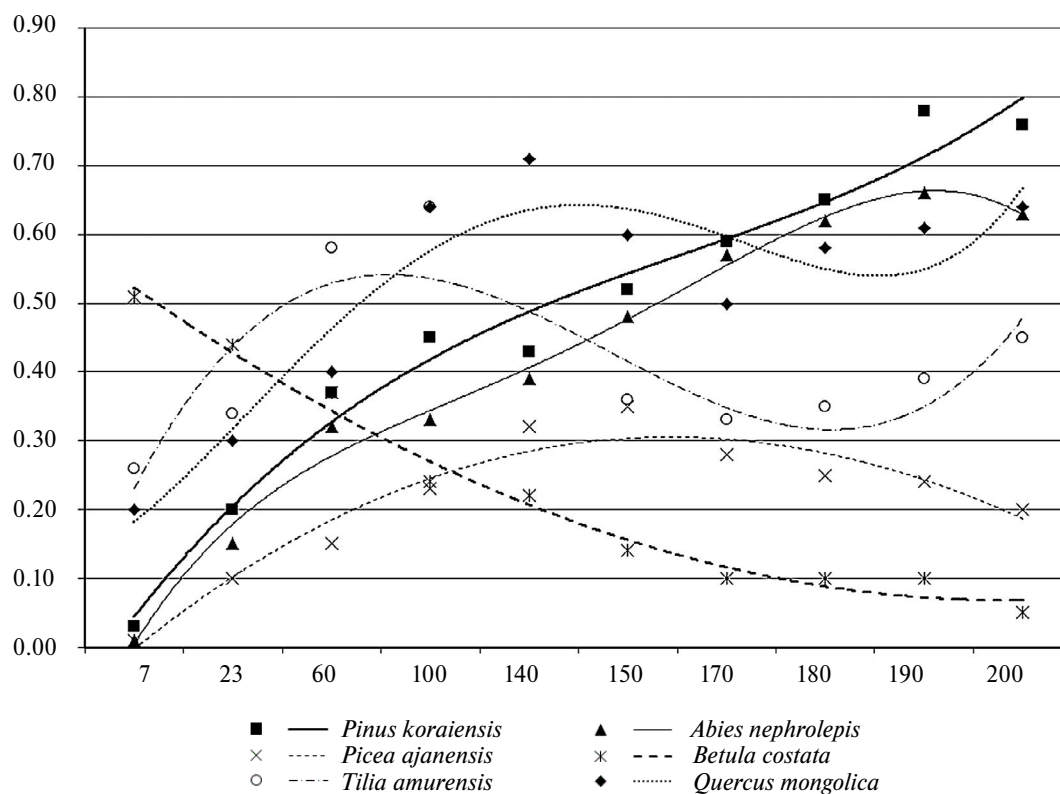
$$D = \frac{N_i}{N},$$

где  $N_i$  — численность  $i$ -го вида;  $N$  — общая численность всех видов.

Следуя модификации Саксена и Сингха (Saxena, Singh, 1982), отношения численности  $i$ -го вида к общему количеству экземпляров у всех видов, взятые в квадрате, устанавливали отдельно для подростка, тонкомера и деревьев с диаметром ствола более 12 см. Затем полученные результаты суммировались и определялся корень квадратный из этой общей суммы, или соответственно

$$D = \sqrt{\sum \left( \frac{N_i}{N} \right)^2}.$$

Величина модифицированного индекса доминирования в одинаковой степени зависит от численности подростка, тонкомера и крупных деревьев, что позволяет оценить ценотическую значимость каждого древесного вида независимо от возрастного состава их ценопопуляций, значительно меняющегося в ходе сукцессий. На основе вычисленных индексов доминирования с учетом давности пожаров построены



**Рис. 1.** Показатели индекса доминирования и полиномиальные линии тренда для ценопопуляций основных древесных видов на разных стадиях послепожарных сукцессий.

По оси абсцисс — годы после пожара, лет; по оси ординат — индексы доминирования.

**Fig. 1.** Indicators of the dominance index and polynomial trend lines for coenopopulations of main tree species at different stages of post-fire succession.

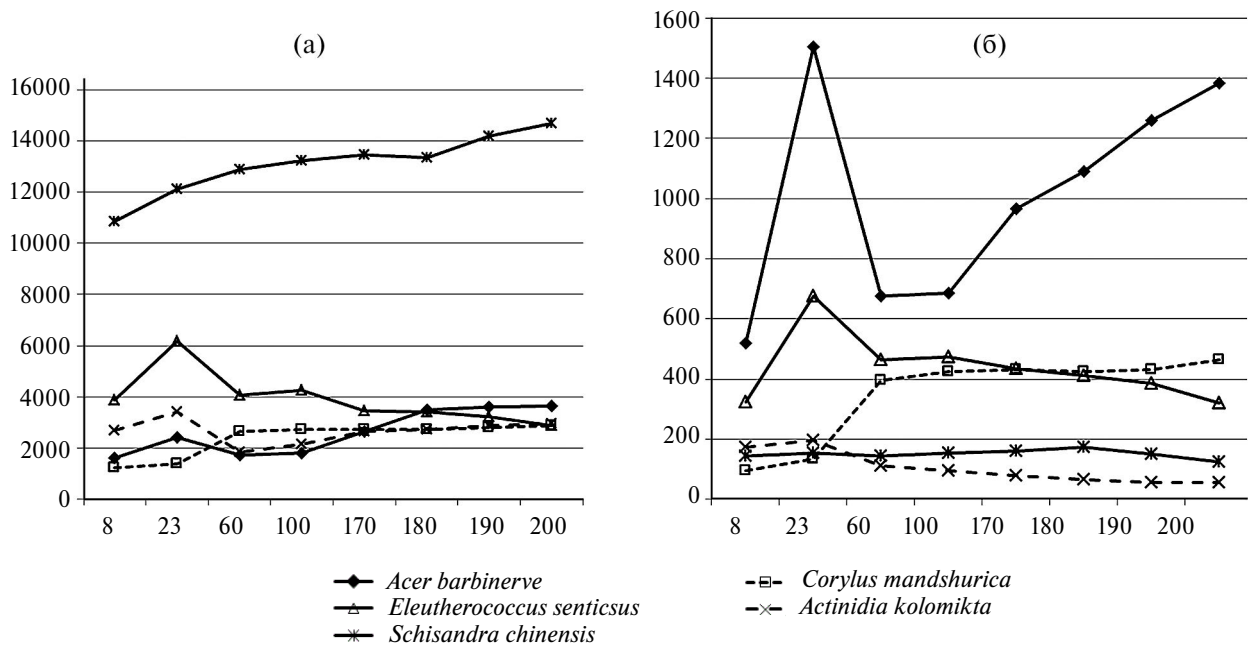
On the abscissa axis — the number of years after the fire, on the ordinate axis — the values of the dominance index.

кривые ценотической значимости у 7 ведущих древесных видов (рис. 1).

Кривые фитоценотической изменчивости древесных видов по градиенту сукцессионного процесса соответствуют ценоклинам градиентного анализа Уиттекера (Whittaker, 1960). В сукцессионных ценоклимах высокая ценотическая значимость (0.5 и более) на отдельных этапах лесовосстановительного процесса принадлежит климаксовым видам (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis* и *Acer mono*). Среди серийных видов только деревья *Betula costata* достигали этого порога в 8-летнем послепожарном сообществе. У всех остальных серийных видов отмечались низкие показатели индексов доминирования, несмотря на господство их растений в составе производных древостоев. Это связано с низкой численностью их молодого поколения, неспособного возобновляться под пологом сомкнутого древостоя.

У климаксового вида (*Pinus koraiensis*) индексы доминирования до 150 лет после пожаров обычно низкие. Вместе с тем после 150–170 лет они становятся стабильно высокими благодаря достижению генеративного периода у их особей, что обеспечивает в дальнейшем постоянный приток молодых растений. Индексы доминирования у *Picea ajanensis* довольно низкие (не более 0.35) на всех стадиях сукцессий, что характеризует ее как сопутствующий вид хвойным и лиственным климаксовым породам в исследуемом типе леса.

**Развитие кустарников и деревянистых лиан в ходе послепожарных сукцессий.** Для оценки ценотической значимости у разных видов кустарников и деревянистых лиан были установлены численность скелетных осей и масса их надземных частей у каждого вида. Эти показатели отражают наиболее значимые стороны их ценопопуляций — характер участия в сложении



**Рис. 2.** Изменение численности скелетных осей (а) и массы надземных частей (б) у ценопопуляций кустарников и деревянистых лиан в ходе послепожарных сукцессий.

По оси ординат: а — число скелетных осей, экз/га; б — масса надземных частей, кг/га абс. сух. вещества. По оси абсцисс — годы после пожара, лет.

**Fig. 2.** Changes in the number of skeletal axes (a) and the mass of aboveground parts (б) in cenopopulations of shrubs and woody vine at different stages of post-fire successions.

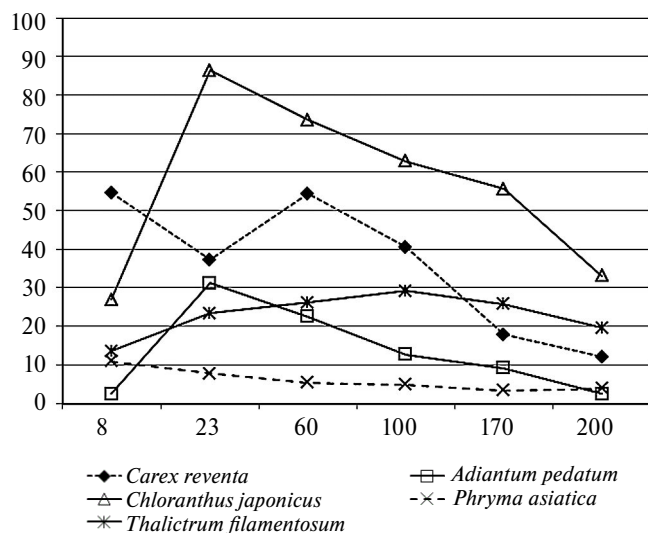
On the ordinate axis: а — is the number of skeletal axes, ex/ha; б — aboveground dry phytomass, kg/ha. On the abscissa axis — years after the fire.

сообществ и степень использования ресурсов среды. Динамика численности и массы скелетных осей у кустарников и деревянистых лиан в ходе послепожарных сукцессий представлены на рис. 2 у трех наиболее распространенных видов кустарников и двух видов деревянистых лиан.

Прямая корреляция между численностью скелетных осей и их биомассой отсутствует из-за значительных различий в размерах растений. Наиболее высокие показатели массы надземных частей на всех стадиях послепожарных сукцессий принадлежат климаксовому виду (*Acer barbinerve*), скелетные оси которого значительно превышают все остальные виды и достигают 8–10 м выс. на завершающих этапах сукцессий. Сравнительно высокие показатели численности скелетных осей характерны также для климаксового (*Corylus mandshurica*) и серийного (*Eleutherococcus senticosus*) кустарниковых видов. При этом в ходе сукцессии у *Corylus mandshurica* численность осей постепенно возрастала, а у

*Eleutherococcus senticosus* последовательно снижалась. Значительная численность скелетных осей отмечалась также у деревянистых лиан (*Actinidia kolomikta* и *Schisandra chinensis*). На хорошо освещенных гарях преобладали их скелетные оси до 200 (300) см длины, а под сомкнутым пологом древостоев основное их количество у *Actinidia kolomikta* не превышало 50–100 см, а у *Schisandra chinensis* — 20–30 см длины. Крупные лианы, до 12–15 м длины, у обоих видов были представлены лишь единичными экземплярами, обвивающими отдельные невысокие деревья. В ходе сукцессий численность скелетных осей у обоих видов деревянистых лиан постепенно нарастает, а общая масса их надземных частей при этом снижается.

Общая фитомасса надземных частей у кустарников и деревянистых лиан на первых стадиях сукцессий составляет в среднем 3000–3500 кг абс. сух. вещ-ва/га и значительная их доля (1800–2500 кг абс. сух. вещ-ва/га) приходится на кустарники инициальных видов (*Sambucus*



**Рис. 3.** Изменение массы надземных частей у ценопопуляций пяти видов травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий. По оси ординат — масса надземных частей, кг/га абс. сух. вещества. По оси абсцисс — годы после пожара, лет.

**Fig. 3.** Changes in the mass of aboveground parts in coenopopulations of five species of herbaceous plants during post-fire successions. On the abscissa axis — years after the fire. On the ordinate axis — the mass of aboveground parts, kg/ha abs. dry substances.

*racemosa*, *Aralia elata* (Miq.) Seem. и др.). На последующих стадиях лесовосстановительных сукцессий и в климаксовых сообществах общие запасы надземных частей кустарников и лиан варьируют от 1500 до 3000 кг абс. сух. вещ-ва/га.

**Развитие травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий.** Травяной покров в сообществах рассматриваемого типа леса хорошо развит на разных стадиях послепожарных сукцессий. В нем присутствуют виды разных экологических групп, представленные ксеромезофитным разнотравьем и осоками (*Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Convallaria keiskei* Miq., *Carex ussuriensis*, *C. reventa* Krecz. и др.), гигромезофитным широколиственным (*Chlорanthus japonicus*, *Enemion raddeanum* Regel, *Hylomecon vernalis* Maxim., *Cacalia praetermissa* Pojark.) и папоротниками (*Rhizomatopteris sudetica* (A.Br. et Milde) Khokhr., *Lunathyrium pycnosorum* и др.). Распределение по площади травяного покрова резко мозаичное — под сомкнутым пологом древостоя и зарослями кустарников он разреженный с преобладанием теневого мелкотравья (*Maianthemum bifolium*,

*Oxalis acetosella* L., *Mitella nuda* L. и др.), а на более освещенных участках — хорошо развитый, покрывающий почву на 90–100%.

Пионерные ценозы, начинающие лесовосстановительные ряды, значительно варьируются по видовому составу, но для исследуемого типа леса характерны определенные инициальные виды (*Chelidonium asiaticum*, *Impatiens noli-tangere* L., *Lamium barbatum* Siebold et Zucc., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub., *Sonchus arvensis*, *Urtica angustifolia* Fisch. ex Horntm. и др.). На последующих стадиях сукцессий широко представлены осоки (*Carex campylorhina*, *C. reventa*, *C. ussuriensis* и др.), папоротники (*Adiantum pedatum*, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata, *Lunathyrium pycnosorum* и др.) и широколиственные виды (*Chlорanthus japonicus*, *Hylomecon vernalis*, *Cacalia praetermissa*, *Thalictum filamentosum* Maxim. и др.). Динамика массы надземных частей в ходе сукцессии у ценопопуляций 5 видов травянистых растений приведена на рис. 3.

На всех стадиях послепожарных сукцессий наиболее активно развиваются растения *Chlорanthus japonicus*, *Carex reventa* и *Thalictum filamentosum*. Вместе с тем под пологом производных березовых древостоев растения этих видов развиваются более успешно, чем под древостоем с доминированием климаксовых видов.

Общая масса надземных частей кустарниково-травяного яруса на первых стадиях послепожарных сукцессий может достигать 500–600 кг абс. сух. вещ-ва/га в результате пышного разрастания растений инициальных видов. Завершение жизненного цикла у растений инициальных видов обычно приводит к значительному снижению массы травяного покрова и относительно стабильному ее содержанию на последующих стадиях сукцессий, составляющему 350–400 кг абс. сух. вещ-ва/га.

Условия местообитания биогеоценозов рассматриваемого типа леса являются наиболее благоприятными для произрастания в травяном покрове растений редкого и ценного вида — женьшеня обыкновенного (*Panax ginseng*), относящегося к семейству Аралиевых (Araliaceae). Принадлежит он к третичным реликтам и эндемикам хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Отличается уникальными лечебными свойствами благодаря адаптогенным,

стимулирующим и тонизирующим действиям его корней на человеческий организм.

Ареал естественного произрастания *P. ginseng* охватывает главным образом южную половину Приморского края и лишь незначительную территорию Северо-Восточного Китая (провинции Цилинь и Хэйлунцзян). Дикорастущие его растения произрастают главным образом в кедрово-широколиственных лесах на рыхлых, богатых перегноем бурых горнолесных почвах на пологих и умеренно крутых склонах преимущественно южных румбов до 650 м над ур. м.

Проводимые издавна массовые заготовки этого ценного растения создали угрозу полного истощения его естественных запасов. Этот вид был внесен в Красные книги СССР (Red Book..., 1984), РСФСР (Red Book..., 1988), Приморского (Red Book..., 2008) и Хабаровского (Red Book..., 2019) краев. Введенный в конце прошлого столетия запрет на заготовку растений этого ценного вида оказался неэффективным в связи с отсутствием повсеместного контроля, резко возросшим лесопромышленным освоением коренных дальневосточных лесов и сопутствующими им пожарами.

Морфология, биология и экология растений *P. ginseng* были детально изучены дальневосточными исследователями (Grushvitsky, 1946, 1961; Brechman, 1957; Gutnikova et al., 1963; и др.). Согласно результатам их работ растения *P. ginseng* чаще всего имеют одиночный стебель до 80 см выс., редко встречаются и многостебельные растения. На вершине стебель несет мутовку из 2–6 пальчатосложных листьев на черешках до 10 см длиной. В естественных местообитаниях женьшень растет очень медленно, и первое цветение происходит на 8–10 годы (Gutnikova et al., 1963). Цветки обоеполые, зеленовато-белого или розового цвета, собраны в простой зонтик из 15–20 цветков. Плоды ярко-красные сочные двух-, реже трехсемянные костянки, собранные в шаровидную форму. Цветение происходит в июле-августе, а плоды созревают в августе-сентябре.

Корневая система *P. ginseng* состоит из верхней части — “шейки” корневища и собственно стержневого корня. На поверхности “шейки” корневища заметны следы прикрепления к ней ежегодно отмирающих стеблей. По их количеству можно определить примерный возраст

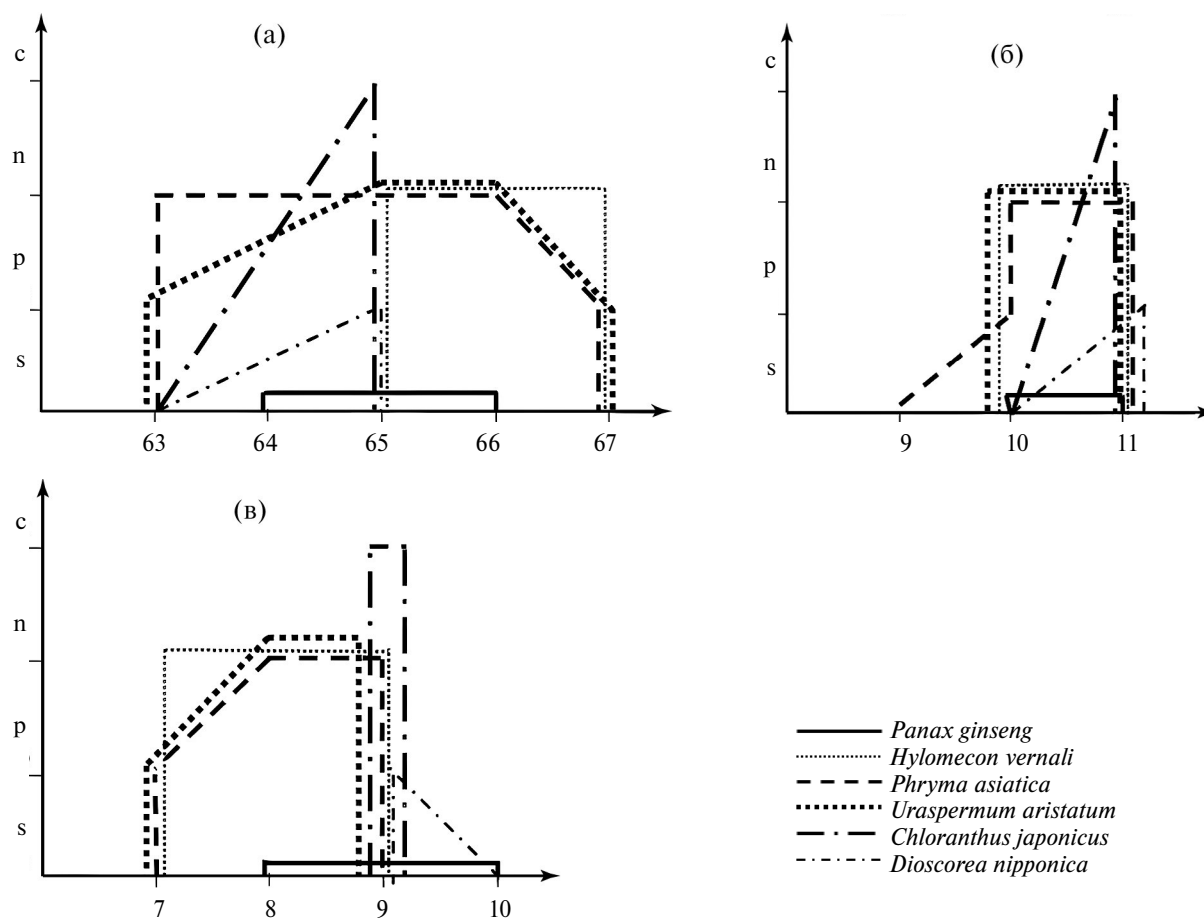
растения. Продолжительность жизни корней женьшеня в естественных условиях достигает 200, а иногда и более 300 лет. Товарным дикорастущий корень становится не ранее чем через 25–30 лет, тогда как на плантации корни собирают, начиная с 5–6-летнего возраста (Usenko, 2011).

В связи с крайне редкой встречаемостью и чрезвычайно низкой численностью естественных популяций *P. ginseng* опытные корневишки (копатели женьшеня) и дальневосточные ботаники устанавливали растения-спутники женьшеня, которые могут служить индикаторами его присутствия в данном сообществе. Согласно наблюдениям И.В. Грушвицкого (Grushvitsky, 1961) в Уссурийской тайге к ним относятся *Oxalis acetosella*, *Polystichum subtripteron* Tzvel., *Chloranthus japonicus*, *Paeonia oreogoton* S. Moore и др. виды.

В ходе анализа материалов пр. пл. и геоботанических описаний рассматриваемого типа леса нами выделены 5 видов травянистых растений: *Chloranthus japonicus*, *Dioscorea nipponica*, *Hylomecon vernalis*, *Phryma asiatica*, *Uraspermum aristatum* (Thunb.) Kundze., тесно сопряженных в своем распространении с растениями *P. ginseng* и характеризующихся сходной экологией. Категорию “m” (массовое обилие) не достигает ни один из рассматриваемых видов (рис. 4). Категорию “с” (обильное) достигают растения только у одного вида — *Chloranthus japonicus*. В исследуемом регионе растения этого вида достигают такого обилия только в местообитаниях с наиболее богатыми (ступень 11), хорошо увлажненными и дренированными почвами (ступень 65) и эуноморальным терморезимом (ступень 9).

Растения *P. ginseng* встречаются только при единичном обилии (s) и чаще всего в прегенеративном возрастном состоянии. Максимальное количество растений (31) было отмечено на пр. пл. 93-1997. При этом только одно растение находилось в онтогенетическом состоянии молодого генеративного растения, а остальные были представлены в состоянии всходов и ювенильных растений, не превышающих 15 см выс. На некоторых деревьях здесь были видны следы затесок, которые делают опытные корневишки, выкапывающие плодоносящие растения и высаживающие семена вблизи материнского





**Рис. 4.** Изменение обилия у шести видов травянистых растений в зависимости от увлажненности, активного богатства почвы и температурного режима местообитаний.

По оси абсцисс – градиенты увлажнения (а), активного богатства почвы (б) и температурного режима местообитаний (в); по оси ординат – проективное обилие: s – единично, p – мало, n – умеренно, c – обильно.

**Fig. 4.** Changes in abundance in six species of herbaceous plants depending on moisture content, active richness of the soil and the temperature regime of habitats.

The abscissa shows the gradients of moisture (a), active soil richness (б), and temperature regime (в) of habitats, the ordinate axis – the projective abundance according: s – single, p – little, n – moderate, c – abundant.

растения. Вероятно, они проводили заготовку корней *P. ginseng* в данном районе в течение нескольких лет. Единичные растения в возрастном состоянии молодых генеративных растений встречались всего на 3-х пр. пл., а на остальных 7 пр. пл. произрастали только молодые вегетативные растения.

Общий флористический состав сообществ широколиственно-кедрового папоротниково-осоково-хлорантового типа леса изменяется на разных стадиях послепожарных сукцессий от 64 до 98 видов на площади, равной 0.25 га. При этом максимальное количество (98 видов) отмечено в послепожарном сообществе,

образовавшемся 8 лет назад. Воздействие пожаров в широколиственно-кедровых лесах исследуемого региона обычно не нарушает флористическую композицию постоянных видов, что согласуется с моделью “начального флористического состава вторичных сукцессий” Эглера (Egler, 1954). После завершения жизненного цикла у инициальных видов флористический состав фитоценозов становится относительно стабильным (70–80 видов). При этом на долю травянистых растений приходится около 70% от всех видов, а доля древесных и кустарниковых видов составляет примерно по 15%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с наиболее высокой приуроченностью популяций уникального и очень редкого травянистого растения *Panax ginseng* к сообществам широколиственно-кедрового лианово-кустарникового папоротниково-осоково-хлорантового типа леса, расположенным на территориях хребта Уссурийский Арапат и Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара в среднегорном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня, настоящая статья посвящена вопросам распространения и развития этих сообществ, находящихся на разных стадиях лесовосстановительного процесса после пожаров. Общий ход послепожарных сукцессий определяется благоприятными условиями местообитаний их биогеоценозов по режимам тепла, богатства и увлажненности почв. Это способствует формированию сообществ с высоким флористическим разнообразием и сложной структурой на всех этапах послепожарных сукцессий.

После устойчивых низовых пожаров формируются производные леса с преобладанием в древостое серийных видов — *Betula platyphylla*, *B. costata*, *Populus tremula* и др. На завершающих стадиях сукцессий ведущая роль принадлежит климаксовым видам — *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis*, *T. taquetii*, *Quercus mongolica*, *Acer mono* и др. При беглых низовых пожарах лесообразующая роль климаксовых видов обычно сохраняется. По величине ценотического индекса доминирования, зависящего в одинаковой степени от численности разных высотных категорий — подростов, тонкомера и крупных деревьев — высокая ценотическая значимость (более 0.5) на отдельных этапах послепожарных сукцессий принадлежит 6 видам (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis*, *Quercus mongolica*, *Acer mono* и *Betula costata*).

Среди кустарников и деревянистых лиан на всех этапах послепожарных сукцессий по численности скелетных осей преобладает деревянистая лиана (*Schisandra chinensis*), а по запасам надземной фитомассы она значительно уступает другим видам, так как основная часть скелетных осей этой деревянистой лианы не превышает 50 см. Наиболее высокая роль на всех этапах послепожарных сукцессий как по численности скелетных осей, так и по фитомассе надземных

частей принадлежит климаксовому виду *Acer barbinerve*.

Травяной покров хорошо развит на разных стадиях послепожарных сукцессий. В нем широко представлены осоки (*Carex campylorhina*, *C. reventa*, *C. ussuriensis* и др.), папоротники (*Adiantum pedatum*, *Diplazium sibiricum*, *Lunathyrium pycnosorum* и др.) и широколиственные виды (*Chloranthus japonicus*, *Hylomecon vernalis*, *Cacalia praetermissa*, *Thalictrum filamentosum* и др.).

Условия местообитания биогеоценозов рассматриваемого типа леса благоприятны для произрастания в травяном покрове растений редкого и ценного вида *P. ginseng*, являющегося третичным реликтом и эндемом хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Растения этого вида были обнаружены в 10 из 23 сообществ рассматриваемого типа леса, отмеченных и обследованных на территориях Арапатского хребта и Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара. При этом растения *P. ginseng* встречались только при единичном обилии и чаще всего в возрастном состоянии молодых вегетативных растений. Из максимального количества — 31 растения на площади 50 × 50 м только одно растение находилось в онтогенетическом состоянии молодого генеративного растения, а все остальные особи были представлены в состоянии всходов и ювенильных растений, не превышающих 15 см выс. Единичные растения в возрастном состоянии молодых генеративных растений встречались всего на 3-х пробных площадях. В рассматриваемом районе в течение многих лет проводили заготовку корней и посадку семян *P. ginseng* опытные корневщики.

К характерным растениям-спутникам женьшеня, которые могли бы служить индикаторами его присутствия в растительных сообществах, были отнесены 5 видов травянистых растений (*Chloranthus japonicus*, *Hylomecon vernalis*, *Phryma asiatica*, *Uraspermum aristatum* и *Dioscorea nipponica*).

Составленный в 1999 г. и всесторонне эколого-экономически обоснованный специалистами разных областей науки Проект по сохранению биоразнообразия уникальных лесных территорий Сихотэ-Алиня и созданию природного парка “Уссурийский Арапат” и женьшеневого заказника в бассейнах 5 ручьев и рек, притоков

пр. Антоновка и Павловка, не был принят руководством Приморского края и в 2000 г. началась интенсивная заготовка древесины на этой территории.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [About the strategy of Sikhote-Alin biodiversity preserving] О стратегии сохранения биоразнообразия Сихотэ-Алиня. Постановление губернатора Приморского края от 15.11.1998 № 511. <https://docs.cntd.ru/document/441572442>
- [Brechman] Брехман И.И. 1957. Женьшень. Л. 182 с.
- [Dylis, Wipper] Дылис Н.В., Виппер П.Б. 1953. Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М.; Л. 304 с.
- Egler F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition — a factor in old-field vegetation development. — *Vegetatio*. 4: 412–417.
- Ellenberg H. 1956. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — *Einfuhr. Phytol. Stuttgart*. 4(1): 3–136.
- [Grushvitsky] Грушвицкий И.В. 1946. Реликты третичной флоры Уссурийского края. — Докл. АН СССР. 52(8): 719–722.
- [Grushvitsky] Грушвицкий И.В. 1961. Женьшень. Вопросы биологии. Л. 344 с.
- [Gutnikova et al.] Гутникова З.И., Воробьева П.П., Бункина И.А. 1963. Женьшень и его возделывание. Владивосток. 124 с.
- [Gvozdetsky, Mikhailov] Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1987. Физическая география СССР. Азиатская часть. М. 448 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1958. Природное районирование Приморского края. — Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. М. С. 5–30.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 222 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992а. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций. Леса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 184 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992b. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с.
- [Komarova, Achshepkova] Комарова Т.А., Ащепкова Л.Я. 2000. Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны корейской (*Pinus koraiensis*). — Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 46. С. 7–72.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В. 2017. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб. 402 с.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1976. Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника. Т. 5. Л. 313 с.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1980. Лесоведение. М. 408 с.
- [Red Book...] Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Т. 2. 1984. М. 480 с.
- [Red Book...] Красная книга РСФСР. Растения. 1988. М. 591 с.
- [Red Book...] Красная книга Приморского края. Растения. 2008. Т. 2. Владивосток. 688 с.
- [Red Book...] Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных. 2019. Воронеж. 604 с.
- [Regional'nye...] Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока. 2003. Владивосток. 277 с.
- Saxena A.K., Singht J.S. 1982. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya. — *Vegetatio*. 50(1): 3–22.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. — *Nature*. 163: 163–188.
- [Sochava et al.] Сочава В.П., Липатова В.В., Горшков А.А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. — Бот. журн. 42(4): 473–484.
- [Sosudistye...] Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. 1985–1996. Т. 1–8. СПб.
- [Spravochnik...] Справочник для таксации лесов Дальнего Востока. 1990. ДальНИИЛХ. Хабаровск. 526 с.
- [Sukachev et al.] Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. 1957. Методические указания к изучению типов леса. М. С. 9–63.
- [Sukachev, Zonn] Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 143 с.
- [Usenko] Усенко Н.В. 2011. Дары Уссурийской тайги. Хабаровск. 352 с.
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. — *Ecol. Monogr.* 30: 279–338.

# BROAD-LEAVED-KOREAN PINE FERN-SEDGE-CHLORANTUS FOREST COMMUNITIES IN SIKHOTE-ALIN

T. A. Komarova<sup>1, \*</sup>, N. V. Terekhina<sup>2, \*\*</sup>, S. G. Glushko<sup>3, \*\*\*</sup>, N. B. Prokhorenko<sup>4, \*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>*Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, Far Eastern Branch of RAS  
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, Primorsky Krai, 690022, Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University  
10<sup>th</sup> Line of Vasilievsky Island, 33/35, St. Petersburg, 199178, Russia*

<sup>3</sup>*Kazan State Agrarian University  
K. Marks Str., 65, Kazan, 420015, Russia*

<sup>4</sup>*Kazansky (Volga) Federal University  
Kremlevskaya Str., 18, Kazan, 420008, Russia*

\*e-mail: mata41@mail.ru

\*\*e-mail: n.terekhina@spbu.ru

\*\*\* e-mail: glushkosg@mail.ru

\*\*\*\*e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

The distribution and natural course of post-fire development of communities of broad-leaved-Korean pine liana-shrub fern-sedge-chloranthus forests occupying small areas on the territory of the Southern and Middle Sikhote-Alin was analyzed. The populations of wild rare and unique species *Panax ginseng* were found in communities of this forest type on the Ussuri Ararat Ridge. The ginseng plants occurred in 10 forest communities of this type of 23 ones surveyed in this territory, in number from 1 to 31 plants on an area of 0.25 hectares. The basins of 5 brooks, where the forest communities of the studied type grew, formed the basis for establishment of a ginseng reserve. However, the project to preserve the biodiversity of the unique forest territories of Sikhote-Alin and the creation of a ginseng reserve in the basins of 5 brooks was not approved and intense timber harvesting was carried out in the forests on this territory. Due to uniqueness and rare occurrence of broad-leaved-Korean pine fern-sedge-chloranthus forests, this article is devoted to the distribution and characterization of the composition, structure and dynamics of communities during reforestation successions. The dynamics of taxation indicators of stands and coenotic significance in woody species, as well as the nature of changes in species composition, plant abundance and the mass of aboveground parts in shrubs, woody lianas and herbaceous plants at different stages of reforestation successions after fires are considered. An ecological group of species associated in their distribution with *Panax ginseng* plants has been established, for which the distribution limits by three leading environmental factors are indicated.

**Keywords:** reforestation successions, coenotic significance, plant abundance dynamics, phytomass, *Panax ginseng*

## REFERENCES

- About the strategy of Sikhote-Alin biodiversity preserving. Resolution of the Governor of Primorsky Krai dated November 15, 1998 No. 511.  
<https://docs.cntd.ru/document/441572442>
- Brechman I.I. 1957. Zhenshen' [Ginseng]. Leningrad. 182 p. (In Russ.).
- Grushvitsky I.V. 1946. Relikty tretichnoy flory Ussuriyskogo Kraya [Relics of the tertiary flora of the Ussuri Territory]. — Dokl. USSR Academy of Sciences. 52(8): 719–722 (In Russ.).
- Grushvitsky I.V. 1961. Zhenshen'. Voprosy biologii [Ginseng. Questions of biology]. Leningrad. 344 p. (In Russ.).
- Gutnikova Z.I., Vorobyova P.P., Bunkina I.A. 1963. Zhenshen' i ego vozdel'yvaniye [Ginseng and its cultivation]. Vladivostok. 124 p. (In Russ.).
- Gvozdetzky N.A., Mikhailov N.I. 1987. Fizicheskaya geografiya SSSR. Aziatskaya chast' [Physical geography of the USSR. Asian part]. Moscow. 448 p. (In Russ.).
- Dylis N.V., Wipper P.B. 1953. Lesa zapadnogo sklona Srednego Sikhote-Alinya [Forests of the western slope of Middle Sikhote-Alin]. Moscow; Leningrad. 304 p. (In Russ.).
- Egler F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition — a factor in old-field vegetation development. — Vegetatio. 4: 412–417.

- Ellenberg H. 1956. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — Einfuhr. Phytol. Stuttgart. 4(1): 3–136.
- Kolesnikov B.P. 1958. Prirodnoye rayonirovaniye Primorskogo Kraya [Natural zoning of the Primorsky Territory]. — Materials on the physical geography of the south of the Far East. Moscow. P. 5–30 (In Russ.).
- Komarova T.A. 1986. Regeneration by seed in fresh burns (forests of the Southern Sikhote-Alin). Vladivostok: Far East Br. Of the USSR Ac. of Sc., 222. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992a. Development and productivity of herbaceous and shrubby coenopopulations. Forests of Southern Sikhote-Alin. Vladivostok. 184 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992b. Post-fire successions in the forests of Southern Sikhote-Alin. Vladivostok. 224 p. (In Russ.).
- Komarova T.A., Ashchepkova L.Ya. 2000. Development of regional ecological scales and their use in the classification of forests with the participation of Korean pine (*Pinus koraiensis*). — Komarov readings. Vladivostok. 46: 7–72 (In Russ.).
- Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V. 2017. Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. participation. St. Petersburg. 402 p. (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1976. Stroenie rastitel'nykh soobshchestv [Structure of plant communities]. Polevaya geobotanika. Vol. 5. Leningrad. 313 p. (In Russ.).
- Melekhov I.S. 1980. Lesovedeniye [Forest Science]. Moscow. 408 p. (In Russ.).
- Red Book of the USSR: Rare and endangered plant species. Vol. 2. 1984. Moscow. 480 p. (In Russ.).
- Red Book of the RSFSR. Plants. 1988. Moscow. 591 p. (In Russ.).
- Red Book of Primorsky Krai. Plants. Vol. 2. 2008. 688 p. (In Russ.).
- Red Book of the Khabarovsk Territory: Rare and endangered species of plants, mushrooms and animals. 2019. Voronezh. 604 p. (In Russ.).
- Regional ecological scales for forest vegetation of the Far East. 2003. Vladivostok. 277 p. (In Russ.).
- Saxena A.K., Singht J.S. 1982. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya. — Vegetatio. 50(1): 3–22.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. — Nature. 163: 163–188.
- Sochava V.P., Lipatova V.V., Gorshkov A.A. 1962. Experience in accounting for the full productivity of the aboveground part of the grass cover. — Bot. Zhurn. 42(4): 473–484 (In Russ.).
- Sosudistye rasteniya Sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. St. Petersburg. Vol. 1–8 (In Russ.).
- Spravochnik dlya taksatsii lesov Dal'nego Vostoka [Handbook for the taxation of forests of the Far East]. 1990. Khabarovsk. 526 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V., Motovilov G.P. 1957. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. P. 9–63 (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Methodological Instructions for the Study of Forest Types]. Moscow. 143 p. (In Russ.).
- Usenko N.V. 2011. Dary Ussuriyskoy taygi [Dary of the Ussuri taiga]. Khabarovsk. 352 p. (In Russ.).
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. — Ecol. Monogr. 30: 279–338.

---

---

СООБЩЕНИЯ

---

---

**БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ  
УРОЧИЩА “УСТЬЕ РЕКИ ТОНЕЛЬ”  
(ОХРАННАЯ ЗОНА ПУТОРАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА)**

© 2024 г. Е. Б. Поспелова<sup>1, \*</sup>, И. Н. Поспелов<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>ФГБУ “Объединенная дирекция заповедников Таймыра”  
ул. Кирова, 21, Норильск, 663305, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Ленинский пр., 33, Москва, 119071, Россия

\*e-mail: [parnassia@mail.ru](mailto:parnassia@mail.ru)

\*\*e-mail: [pleuropogon@gmail.com](mailto:pleuropogon@gmail.com)

Поступила в редакцию 16.11.2022 г.

После доработки 19.11.2023 г.

Принята к публикации 05.12.2023 г.

Приведено описание ландшафтов, растительности и флоры участка “Устье р. Тонель”, расположенного на западе охранной зоны Путоранского заповедника. Ботанико-географические исследования его территории ранее не проводились. Ландшафты территории нетипичны для северо-запада плато Путорана — горы относительно невысокие, имеется широкая террасированная речная долина, границы поясов растительности размыты, в тундровом поясе обычны луговинные тундры и часто присутствуют угнетенные деревья, пояс холодных горных пустынь отсутствует, в долине развиты нехарактерные для Путорана крупнобугристые торфяники. Специфические черты растительности — отсутствие однопорodных лесов, богато-разнотравные луга на горных склонах, высокие парковые травяные березняки, высокотравные ивняки в долине и по берегам озера, сообщества гидрофитов на мелководьях. Флора сосудистых растений включает 425 видов и подвидов из 163 родов из 59 семейств, среди них виды, новые для Путорана и всего Таймырского района. Исходя из преобладания в составе флоры бореальных видов и более высокого участия евразийских по сравнению с азиатскими видами, можно отнести флору участка к евразийскому бореальному типу. В приложении приведен полный аннотированный список.

**Ключевые слова:** плато Путорана, Субарктика, флора сосудистых растений, растительные сообщества, биологическое разнообразие

**DOI:** 10.31857/S0006813624110034, **EDN:** OKAECC

Первое подробное обследование флоры плато Путорана было проведено в 1968–1972 гг. экспедицией Сибирского института физиологии и биохимии растений (СИФИБР) под руководством Л.И. Малышева. Было обследовано 24 ключевых участка, но лишь на 13 из них состав флоры был выявлен полностью, на остальных проводились лишь кратковременные наблюдения (Flora Putorana, 1976). Но из этих участков на современной территории Путоранского заповедника находятся только три — оз. Богатырь (охранная зона), оз. Кутарамакан (заповедник и охранная зона) и оз. Аян (заповедник, краткое

обследование). В последующие годы флористические и геоботанические исследования проводились сотрудниками БИН РАН и НИИХ Крайнего Севера как на отдельных участках охранной зоны на оз. Лама (Yanchenko, 2009) и на оз. Капчук (Kozhevnikov, 1986), так и на заповедной территории — на оз. Собачье (Zanokha, 2002) и на оз. Аян (Ukhacheva, Kozhevnikov, 1987). Но флора и растительность остальной территории заповедника оставались не исследованными, отчасти это было обусловлено тем, что среди его сотрудников ботаников не было.



Следует отметить, что в Путоранском заповеднике при самой его организации акцент ставился на охрану и изучение фауны. Отсюда собственно заповедная территория представлена горными ландшафтами — основными местообитаниями путоранского снежного барана, внесенного в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2021). Низкогорная, сильно заозеренная часть, расположенная западнее, характеризуется более разнообразной растительностью и богатой флорой, но она целиком относится к охранной зоне.

После объединения трех заповедников Таймыра в единое учреждение наша полевая группа, работавшая в течение 20 лет в Таймырском заповеднике, продолжила свои работы в Путоранском. Начиная с 2015 г. нами проводилось комплексное обследование ключевых участков в рамках программы инвентаризации биоразнообразия заповедника, в первую очередь флористического разнообразия. Попутно на маршрутах фиксировались встречи животных; параллельно уточнялась ландшафтная карта, составленная по результатам дешифрирования крупномасштабных спутниковых снимков. Результаты этих работ ежегодно публиковались в «Летописях природы» (Letopisi...), которые доступны на официальном сайте объединенной дирекции «Заповедники Таймыра» (<http://zapovedsever.ru/other/letopis-prirody>).

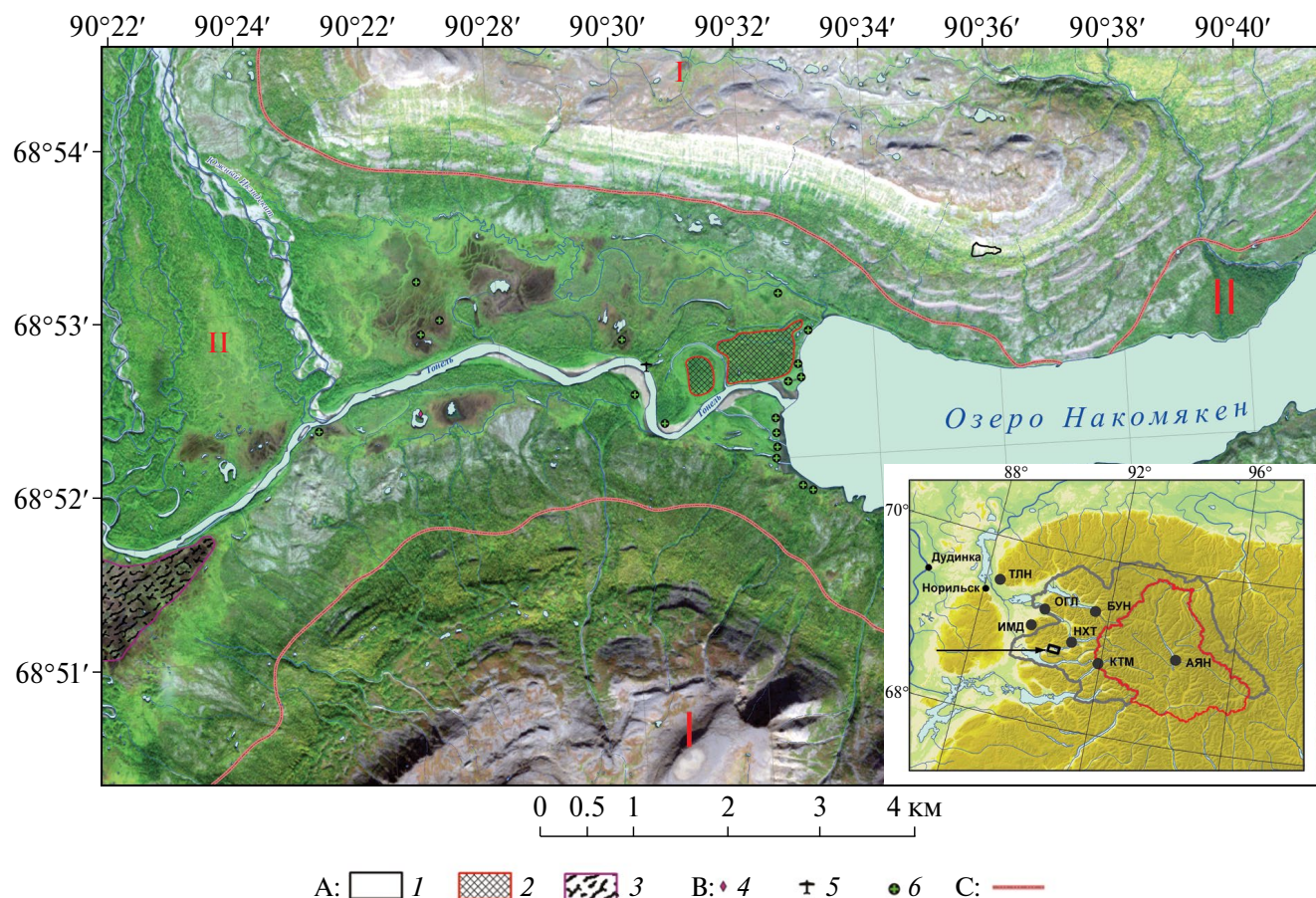
За период исследований было обследовано 5 ключевых участков (рис. 1) как на собственно заповедной территории, так и в ее охранной зоне: запад оз. Глубокое (Огл), крайний восток оз. Лама близ устья р. Бунисяк (Бун), запад оз. Собачье (р. Нахта — Нхт), юг оз. Аян (Аян), оз. Кутарамакан в районе впадения р. Иркингды (Ктм) и 2 — на сопредельной территории, в Талнахских горах (Тлн) и в бассейне р. Имангды (Имд). Все эти участки сравнимы по площади — в пределах 130–200 км<sup>2</sup>. Таким образом, нами было охвачено флористическое разнообразие основных ландшафтов, представленных на территории заповедника и прилегающих к ней участков. Результаты исследований были обобщены с учетом фондовых и литературных данных (Pospelov, Pospelova, 2021); всего для заповедника и его охранной зоны на конец 2020 г. приведено 653 вида и подвида сосудистых растений.

Тем не менее в силу большой протяженности территории заповедника и особенно его охранной зоны флора некоторых отдаленных и труднодоступных участков до сих пор остается практически неисследованной. Исходя из этого, мы продолжили работы, целью которых было комплексное обследование флористического разнообразия этих участков. В 2021 г. работы были проведены на одном из ранее не посещавшихся ботаниками мест заповедника — р. Тонель (Тон) и оз. Накомьякен, где были обнаружены некоторые совершенно нетипичные для северо-запада Путорана ландшафты и растительные сообщества, а также популяции редких для заповедника и Таймырского района видов растений и животных. Целями работ было выявление флористического разнообразия, т. е. составление и анализ локальной флоры (далее ЛФ), выявление и картирование популяций редких видов растений и животных, а также разработка рекомендаций к их дополнительной охране.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Как и в предыдущие годы, мы придерживались метода обследования биоты на основе ландшафтного картирования, проведенного по результатам дешифрирования спутниковых снимков высокого разрешения (Sentinel, Landsat 8 и др.). Методом визуального дешифрирования создается схема ландшафтных выделов М 1 : 25000 — 1 : 50000. На основе этой схемы, учитывая аналогию с близкими по общей ландшафтной структуре ранее обследованными участками, составляется предварительная ландшафтная карта, которая позже уточняется по результатам маршрутных описаний. При этом оценивается характер растительности и потенциальное флористическое разнообразие отдельных выделов, и из них выбираются наиболее перспективные для детальных маршрутных обследований. При инвентаризации локальных флор участков учитывались как гербарные сборы, так и местонахождения растений, зафиксированных в описаниях и сфотографированных в природе на маршрутах и размещенных на портале iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>).

Территория расположена в охранной зоне Путоранского заповедника, занимает западную оконечность оз. Накомьякен в районе устья



**Рис. 1.** Обзорная карта ключевого участка “Озеро Накомьякен – Устье р. Тонель” с указанием ряда особо ценных объектов (фоновое изображение – снимок Sentinel-2 от 24.08.2018).

Условные обозначения: А. Растительные сообщества: 1 – Пионовый луг; 2 – березняки террасы р. Тонель; 3 – бугристые торфяники. В. Встречи животных: 4 – клектун; 5 – колония береговушек; 6 – остромордая лягушка. С. Границы и номера ландшафтов.

I. Среднегорья плато Путорана, расчлененные многочисленными разломами, сложенные базальтами, с высотами до 815 м над ур. м., с платообразными вершинами и крутыми расчлененными склонами. II. Межгорная котловина реки Тонель (Тон) – озера Накомьякен, выполненная флювиогляциальными, аллювиальными и озерно-болотными отложениями, с высотами до 150 м над ур. м.

Врезка: Положение участка “Устье р. Тонель” (стрелка) и ранее обследованные авторами участки (табл. 1, 2): ТЛН – г. Талнах, ИМД – Имангда, ОГЛ – оз. Глубокое, НХТ – Нахта, БУН – Буниязак, КТМ – оз. Кутарамакан, АЯН – оз. Аян.

**Fig. 1.** Overview map of the key section “Nakomyaken Lake – Tonel River Mouth”, indicating a number of especially valuable natural objects (background image: space photo by Sentinel-2, 24.08.2018).

Legend: A. Plant communities: 1 – Peony Meadow; 2 – birch forests on the River Tonel terrace; 3 – frost mound peatlands. B. Animal encounters: 4 – Baikal teal; 5 – sand martin colony; 6 – moor frog. C. Boundaries and numbers of landscapes. I. Middle mountains of the Putorana Plateau, dissected by numerous faults, composed of basalts, with altitudes up to 815 m a. s. l., with plateaued peaks and steep dissected slopes. II. Intermountain basin of the Tonel River (Тон) – Nakomyaken Lake, filled with fluvio-glacial, alluvial and lake-marsh deposits, with altitudes up to 150 m a. s. l.

Inset: The position of the site “The Tonel River Mouth” (arrow) and the sites previously surveyed by the authors (Tables 1, 2): ТЛН – Talnach town, ИМД – Imangda River, ОГЛ – Glubokoye Lake, НХТ – Nachta River, БУН – Bunisyak River, КТМ – Kutaramakan Lake, АЯН – Ayan Lake.

р. Тонель, впадающей в озеро с запада, а также нижнюю часть долины этой реки, прилегающие горы Тонель с юга и отроги гор Накомьякен с севера. Абсолютные высоты в пределах обследованного участка составляют от 89.8 м над ур.

морья (урез озера) до 810 м. Координаты его условного центра – 68.86284°N, 90.54594°E. Площадь обследования – 130 км<sup>2</sup>, на рис. 1 приведена картосхема с указанием местонахождений популяций редких видов растений и животных.

За период исследований (июль — август) было собрано 1029 листов гербария, который в настоящее время хранится в ведущих гербариях Москвы и Сибири (487 листов в MW, 253 — в NSK, 202 — в KRSU).

В последующем тексте названия растений приводятся по базе данных The World Flora Online (<http://www.worldfloraonline.org/>), в отдельных случаях в скобках приводятся названия по С.К. Черепанову (Czerpanov, 1995).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Общая характеристика района работ

Озеро Накомьякен вытянуто с запада на восток, протяженность его 32 км, средняя ширина — ок. 2 км, максимальная глубина не менее 90 м. Характерное отличие его от других озер запада Путорана — сравнительно небольшая амплитуда годовых колебаний: 3–4 м в отличие от 7–8 м на других крупных озерах. Это способствует наличию прибрежных мелководий с богатой субаквальной растительностью на глубинах в межень 1–5 м. Также имеется ряд небольших мелких старичных и термокарстовых озер в долине р. Тонель.

Река Тонель, вытекающая из одноименного озера, расположенного в горах Тонель, имеет длину более 100 км, очень сильно меандрирует в широкой долине. Сток ее, несмотря на полное промерзание, круглогодичный, за счет подруслового талика. Долина реки — плоскодонная котловина очень значительной для плато Путорана ширины (до 8 км) с ровным дном, выполнена песчаным и галечно-песчаным аллювием, перекрытым сверху мощными (не менее 5 м) торфами. От бассейна оз. Кета на юго-западе долина отделена низким (ок. 120 м над ур. моря) водоразделом, который представляет собой обширную флювиогляциальную террасу, сложенную песчано-галечными отложениями, в толще которых имеются значительные массивы мертвых льдов последнего оледенения. Об этом свидетельствуют многочисленные котловины озер провального типа, ряд из которых бессточные. Подобные же массивы террас расположены и по бортам долины р. Тонель, здесь они имеют ширину до 2 км и продолжаются, хотя и в виде узкой полосы, по бортам котловины оз. Накомьякен. По своей структуре и характеру рельефа

долина р. Тонель ближе к Норильско-Рыбинской депрессии, чем к типичным межгорным котловинам плато Путорана, описанным ранее для долин р. Иркингды, Аян, Бунисяк и др.

В поперечном профиле долина имеет выраженные низкую, среднюю и высокую поймы и обширную заболоченную террасу (не считая ранее описанных высоких флювиогляциальных террас). Низкая (до 2 м над урезом реки) и средняя (2–4 м) поймы сложены песчаным материалом, местами с галечниками и отдельными валунами. Высокая пойма преимущественно супесчаная, часто ее границы размывы, высота ее до 6–7 м над урезом реки. Терраса с поверхности сложена торфами, ее высота достигает 12–15 м.

Территория находится в зоне очень сложных мерзлотных условий, отличающихся от других участков, — перехода от сплошного распространения многолетнемерзлых пород к прерывистому. Температура пород в районе близка к 0°C, что обусловлено не только и не столько сравнительно южным положением участка, сколько значительным глубинным тепловым потоком, наблюдающимся по всей западной периферии плато Путорана. По всей вероятности, в этом районе многолетнемерзлые породы характеризуются обилием межмерзлотных и сквозных таликов; последние — под крупными озерами (Geocryology..., 1989). Это подтверждается наличием бессточных замкнутых понижений, выходов на поверхность грунтовых (возможно, межмерзлотных) вод, исчезновением и появлением вновь ниже по течению водотоков даже на мелкодисперсных субстратах. Особенность долины реки — безусловное наличие участков, не промерзающих даже зимой, что видно на крупномасштабных зимних спутниковых снимках. Они могут объясняться как существованием мощных очагов межмерзлотных вод, так и иными причинами (тепловой поток из глубинных слоев в разломной структуре). Вероятно, в р. Тонель даже зимой сток полностью не прекращается (по крайней мере, подрусловой). По всей вероятности, такая специфическая мерзлотная ситуация играет существенную роль в формировании биоты, в частности растительного покрова.

В то же время в горной части территории распространение многолетнемерзлых пород

сплошное, толща мерзлых (морозных) пород составляет не менее 100–200 м, температуры относительно низкие, до  $-7^{\circ}\text{C}$  (Geocryology..., 1989).

На территории в той или иной мере представлены практически все криоморфогенетические процессы. Процессы криогенной сортировки с образованием структурных грунтов широко развиты в горной части на платообразных поверхностях. Пятнистый криогенный нанорельеф представлен почти исключительно в горно-тундровом поясе, где пятнистые тундры занимают пологие склоны и плоские поверхности плато. В равнинной части участка они представлены крайне эпизодически. На крутых склонах гор снежники лежат до конца июля — середины августа, а наиболее мощные часто даже перелетовывают.

В долине р. Тонель широко распространены процессы повторно-жильного льдообразования. Отличительная особенность района — наличие нескольких участков крупнобугристых торфяников, которые не вполне типичны для Норильского района, но являются фоновыми для лесотундровых и северотаежных районов Западно-Сибирской низменности. Также в долине широко развиты процессы термокарста. На высоких флювиогляциально-аллювиальных террасах развиты как глубокие провальные формы термокарста (вероятно, по древним глетчерным льдам), так и неглубокие блюдцевые формы на болотах. Процессы термоэрозии развиты весьма локально и ограничены долиной р. Тонель, где интенсивно размываются торфяные берега.

Наряду с чисто криоморфогенетическими широко распространены и другие рельефообразующие процессы, в первую очередь аллювиальная эрозия (преимущественно в горной части) и аллювиальная аккумуляция. Весьма обычны сели. Повсеместно наблюдаются проявления деятельности снежных лавин — характерные вывалы и прочесы леса, лавинный материал на конусах выноса, крупные лавинные снежники. На склонах гор развиты обвально-осыпные процессы, практически по всем крутым склонам выше лесного пояса идет постоянное осыпание грубообломочного материала, довольно часты крупные обвалы, особенно весной, при таянии снега и после сильных дождей.

## Растительность

Преобладающий тип растительности — лесной, основные лесообразующие породы — *Larix sibirica* Ledeb., в верхних поясах с примесью *L. gmelinii* (Rupr.) Kuzen., повсеместно встречается и гибридная форма *L. × czeakanowskii* Szafer, также *Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* var. *pumila* (L.) Govaerts.

На приозерных и речных террасах обычны травяно-моховые елово-березово-лиственничные леса, часто с обилием высокотравья — *Calamagrostis purpurea* Trin., *Geranium krylovii* Tzvelev, *Aconitum septentrionale* Koelle, *Saussurea parviflora* (Poir.) DC., *Viola biflora* L., *V. uniflora* L. и многих других видов. В подлеске и в нижнем ярусе древостоя встречаются высокие ивы (*Salix jenisseensis* (F. Schmidt) Flod., *S. pyrolifolia* Ledeb.), ольховник (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus).

В нижнем поясе гор на склонах преобладают лиственнично-еловые, елово-березово-лиственничные, березово-лиственничные леса. Наиболее распространены моховые и кустарничково-моховые разности с *Vaccinium myrtillus* L., *Pyrola asarifolia* subsp. *incarnata* (DC.) Haber et H. Takahashi, *P. minor* L., *Linnaea borealis* L., *Lycopodium dubium* Zoega, *L. complanatum* L.) и прочего бореального мелкотравья. В кустарниковом ярусе обычны ивы — *Salix glauca* L., *S. phylicifolia* L., также *Betula nana* L., *Rosa acicularis* Lindl.; на выпуклых каменистых склонах — кустарничково-лишайниковые лиственничники с *Empetrum nigrum* subsp. *subholarticum* (V.N. Vassil.) Kuvaev и *Vaccinium minus* (Avrorin) Vorosch. Очень своеобразны березово-лиственничные леса с господством в травяном покрове *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata, *Rubus arcticus* L. и разреженным моховым покровом.

По мере повышения склонов леса с преобладанием хвойных пород плавно переходят в подгорные смешанные леса с преобладанием березы. Наиболее обычны мохово-травяные, часто парковые леса с обилием высокого разнотравья — *Trollius asiaticus* L., *Saussurea parviflora* (Poir.) DC., *Thalictrum minus* subsp. *elatum* (Jacq.) Stoj. et Stef.; много и обычных лесных растений — *Rubus arcticus*, *Vaccinium myrtillus* и др. На переувлажненных участках обычны сырые травяные березняки с кочкарными осоками (*Carex nigra* subsp. *junceae* (Fries) Soó, *C. umbrosa* subsp. *sabynensis* (Less.



ex Kunth) Kük.) и гигрофильным разнотравьем — *Veratrum oxysepalum* Turcz., *Cardamine macrophylla* Willd., *Pleurospermum uralense* Hoffm. и др. Выше они изреживаются и сменяются березово-лиственничными криволесьями.

В подгольцовом поясе наиболее обычны ольховники и ерники, часто с отдельными низкорослыми деревцами: березами и единичными угнетенными лиственницами. В основном это кустарничково-травяные и кустарничково-моховые сообщества, в их нижнем ярусе наиболее характерны *Empetrum nigrum* subsp. *subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* L., *V. minus*, обычен *Lycopodium alpinum* L. Кустарники здесь чередуются с горными лугами, распространенными как в подгольцовом, так и в лесном поясе на сухих каменистых южных склонах. Видовой состав их разнообразен, разные типы лугов сменяют друг друга на отдельных участках, различающихся составом субстрата и экспозицией. Наиболее обычны из злаков *Festuca altaica* Trin., *Hierochloe alpina* Roem. et Schult., *Anthoxanthum nipponicum* Honda, из разнотравья — *Aster alpinus* L., *Pedicularis incarnata* L., на эродированных склонах — *Potentilla prostrata* Rottb., *Stellaria fischeriana* Ser., *Dracocephalum nutans* L. и другие эрозиофильные мезоксерофиты, на чистом щебне — *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. В трещинах скал встречаются горные папоротники — *Woodsia alpina* (Bolton) Gray, *W. glabella* R. Br., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., в сырых каньонах — *Cryptogramma stelleri* (S.G. Gmel.) Prantl.

Выше расположен тундровый пояс. Его особенность в данном районе — преобладание луговинных (кустарничково-злаково-разнотравных) тундр с относительно густым покровом из *Myosotis asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg., *Micranthes nelsoniana* (D. Don) Small, *Saxifraga cernua* L., *S. bronchialis* subsp. *spinulosa* (Adams), иногда *Papaver variegatum* Tolm. и разорванным маломощным моховым покровом. На низовальных участках возле снежников обычны куртины *Salix polaris* Wahlenb., одуванчиков — *Taraxacum arcticum* Dahlst., *T. glabrum* DC., мелких осок: *Carex melanocarpa* Cham., *C. glacialis* Mack. Характерно, что даже в этом поясе встречаются единичные угнетенные лиственницы. На каменистых уступах обычны щебнистые куртинные тундры, здесь при проективном покрытии 10–15% на фоне щебня развиты куртины *Dryas octopetala* L., отдельные растения *Geum*

*glaciale* Adams ex Fisch., *Minuartia macrocarpa* Ostenf., с подушками мхов (*Dicranum fuscescens* var. *flexicaule* Brid., *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. и др.), лишайников; местами такие же куртины *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, отдельные подушки злаков — *Deschampsia cespitosa* L. (*D. borealis* (Trautv.) Roshev.), *Festuca auriculata* Drobov, *Poa tolmatchewii* Roshev. Пятнистые травяно-моховые тундры с *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Á. Löve et D. Löve приурочены к выровненным, слегка пониженным участкам и отличаются более высоким проективным покрытием и видовым разнообразием, среди них иногда встречаются небольшие болотца.

Холодных горных пустынь в этом районе нет из-за небольших абсолютных высот, лишь на вершинах выше 750 м над ур. моря встречаются неполно-покровные тундры, схожие с горными пустынями, но их общий облик обусловлен не температурным фактором, а зимней снежно-ветровой коррозией. Это щебнистые поверхности, почти совершенно лишенные растений (проективное покрытие не более 3–4%), лишь единично в западинках между камнями попадаются куртины *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Draba glacialis* Adams, *Silene chamarensis* Turcz., *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge.

Долинные кустарники широко распространены в нижнем поясе, на приозерных отмелях и в долине р. Тонель. Густые заросли высотой до 2–4 м составлены в основном ивами — *Salix viminalis* L., *S. hastata* L., *S. lanata* L., *S. gmelinii* Pall. и некоторыми другими; часто в примеси ольховник, *Betula nana*, иногда молодые деревца березы. Приозерные ивняки чередуются с густыми лугами с богатым видовым составом, в котором доминируют злаки — *Festuca rubra* L., *Hierochloe odorata* (L.) P. Beauv., *Poa pratensis* L., обычны *Luzula parviflora* Desv., *Veronica longifolia* L., *Trollius asiaticus* и др. На сырых отмелях развиты разреженные группировки злаков — *Calamagrostis stricta* (Timm) Koeler (*C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. et Scherb.), *Festuca rubra*, *Phleum alpinum* L., *Agrostis clavata* Trin. и мелкого разнотравья — *Myosotis scorpioides* Krock., *Ranunculus propinquus* subsp. *subborealis* (Tzvelev) Kuvaev, *Luzula multiflora* subsp. *sibirica* V.I. Krecz., на сырых местах — *Juncus brachyspathus* Maxim., *J. filiformis* L., *Cerastium regelii* Ostenf. и др.



Основные болотные массивы расположены в долине р. Тонель, но небольшие болота встречаются и на уступах склонов, в котловинах провальных озер. По площади преобладают остаточные-полигональные и плоскобугристые болота с сырыми, часто обводненными понижениями, занятыми *Eriophorum angustifolium* Honck., *Carex limosa* L., в моховом ярусе доминируют *Warnstorffia exannulata* (Bruch et al.) Loeske, *Scorpidium revolvens* (Sw.) Rubers, *S. scorpioides* (Hedw.) Limpr. В мочажинах плоскобугристых болот часто встречаются редкие для района виды, причем они весьма обильны — *Trichophorum alpinum* Pers., все 3 вида р. *Drosera* — *D. anglica* Huds., *D. × obovata* Mert. et W.D.J. Koch., *D. rotundifolia* L., *Cicuta virosa* L., *Lysimachia thyrsiflora* L., *Utricularia intermedia* Hayne, *Eriophorum gracile* W.D.J. Koch. На невысоких буграх обычны кустарниково-осоково-моховые сообщества, моховой покров чаще всего составлен *Sphagnum warnstorffii* Russow, часто со значительной примесью *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.; среди кустарников наиболее обычны *Betula nana*, *Salix pulchra* Cham, кустарнички — *Ledum palustre* L., *Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh., *Andromeda polifolia* L., из трав — *Carex canescens* L., *C. tenuiflora* Wahlenb и др.

Следует отметить богатство водной растительности на мелководьях и старицах р. Тонель и самого оз. Накомьякен. Это заросли рдестов — *Potamogeton alpinus* subsp. *tenuifolius* (Raf.) Hult., *P. gramineus* L., *P. sibiricus* A. Benn.; *Myriophyllum sibiricum* Kom., часто с харовой водорослью *Tolypella canadensis* Sawa, по береговым участкам развиты густые ковры *Caltha palustris* L., иногда *Hippuris vulgaris* L., *Callitriche palustris* L.

При сравнении растительности района с другими ранее обследованными нами участками видно, что в силу своих особенностей она отличается существенным своеобразием — это отсутствие однопородных лесов, широкое распространение березняков, и вообще значительная роль березы в формировании лесов всех типов, размытые границы вертикальных поясов, слабо развитый тундровый пояс с луговинными тундрами и присутствием угнетенных деревьев, отсутствие пояса холодных горных пустынь. Другая особенность растительного покрова территории — наличие редких и не указанных

ранее для плато Путорана видов растений и растительных сообществ (см. рис. 1).

В определенной степени уникальны некоторые луговые сообщества в лесном поясе и на его верхней границе на склонах южной экспозиции гор Накомьякен. Так, здесь обнаружен луг с преобладанием *Paesia anomala* L. общей площадью 2.2 га с *Rubus saxatilis* L., образующей сплошные заросли под покровом высоких трав (“пионовый луг”). По периферии этого луга широко распространены *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt, *Crepis sibirica* L., *Hieracium czamyjashense* Tupitz., *H. pseudoarctophilum* Schljakov, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Diplazium sibiricum*, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. и ряд других видов, крайне редких в других районах запада Путорана. Горные луга с таким видовым составом более нигде на плато в аналогичных местобитаниях ранее не встречались.

Только в этом районе на террасе в низовьях р. Тонель присутствуют парковые березняки с очень мощным древостоем — береза здесь достигает значительной для района высоты (до 20 м) и толщины (до 40 см). В травяном ярусе обычны виды, редко встречающиеся в других районах, — *Aconitum septentrionale*, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Pyrola media* Sw., *Parasenecio hastatus* (L.) H. Koyama и др.

Своеобразны мохово-травяные ивняки пойм и озерных террас, обычные для всего запада Путорана — хотя состав их кустарникового яруса довольно стандартный, но в травяном только на этом участке в них обильна до доминирования *Filipendula ulmaria* и довольно часто встречается *Neottia cordata* (L.) Rich., что более нигде не отмечалось.

Наибольший интерес представляет массив крупнобугристых болот, расположенный на низкой террасе р. Тонель в среднем течении, близкий по характеру к бугристым торфяникам, широко распространенным на севере Западной Сибири. Это уникальный для Путорана природный комплекс. Бугры высотой от 2—3 до 5—6 м чередуются в равном соотношении с переувлажненными или обводненными мочажинами со сплошным покровом гигрофильных мхов, осок, пушиц и других травянистых гигрофитов (*Epilobium palustre* L., *Pedicularis karoii* Freyn). На зарастающих участках обычны

*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Vaccinium microcarpum* и др. В обводненных мочажинах по берегам кроме осок обычны *Comarum palustre* L., *Menyanthes trifoliata* L., в воде — *Hippuris vulgaris*, *Sparganium hyperboreum* Laest. ex Beurl. Склоны торфяных бугров покрыты густыми зарослями ерника, местами с *Salix lapponum* L. или *S. pulchra*, много *Ledum palustre*, по прогалинам куртины *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.; некоторые высокие бугры полностью оголены.

Флора

Локальная флора (ЛФ) ключевого участка Тонель (далее Тон) содержит 425 видов и подвидов сосудистых растений из 163 родов из 59 семейств (полный аннотированный список содержится в приложении (доступно по DOI статьи)). Из всех ранее обследованных нами ЛФ заповедника и сопредельной территории Путорана (см. введение) по богатству она уступает только флоре расположенного южнее оз. Кутармакан (475 видов). Как и во всех флорах севера

Евразии, первую триаду семейств представляют Роасеae, Сурегасеae и Астерасеae, но в отличие от большинства путоранских ЛФ первую позицию с большим преимуществом занимают Сурегасеae. Негативная особенность флоры — малочисленность сем. Scrophulariaceae, входящего в число ведущих в остальных ЛФ Путорана, а также крайне низкая роль семейств Fabaceae и Papaveraceae (по 4 вида), зато по сравнению с другими ЛФ среди малочисленных семейств здесь выше роль Apiaceae (7), Pyrolaceae (7), Violaceae (6), Orchidaceae (4). В родовом спектре преобладают *Carex* (44), *Salix* (21) и *Poa* (14), в отличие от других ЛФ Путорана крайне немногочисленны *Potentilla*, *Draba*, *Pedicularis* (по 4 вида), *Astragalus* (1), *Oxytropis* (2), отсутствуют обычные для Путорана роды *Polemonium*, *Rhodiola*, *Arctophila*, *Erysimum*, *Phlojodicarpus*.

Состав геоэлементов также весьма специфичен. Среди всех обследованных нами ЛФ (см. табл. 1) здесь наиболее высока доля видов бореальной фракции — 43.2% (при среднем показателе 31.5%) и меньше всего представлены виды

Таблица 1. Состав геоэлементов (%) в исследованных локальных флорах

Table 1. Shares of geoelements (%) in investigated local floras

Локальные флоры / Local floras	Тон*	КТМ	ОГЛ	НХТ	БУН	ИМД	ТЛН	АЯН	Ср.
Широтные группы / Latitudinal groups									
Арктическая / Arctic	1.0	3.8	3.1	1.9	3.3	1.7	2.0	5.1	3.0
Арктоальпийская / Arcto-alpine	12.8	12.8	13.7	13.5	15.0	17.2	14.6	15.6	14.6
Метаарктическая / Metaarctic	12.6	14.5	13.9	13.7	16.5	14.1	15.3	19.3	15.3
Гипоарктическая / Hypoarctic	6.9	7.4	8.4	8.3	8.2	7.1	8.2	9.8	8.2
Гипоаркто-монтанная / Hypoarcto-montane	13.8	13.5	15.3	15.7	16.8	17.5	16.3	17.1	16.0
Арктобореальная / Arcto-boreal	7.1	6.7	6.7	6.7	7.8	7.6	8.2	7.1	7.3
Арктобореально-монтанная / Arctoboreal-montane	2.6	2.3	2.9	2.7	2.8	3.1	2.9	2.7	2.8
Бореальная / Boreal	40.1	35.0	31.9	34.8	27.9	29.6	29.1	21.4	29.9
Полизональная / Polyzonal	3.1	4.0	4.1	2.6	1.8	2.0	3.4	2.0	2.8
Широтные фракции / Latitudinal fractions									
Арктическая / Arctic	26.4	31.1	30.7	29.1	34.8	33.0	31.9	40.0	34.2
Гипоарктическая / Hypoarctic	20.7	20.9	23.7	24.0	25.0	24.6	24.5	26.9	24.4
Арктобореальная / Arcto-boreal	9.7	9.0	9.6	9.4	10.6	10.7	11.1	9.8	9.7
Бореальная / Boreal	43.2	39.0	36.0	37.4	29.7	31.6	32.5	21.6	31.5

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Локальные флоры / Local floras	Тон*	КТМ	ОГЛ	НХТ	БУН	ИМД	ТЛН	АЯН	Ср.
Долготные фракции / Longitudinal fractions									
Азиатская / Asian	23.6	27.2	24.9	27.5	27.0	22.6	26.2	31.5	26.7
Евразийская / Euroasian	27.6	22.3	24.2	24.6	23.8	27.1	27.2	18	23.9
Циркумполярная / Circumpolar	43.6	43.7	44.4	42.6	41.8	43.5	40.1	41.5	42.5
Азиатско-американская / Asian-American	3.8	5.1	4.1	3.4	5.2	4.5	4.6	6.6	4.8
Преимущественно американская / Predominantly American	1.4	1.7	2.4	1.9	2.2	2.3	1.7	2.4	2.1

**Примечание.** \*Расшифровка названий локальных флор дана в тексте (см. Введение) и подписях к рис. 1.  
Ср. — среднее значение.

**Note.** \*For the names of the local floras, see the caption to Fig. 1.  
Ср. — average values.

арктической — 26.4% (при среднем показателе 34.2%), несколько меньше, хотя и незначительно, также и видов гипоарктической фракции. Что касается долготной структуры, то, как и в других флорах Путорана, преобладает циркумполярная фракция. Доля азиатской фракции несколько ниже среднего показателя (23.6% при среднем 26.7%), напротив, несколько более, чем в остальных путоранских ЛФ, представлена евразийская (27.6% при среднем 23.9%).

По соотношению широтных фракций (Petrovsky, Zaslavskaya, 1981; Sekretareva, 2010; Pospelova, Pospelov, 2013) флора участка относится к бореальному типу — ведущая роль принадлежит бореальной фракции (53% вместе с аркто-бореальной), а в ее пределах бореальной группы (40%); в составе гипоарктической фракции преобладает гипоаркто-монтанная группа (14%) и очень невелика доля эварктической группы в составе арктической фракции (1%) при относительно высокой доле метаарктической (13%).

Таким образом, флору участка можно охарактеризовать как евразийскую бореальную, этим она отличается от ЛФ других соседних участков, все они относятся к гипоарктическому типу, преимущественно из-за более высокого содержания в них (30–40%) видов арктической фракции.

Но в наибольшей степени специфика флоры проявляется при анализе ее эколого-ценотического состава (см. табл. 2). В первую очередь бросается в глаза высокая доля видов лесной

свиты — 22.4%, в то время как в ЛФ остальных близрасположенных участков она не превышает 16–18%, так же как болотной и водной. Соответственно, значительно ниже доля видов тундровой и горной свит, причем и активность этих видов также довольно низкая. Так, здесь отсутствуют или встречаются единично такие обычные тундровые виды, преимущественно относящиеся к арктической фракции, как *Deschampsia cespitosa* subsp. *septentrionalis* Chiapella, *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb., *Draba fladnizensis* Wulfen, *D. pauciflora* R.Br., *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb. и др., горные *Endocellion glaciale* (Ledeb.) Toman, *Potentilla inquinans* Turcz., *Erysimum redowskii* Weinm. и др. Все эти виды распространены повсеместно и местами активны на других обследованных участках плато. В то же время более высокие встречаемость и активность наблюдаются у бореальных и гипоарктических лесных и лугово-лесных видов (*Aconitum septentrionale*, *Rubus saxatilis*, *Crepis sibirica* и др.), некоторые из них отмечены только на этом участке плато (*Neottia cordata*, *Pyrola media*, *Parasenecio hastatus*, *Filipendula ulmaria*, *Paeonia anomala*).

Такая же картина характерна и для видов болотной и водной свит — отсутствуют широко распространенные на соседних участках арктические виды: *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex bicolor* All., *Pedicularis novaiae-zemliae* (Hultén) Kozhev. (*Pedicularis albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhev.) и близкий к последнему лугово-болотный *P. interioroides* (Hult.) A. Khokhr.).

**Таблица 2.** Содержание видов (%) ландшафтно-фитоценоотических свит в обследованных ЛФ  
**Table 2.** The share of species (%) of landscape-phytocoenotic formations in the investigated local floras

Локальные флоры Local floras	Тон	КТМ	ОГЛ	НХТ	БУН	ИМД	ТЛН	АЯН	Ср.
Ландшафтно-фитоценоотические свиты / Landscape-phytocoenotic formations									
Тундровая / Tundra	21.2	23.1	23.6	23.4	26.8	24.0	23.5	29.5	24.8
Лесная / Forest	22.4	17.7	18.0	18.6	16.2	17.7	18.4	12.2	17.0
Кустарниково-луговая / Shrub-meadow	21.1	19.8	21.3	21.4	20.5	21.9	22.0	21.0	21.1
Горная / Mountain	12.7	14.6	12.9	15.8	14.5	15.5	14.8	16.6	15.0
Болотная / Marshy	12.8	12.4	11.9	12.0	11.5	11.6	10.2	10.4	11.4
Водная / Aquatic	3.6	4.0	4.6	2.2	1.0	2.0	1.2	2.4	2.5
Эрозиофильная / Erosionophylic	6.2	8.4	7.6	7.9	8.0	7.1	8.5	7.9	7.9
Синантропная / Synantropic	—	—	—	—	0.2	0.3	1.4	—	0.2

**Примечание.** Объяснение обозначений см. табл. 1 и подписи к рис. 1.  
**Note.** For designations, see the caption to Fig. 1.

Зато очень обильны виды бореальной фракции — *Caltha palustris*, *Carex utriculata* Boott (*Carex rhynchophysa* С.А. Мей.), *C. rostrata* Stokes. Только здесь по берегам частично осушенного озера обнаружены густые заросли *Mentha arvensis* L. (ближайшее местонахождение — г. Игарка); в старичном понижении р. Тонель обширная популяция *Cicuta virosa*, только на долинных болотах — *Drosera anglica*, на приозерных отмелях — *Barbarea stricta* Andr.

На обследованном участке обнаружен ряд видов растений, впервые отмеченных на территории Таймырского района — *Carex vesicaria* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Neottia cordata*, *Drosera anglica*, *Pyrola media*, *Mentha arvensis*, а также новых для плато Путорана — *Eriophorum gracile*, *Viola mauritii* Тейл. — и для охранной зоны заповедника — *Paeonia anomala*, *Filipendula ulmaria*, *Anthriscus nemorosa* (M. Bieb.) Spreng., *Parasenecio hastatus*, *Tephrosieris integrifolia* (L.) Holub. Отмечены новые местонахождения 22 видов, ранее указанных на плато не более 2–3 раз (*Phleum alpinum* L., *Sparganium angustifolium* Michx., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, и др.), в том числе 5 видов, внесенных в Красную книгу Красноярского края (Red Data Book..., 2022), — *Woodsia alpina*, *Botrychium multifidum* (S.G. Gmelin) Rupr., *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank et Mart., *Hieracium putoranicum* Tupitz., *H. subfarinirum* (Ganesch. et Zahn) Üksip.

Следует еще упомянуть о редких представителях фауны. В низовьях р. Тонель и у западного берега оз. Накомьякен неоднократно отмечалась остромордая лягушка. Скорее всего, это самая северная из ее постоянно обитающих популяций. Существованию зимующей популяции способствует наличие непромерзающих с поверхности участков в долине р. Тонель. Из редких видов птиц были отмечены включенные в Красные книги России (Красная..., 2021) клектун *Anas formosa* и Красноярского края (Red data Book..., 2022) лебедь-кликун *Cygnus cygnus*, на обрывах берегов реки в низовьях обнаружена крупная колония ласточек-береговушек (см. рис. 1). Особо следует отметить не столько особенности видового состава авифауны, сколько значительную численность населения птиц. В старицах и на озерах в долине р. Тонель, а также в западной оконечности озера постоянно наблюдались многочисленные выводки водоплавающих птиц, кормящихся в зарослях водных растений, — шилохвостей, хохлатой чернети, свиязи, синьги, гоголей, длиннохвостых крохалей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Специфика флоры и растительности участка “Река Тонель” обусловлена как особенностями его географического положения, так и характером

ландшафтной структуры. Широкая котловина реки и прилегающие к ней низкогорья открыты с запада и в большей степени находятся под влиянием более влажных и теплых атлантических воздушных масс, чем более восточные участки. На мезоклимат также оказывает влияние положение участка, его территория, находясь внутри массива основного плато Путорана, хорошо защищена от вторжения холодных ветров с севера и северо-запада высокими (до 1300 м над ур. моря) горными массивами, особенно в течение периода вегетации. В то же время количество летних осадков здесь меньше, чем в лежащей западнее Норильско-Рыбинской депрессии, а также в примыкающих к ней котловинах Норильских озер (Лама, Глубокое, Кета). Это подтверждается сравнением наших метеонаблюдений в летний период с данными метеостанции г. Норильска и метеонаблюдениями на других кордонах заповедника. В зимнее же время снегонакопление здесь выше, чем на западном макросклоне плато, что обеспечивает в сочетании с межмерзлотными таликами лучшие условия для перезимовки некоторых видов растений. Мощность снежного покрова в долине предполагается не менее 4–5 м (Klimaticheskii..., 1960; Pogoda..., 2021). При этом сходит он достаточно быстро, т.е. вегетационный период удлиняется.

Долина р. Тонель и западная часть озера благодаря специфике мезоклимата и сложной ландшафтной структуре является своеобразным “оазисом”, в котором присутствуют экотопы, свойственные как горным сооружениям Путорана, так и лежащей западнее Норильско-Рыбинской депрессии. Благодаря этому здесь сформирован очень специфический растительный покров, в котором сочетаются сообщества как типичные для горной части плато (тундры разного типа, горные луга, кустарничково-моховые лиственничники), так и присущие лесным равнинам запада (высокотравные ивняки, крупнобугристые торфяники, травяные березняки). Высокое разнообразие экотопов обеспечивает в свою очередь особенности флоры. Это наличие, а иногда и обилие в долине видов, явно продвинувшихся с юга и запада (напр., *Filipendula ulmaria*, *Anthriscus nemorosa*, *Parasenecio hastatus*), находящихся в этом месте на северном и восточном пределе ареала, и в то же время низкая активность или даже отсутствие многих видов, широко распространенных

по всему плато. Специфика флоры в целом состоит в доминирующей роли видов бореальной фракции и низкой доле арктической, высокой по сравнению с другими участками активностью многих бореальных видов (*Alopecurus aequalis*, *Aconitum septentrionale*, *Pyrola minor* и др.). Этому соответствует заметное преобладание во флоре видов лесной и в меньшей мере болотной свит и пониженная роль тундровой. Исходя из этого, а также более высокого участия во флоре евразийских видов по сравнению с азиатскими, можно отнести флору участка к евразийскому бореальному типу.

Исходя из наличия на этом участке охранной зоны заповедника многих редких объектов — ландшафты, растительные сообщества, популяции редких растений и животных, отсутствующие или крайне немногочисленные на других обследованных территориях, — представляется желательным установление режима особой охраны этого участка, учитывая прогрессирующее развитие туризма в заповеднике и особенно в охранной зоне. Необходима организация мониторинга редких объектов, особенно популяций редких видов — учет численности популяций, состояния растений, наличия и интенсивности цветения и плодоношения и т.д. Все уникальные объекты на территории участка должны быть каталогизированы и промаркированы на местности, посещение их туристами должно быть регулируемым.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа по сбору материала выполнена в рамках государственного задания “Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса на особо охраняемых природных территориях”.

Авторы выражают благодарность заместителю директора “Заповедников Таймыра” М.Г. Бондарю и начальнику научного отдела Л.А. Колпашикову за помощь в организации выезда на оз. Накомьякен. Мы также признательны специалистам, помогавшим нам в уточнении определения некоторых “трудных” таксонов, — В.В. Петровскому (Ботанический ин-т РАН), В.М. Васюкову (Ин-т водных проблем Волжского бассейна), Н.Н. Тупицыной (Красноярский ГПУ им. В.П. Астафьева),



Н.К. Ковтонюк (Центральный сибирский ботанический сад), М.В. Олоновой (Томский ГУ).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- [Flora Putorana...] Флора Путорана. Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. 1976. Новосибирск. 246 с.
- [Flora Taimyra...] Флора Таймыра. 2007–2022. Информационно-справочная система <http://byrranga.ru> (дата обращения: 10.12.2022)
- [Geocryologia...] Геокриология СССР. Средняя Сибирь. 1989. М. 414 с.
- [iNaturalist] A Community for Naturalists. <http://www.inaturalist.org> (Accessed 08.11.2022)
- [Klimaticheskij...] Климатический атлас СССР. 1960. Т. 1. М. 181 с.
- [Kozhevnikov] Кожевников Ю.П. 1986. Сосудистые растения [Vascular plants]. — В кн.: Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л. С. 45–76.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М. 1128 с.
- [Letopisi...] Летописи природы ФГБУ “Объединенная дирекция заповедников Таймыра”. <http://zapovedsever.ru/other/letopis-prirody> (дата обращения: 12.06.2023)
- [Petrovsky, Zaslavskaya] Петровский В.В., Заславская (Королева) Т.М. 1981. К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья. — Бот. журн. 87 (5): 662–673.
- [Pogoda...] Погода в Таймырском (Долгано-Ненецком районе, Красноярский край). Глубина снега. 2021. [https://yandex.ru/pogoda/maps/snow?via=mmapwb&lat=68.87539661495039&lon=90.47292460937497&ll=91.501520\\_68.414935&z=9](https://yandex.ru/pogoda/maps/snow?via=mmapwb&lat=68.87539661495039&lon=90.47292460937497&ll=91.501520_68.414935&z=9) (дата обращения: 01.03.2022)
- [Pospelov, Pospelova] Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б. 2021. Флора сосудистых растений объекта всемирного наследия “Плато Путорана” и его буферной зоны (заповедник “Путоранский” и его охранный зона). М. 184 с.
- [Pospelova, Pospelov] Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2013. Опыт типизации локальных флор севера Средней Сибири по широтной географической структуре с использованием кластерного анализа. — Растительный мир Азиатской России. 2 (12): 89–98.
- [Red Data Book...] Красная книга Красноярского края. 2022. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Красноярск. 251 с.
- [Red Data Book...] Красная книга Красноярского края. 2022. Т. 2 (1). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Красноярск. 762 с.
- [Sekretareva] Секретарева Н.А. 2010. О терминологии географических широтных элементов в Арктике. — Бот. журн. 95 (4): 448–463.
- [Ukhacheva, Kozhevnikov] Ухачева В.Н., Кожевников Ю.П. 1987. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана). — Бот. журн. 72 (5): 589–598.
- World Flora Online. 2022. <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 10.10.2022)
- [Yanchenko] Янченко З.А. 2009. Флора сосудистых растений на северо-западе плато Путорана (окрестности озера Лама). — Бот. журн. 94 (7): 1003–1030.
- [Yurtsev, Petrovskiy] Юрцев Б.А., Петровский В.В. Флора окрестностей бухты Сомнительной. Сосудистые растения — В кн.: Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7–65.
- [Zanokha] Заноха Л.Л. 2002. Флора сосудистых растений окрестностей озера Собачье (Ыт-Кюэль), плато Путорана, север Средней Сибири. — Бот. журн. 87 (8): 25–45.

## BOTANICAL-GEOGRAPHICAL PECULIARITY OF THE TRACT “TONEL RIVER MOUTH” (PROTECTION ZONE OF THE PUTORANA RESERVE)

E. B. Pospelova<sup>1, \*</sup>, I. N. Pospelov<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Joint Directorate of Taimyr Reserves  
Kirova Str., 21, Norilsk, 663305, Russia

<sup>2</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS  
Leninsky Ave., 33, Moscow, 119071, Russia

\*e-mail: [parnassia@mail.ru](mailto:parnassia@mail.ru)

\*\*e-mail: [pleuropogon@gmail.com](mailto:pleuropogon@gmail.com)

The description of the landscapes, vegetation and flora of the site “Tonel River Mouth” located in the west of the protected zone of the Putorana Reserve, is given. Botanical-geographical studies of its territory were not conducted previously. The landscapes of the territory are atypical for the northwest of the Putorana Plateau — the mountains are relatively low; there is a wide terraced river valley; the

boundaries of vegetation belts are blurred; in the tundra belt, meadow tundras are common and depressed trees are often present; belt of cold mountain deserts is missing; in the valley, large-bumpy (frost mound) peatlands occur, which are not characteristic of Putorana. Specific features of vegetation – the absence of forests with one-species tree stands, rich meadows on the mountain slopes, tall park grass birch forests, high-grass willow thickets in the valley and at the lake shores, communities of hydrophytes in shallow waters. The vascular plant flora includes 426 species and subspecies of 163 genera from 59 families, among them there are the species new to Putorana and Taimyr region as a whole. Based on the predominance of boreal species in the composition of the flora and higher participation of Eurasian species compared to Asian ones, it is possible to attribute the flora of the site to the Eurasian boreal type. The electronic appendix contains a complete annotated list.

**Keywords:** Putorana Plateau, Subarctic, vascular flora, plant communities, biodiversity

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work on the collection of material was carried out within the framework of the state task “Study of the natural course of processes occurring in nature and identification of interlinks between individual parts of the natural complex in specially protected natural areas”.

The authors express their gratitude to the Deputy Director of the “Reserves of Taimyr” M.G. Bondar and the head of the scientific department L.A. Kolpashchikov for the help in organizing a visit to Nakomyaken Lake. We are also grateful to the experts who helped us to clarify identification of some “difficult” taxa – V.V. Petrovsky (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences), V.M. Vasyukov (Institute of Water Problems of the Volga Basin), N.N. Tupitsyna (Krasnoyarsk State Pedagogical University named after V.P. Astafiev), N.K. Kovtonyuk (Central Siberian Botanical Garden), M.V. Olonova (Tomsk State University).

## REFERENCES

- Czerepanov S.K. 1995. *Plantae Vasculares Rossicae et civitatum collimitaneorum (in limicis URSS olim)*. СПб. 990 с. (In Russ., Lat.).
- Geocryology of USSR. Central Siberia. 1989. Moscow. 414 p. (In Russ.).
- Climate Atlas of the USSR. 1960. Vol. 1. Moscow. 181 p. (In Russ.).
- Flora Putorana. Materialy k poznaniyu osobennostey sostava i genezisa gornyx subarcticheskikh flor Sibiri. 1976. Novosibirsk. 246 p. (In Russ.).
- Flora Taimyra. Informatsionno-spravochnaya Sistema. 2022 (Flora of Taimyr. Information and reference system). <http://byrranga.ru/index.htm> (Accessed 10.12.2022)
- iNaturalist A Community for Naturalists. <http://www.inaturalist.org> (Accessed 08.11.2022)
- Kozhevnikov Yu.P. 1986. *Sosudistye rasteniya*. – In: *Gornye fitotsenoticheskie sistemy Subarktiki*. Leningrad. P. 45–76 (In Russ.).
- Red Data Book of Russian Federation (animals). 2021. Moscow. 1128 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Krasnoyarsk region. 2022. Vol. 1. The Rare and Endangered Species of animals. Krasnoyarsk. 251 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Krasnoyarsk region. 2022. Vol. 2 (1). The Rare and Endangered Species of Wild Plants and Funguses. Edition 3. Krasnoyarsk. 762 p. (In Russ.).
- Petrovsky V.V., Zaslavskaya (Koroleva) T.M. 1981. On the flora of right bank of the Kolyma River near the mouth. – *Bot. Zhurn.* 87 (5): 662–673 (In Russ.).
- Pospelov I.N., Pospelova E.B. 2021. Vascular flora of the World Natural Heritage Site “Putorana Plateau” and its Buffer Zone (Putoransky Native Reserve and its protected area). Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Pospelova E.B., Pospelov I.N. 2013. Experience of local floras typification of Middle Siberia north by latitudinal geographical structure with cluster analysis use. – *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii*. 2 (12): 89–98 (In Russ.).
- Sekretareva N.A. 2010. On the terminology of geographical latitudinal elements in the Arctic. – *Bot. Zhurn.* 95 (4): 448–463 (In Russ.).
- Ukhacheva V.N., Kozhevnikov Ju.P. 1987. Altitudinal Allocation of Plants in the Lake Ajan Region (Putorana Plateau). – *Bot. Zhurn.* 72 (5): 589–598 (In Russ.).
- World Flora Online. 2022. <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 10.10.2022)
- Yanchenko Z.A. 2009. Flora of Vascular Plants in the Northwestern Putorana Plateau (the Lama Lake Vicinity). – *Bot. Zhurn.* 94 (7): 1003–1030 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Petrovskiy V.V. 1994. *Flora okrestnostey bukhty Somnitel'noy. Sosudistyye rasteniya* – В кн.: *Arkticheskiye tundry ostrova Vrangelya [Flora of the surroundings of Somnitelnaya Bay. Vascular plants – In: Arctic tundra of Wrangel Island]*. St. Petersburg. P. 7–65.
- Zanokha L.L. 2002. Vascular flora in the vicinity of Lake Sobachye (Yt-Kyuel), Putorana plateau, north of Middle Siberia. – *Bot. Zhurn.* 87 (8): 25–45 (In Russ.).

---

---

СООБЩЕНИЯ

---

---

## БИОКЛИМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АЛТАЕ-САЯНСКОГО ОРОБИОМА

© 2024 г. М. В. Бочарников<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, 1, Москва, 119991, Россия

\*e-mail: [maxim-msu-bg@mail.ru](mailto:maxim-msu-bg@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.04.2023 г.  
Получена после доработки 15.03.2024 г.  
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Исследование посвящено оценке влияния климата на современную пространственную структуру горных экосистем и растительного покрова как их базового компонента, а также прогнозу трансформации растительности в условиях изменения климата. С использованием оригинальных полевых данных (геоботанические описания сообществ) и биоклиматических показателей (глобальная климатическая модель CHELSA) для ключевых участков, охватывающих полные высотно-поясные спектры растительности Западно-Саянского, Восточно-Саянского, Западно-Алтайского и Салаиро-Кузнецкого типов поясности, созданы биоклиматические модели высотных поясов и фоновых типологических подразделений растительности оробииома. Применен дискриминантный анализ в качестве метода определения вероятности развития фоновых для поясов типологических единиц растительности (растительные формации, группы и классы формаций, типы растительности) и самих высотных поясов на основе их факторно-индикационных зависимостей с ключевыми биоклиматическими переменными (средняя многолетняя годовая температура, среднее многолетнее годовое количество осадков, индекс континентальности). Выявленные потенциальные климатические условия позволили построить модель опорного климатического каркаса для характеристики и анализа ключевых региональных черт современной структуры разнообразия растительного покрова Алтае-Саянского оробииома (он ограничен показателями средней годовой температуры от  $-6$  до  $+3^{\circ}\text{C}$ , среднего годового количества осадков от 500 до 1800 мм, индекса континентальности от 33 до 38). Определены различия климатопов высотно-поясных подразделений растительности лесостепных, подтаежных, таежно-черневых, горнотаежных, субальпийских и альпийско-тундровых комплексов в соответствии с высотным градиентом, а также между высотными спектрами разных типов поясности. Обнаружены различия в устойчивости растительности по отношению к изменению климата в соответствии с высотным градиентом. Усиление степени трансформации состава и структуры сообществ происходит от низкогорных поясов к высокогорным. В пределах поясов более подверженными процессам преобразования растительности оказываются сообщества краевых частей их климатопов на контакте высотно-поясных подразделений.

**Ключевые слова:** биом, влагообеспеченность, высотный пояс, горные территории, горы Южной Сибири, дискриминантный анализ, климатоп, теплообеспеченность, экосистема, растительный покров

DOI: 10.31857/S0006813624110046, EDN: OJYXGA

Растительный покров является базовой единицей природных наземных экосистем на разных пространственных уровнях, поэтому ботанико-географические исследования, связанные с выявлением его разнообразия и распространения, актуальны для биогеографии. Несмотря на обилие формулировок значения термина “экосистема” и акценте на разные компоненты и характеристики, экосистемы рассматриваются через взаимосвязи биоты с абиотическими компонентами, выраженные функционально в географическом пространстве разной размерности (Odum, 1971). Исследования экосистем требуют учета масштаба явлений и процессов для интерпретации взаимодействий компонентов биогеоценотического покрова с факторами среды.

Климат как ключевой фактор глобального и регионального распределения растительного покрова определяет дифференциацию типологического состава подразделений высокого иерархического уровня, которая маркируется комплексом показателей тепло- и влагообеспеченности, что находит отражение на ординационных схемах и картах (Köppen, 1936; Holdridge, 1967; Rivas-Martinez et al., 2004). Возможность использования биоклиматических показателей в исследованиях географии разнообразия наземных экосистем объясняется их универсальностью при выявлении современных географических закономерностей в структурной и функциональной организации экосистем с учетом наблюдающихся в них динамических явлений.

Упорядочивание компонентов экосистем в соответствии с воздействием экологических и географических факторов выступает ключевым способом познания закономерностей их распространения. Растительность наиболее часто выступает в качестве объекта ординационных построений, характеризующих градиенты варьирования базовых компонентов экосистем по факторам, выбор которых обусловлен масштабом выявляемых зависимостей. Климатическая ординация служит основой для определения пространственной дифференциации растительного покрова на глобальном и региональном уровнях (Box, 1995; Nazimova et al., 2004; Gavilan, 2005; Rio, Penas, 2006; Nakamura et al., 2007; Chytrý et al., 2008).

Экосистемный подход к инвентаризации биоты и оценке ее пространственной структуры позволяет рассматривать комплекс биотических компонентов интегрировано с абиотическими условиями в рамках экосистем, развитие которых происходит в течение длительного исторического периода и поддерживается современными условиями. Данный подход реализован в классификации наземных экосистем (Walter, Breckle, 1991) и находит картографическое отображение (Biomes..., 2018). Для объяснения пространственной организации экосистем используются биоклиматические показатели, определяющие возможность развития биоты и устойчивость экосистем при определенной амплитуде их многолетних значений. Растительный покров в отношении связей с климатом характеризует отклик экосистем на климатические условия, что делает его, а также отдельные его компоненты объектом исследований, связанных с выявлением взаимодействий биоты с климатическими условиями. Климат объясняет организацию растительных сообществ в целом на разных уровнях их типологического разнообразия (Rivas-Martinez et al., 2004), находя широкое применение в ботанико-географических исследованиях, посвященных объяснению современной структуры растительного покрова (Grebenshchikov, 1974; Nazimova et al., 2004; Nakamura, Krestov, 2007), реконструкции его прошлого и прогнозу его развития в связи с глобальным изменением климата (Tchebakova et al., 2009; Gopar-Merino et al., 2015; Davydova, 2022).

## ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Обширные горные системы юга Сибири отличаются сложной организацией абиотических условий в силу их длительного исторического развития как горных территорий и современного орогенеза, с которым связано разнообразие морфоструктур, орографических, ландшафтных и климатических условий. Горным территориям присуще повышенное экосистемное разнообразие как на уровне высотных поясов, так и в пределах каждого пояса (Ogureeva, 2016; Ogureeva, Bocharnikov, 2017; Rocchini et al., 2018). В горах Южной Сибири это разнообразие достигает высокой степени контрастности, что

отражается на формировании растительного покрова в составе нескольких типов поясности бореального и аридного классов (Ogureeva, 1991). Бореальный класс представлен высотно-поясными спектрами экосистем, в которых фоновое участие принимают горнотаежные темнохвойные и светлохвойные леса урало-южносибирского географо-генетического комплекса формаций (Sochava, 1980), образующие самостоятельный высотный пояс. Аридный класс объединяет типы поясности с развитием горностепного пояса с разнообразием степей монголо-китайского комплекса. Пространственная структура растительности, выраженная в соответствии со сложным сочетанием широтных, секторных и высотных градиентов, представлена разнообразием высотно-поясных спектров. Они маркируют типичные для регионального уровня изменения климатических условий через биоклиматические показатели, характеризующие тепло- и влагообеспеченность.

Экосистемное разнообразие гор находит интегральное выражение в горных биомах (оробиомах), которые объединяют его в рамках высотно-поясных спектров через эколого-динамические категории растительного покрова и абиотические условия его формирования. Самостоятельность и единство оробиомов определяется высотно-поясными закономерностями разнообразия, функционирования и пространственно-временной организации биоты горных экосистем (Ogureeva, 2016; Bocharnikov, 2019). Географические закономерности в организации горных биомов согласуются с типологией высотной поясности (Ogureeva, Bocharnikov, 2017). Определенная общность структуры биоразнообразия в рамках группы типов поясности характеризует единство оробиомов. При этом различия в спектре поясов, их типологического состава между типами поясности одной группы приводят к высокому уровню разнообразия оробиомов, среди которых особое положение занимает Алтае-Саянский оробиом.

Целью настоящего исследования являлось климатическое обоснование пространственной структуры растительного покрова Алтае-Саянского оробиома. На основе биоклиматических показателей выявлены ключевые ботанико-географические особенности оробиома в отношении типологических (типы растительности,

формации) и структурных (высотные пояса и подпояса) единиц высокого иерархического уровня и их свойств.

## ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе проанализирован растительный покров, формирующий разные типы поясности бореального класса, преобладающего в высотном спектре горнотаежного пояса. В анализ включены растительные сообщества разных высотных поясов, описанные в горных системах Западного Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и Восточного Саяна (рис. 1). Описания и территории для анализа выбраны в связи с его проведением в сравнительно-географическом ключе, позволяющим представить полные высотные спектры растительности, образованные низкогорными (лесостепной, подтаежный, таежно-черневой), среднегорными (горнотаежный) и высокогорными (альпийско-тундровый, субальпийский) поясами, с учетом регионального разнообразия типов поясности, свойственного, прежде всего, северной части исследуемой территории.

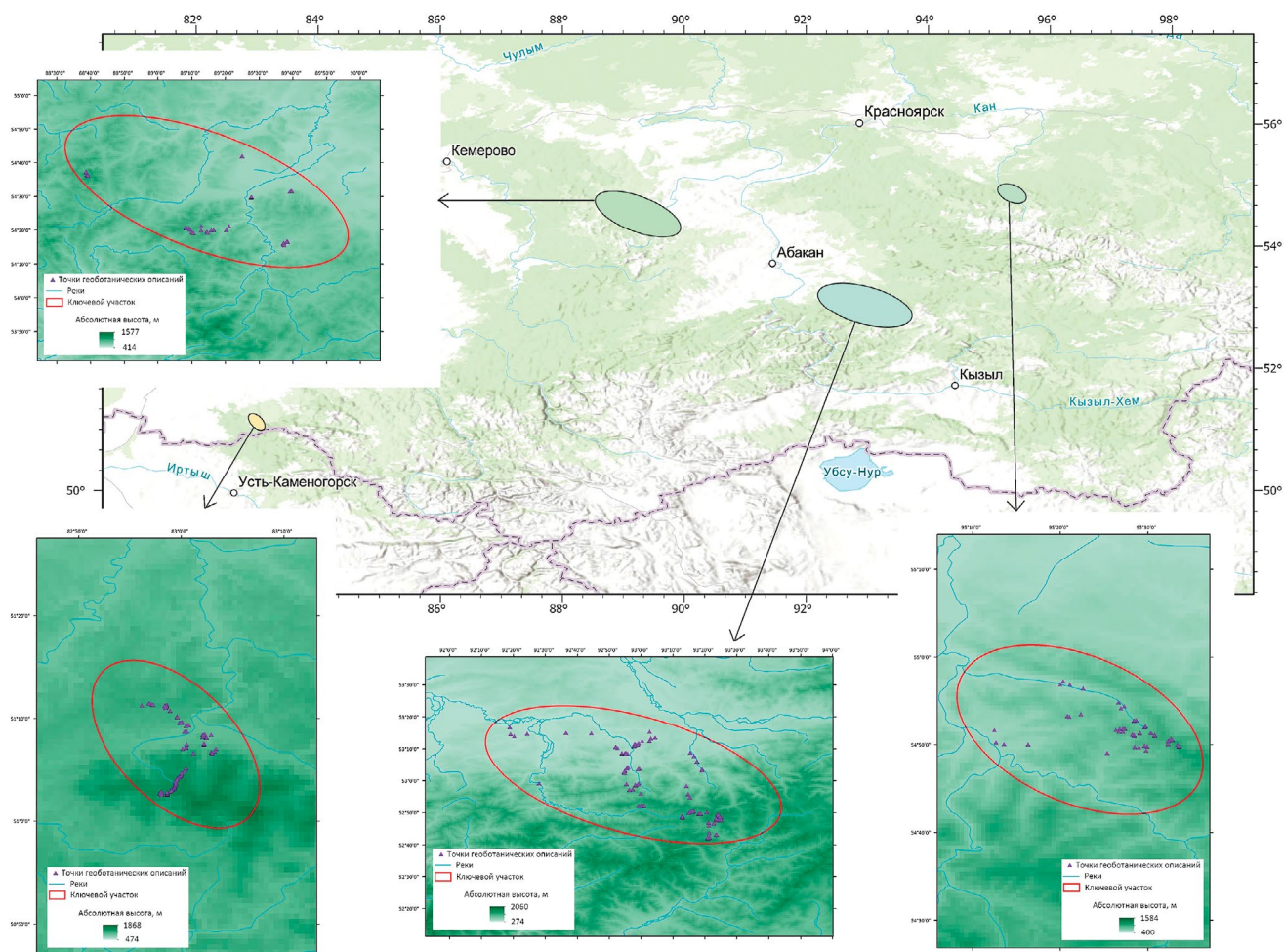
Для анализа выбраны 4 ключевые участка, характеризующие разнообразие типов поясности растительности оробиома. Ключевой участок в Западном Алтае расположен на северном макросклоне Тигирецкого хребта, на крутосклонных поверхностях которого выражена смена высотно-поясных подразделений при амплитуде высот от 500 до 1800 м над ур. м. Участок на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау расположен в центральной части хребта на профиле от предгорного Черного озера до высокогорных Ивановских озер в пределах высот 400–1600 м над ур. м. Участок в Западном Саяне, занимающий наибольшую площадь, охватывает хребты Кулумыс, Кедранский, Ойский и Ергаки. Территория ключевого участка, большая часть которого приходится на бассейн реки Большой Кебеж, расположена на высотах 300–2000 м над ур. м. В Восточном Саяне ключевой участок приурочен к северному макросклону Саянского хребта в бассейне р. Кан (400–1600 м над ур. м.). Значительная высотная амплитуда, выраженная структура высотной поясности растительности с ее дифференциацией на разные типы позволяют на примере



ключевых участков проследить региональную структуру формирования фитоценотического разнообразия оробиома в связи с климатическими условиями.

В нижней части высотных спектров развиты сообщества лесостепного и подтаежного поясов. На Западном Алтае и Кузнецком Алатау формируются комплексы оробореальной лесостепи. Для Западно-Алтайского типа поясности характерны луговые степи и остепненные луга (*Stipa pennata*, *Helictotrichon altaicum*), кустарниковые сообщества (*Caragana arborescens*, *Spiraea trilobata*, *Rosa acicularis*) (Ogureeva, 1980). На восточном макросклоне Кузнецкого Алатау преобладают разнотравно-дерновиннозлаковые горные степи, где доминантами также выступают *Stipa pennata*, *Helictotrichon*

*altaicum*, и высокого обилия достигают ксерофитные виды (*Iris ruthenica*, *Filipendula stepposa*, *Schizonepeta multifida*). Леса представлены, преимущественно, сообществами лиственничной (*Larix sibirica*) формации. Основу разнообразия подтаежных лесов Западного Саяна составляют кустарниковые (*Caragana arborescens*, *Spiraea chamaedrifolia*) орляковые (*Pteridium pinetorum* ssp. *sibiricum*), разнотравно (*Lathyrus humilis*, *L. frolovii*, *Vicia sepium*)-злаковые (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*) березово-сосновые леса. В подтайге Восточного Саяна преобладают разнотравно-осочково (*Carex macroura*)-вейниковые (*Calamagrostis arundinacea*) березово-сосновые леса. Их отличает относительно небольшое типологическое разнообразие и меньшее флористическое богатство по сравнению с их



**Рис. 1.** Ключевые участки для биоклиматического моделирования растительности с точками геоботанических описаний сообществ.

**Fig. 1.** Key areas for bioclimatic modeling of vegetation with points of geobotanical relevés of communities.

аналогами в других типах поясности Алтае-Саянской группы (Nazimova et al., 1987).

Выше повсеместно формируется горнотаежный пояс с выраженными различиями растительных сообществ в разных типах поясности. Дифференциация пояса на два подпояса, из которых нижний сложен таежно-черневыми лесами, характерна для Западно-Алтайского и Западно-Саянского типов поясности. Основу разнообразия составляют березово-осиново-кедрово-пихтовые (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Populus tremula*, *Betula pendula*) крупнотравно (*Cacalia hastata*, *Veratrum lobelianum*, *Senecio nemorensis*)-крупнопоротниковые (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Matteucia struthiopteris*) с участием широколиственного (*Brunnera sibirica*, *Pulmonaria mollis*, *Anemone baicalensis*) сообщества. Таежно-черневые сообщества характеризуются развитием неморальных реликтов неогенового возраста и общим высоким уровнем разнообразия биоты (Kuminova, 1960; Nazimova, 1967; Ermakov, 2003). Собственно горнотаежный пояс в гумидном климате среднего-горных Алтае-Саянской группы типов поясности представлен темнохвойными кедрово-пихтовыми щитовниковыми (*Dryopteris expansa*), крупнотравными, травяно-зеленомошными лесами. В Западном Алтае и Кузнецком Алатау на достаточно узкой высотной амплитуде (около 500 м) развиты лиственные леса с участием темнохвойных видов.

Высокогорные пояса всех ключевых участков характеризуются высоким разнообразием на формационном уровне в связи со значительной неоднородностью экотопических условий высокогорий (Molozhnikov, 1986; Sedelnikov, 1988). Во всех типах поясности субальпийский пояс представлен полидоминантными крупнотравными (*Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum*, *Vupleurum longifolium* ssp. *aureum*) субальпийскими лугами и кедровыми и пихтовыми редколесьями. Альпийско-тундровый пояс сложен альпийскими лугами (*Schulzia crinita*, *Bistorta officinalis*, *Myosotis krylovii*) и горными тундрами (*Rhododendron aureum*, *Festuca sphagnicola*, *Empetrum nigrum*).

Методологическим базисом исследования послужила концепция экосистемного разнообразия, в основу которой положены представления об иерархической организации природ-

ных экосистем, формирующихся на разных пространственных уровнях, и растительного покрова как их базового компонента (Sochava, 1979). В соответствии с данной концепцией, горам отводится особое место в структуре разнообразия, что определяет специфику классификации их экосистем (Walter, Breckle, 1991). Концепция нашла реализацию в системе горных биомов (оробиомов) разного иерархического уровня (Ogureeva, Bocharnikov, 2017; Biomes..., 2018). Региональный уровень определяет за оробиомом опорную единицу инвентаризации и оценки биоразнообразия в горах, формирующегося при сопряженном развитии экосистем в рамках полного высотно-поясного спектра растительности (Ogureeva, 2016). Определенное типологическое разнообразие сообществ свойственно каждому высотному поясу, что отражает историю развития растительного покрова и комплекс современных условий, под влиянием которых поддерживается его развитие в настоящее время.

В основу проведения сопряженного анализа структуры растительного покрова Алтае-Саянского оробиома с климатом положены оригинальные геоботанические материалы, полученные в ходе полевых исследований в различных регионах гор Южной Сибири в период с 2008 по 2021 г. Все геоботанические описания сообществ выполнены на единой основе согласно традиционным методикам и рекомендациям по изучению фитоценозов (Sukachev, Zonn, 1961). Для каждого описанного сообщества приведен полный видовой состав сосудистых растений, эпигейных мохообразных и лишайников с оценкой проективного покрытия, средней высоты и фазы видов на пробных площадях в 100 м<sup>2</sup> (нелесные сообщества) и 400 м<sup>2</sup> (лесные сообщества). Для древесного яруса отмечена сомкнутость (в долях от единицы), для кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов — общее проективное покрытие (%). Приведены точные географические координаты и абсолютные высоты пробных площадей, определенные по приборам GPS Garmin.

В анализ включены полные геоботанические описания растительных сообществ, выполненные на эколого-топологических профилях в верхних, средних и нижних частях склонов

хребтов разных экспозиций. Выбор сообществ для описаний, приуроченных к различным позициям фитокатен, склонам разной экспозиции и крутизны, определен задачами исследования. Известно существенное влияние комплекса экологических условий, находящих отражение в катенарных закономерностях дифференциации растительных сообществ (Katenin, 1988; Namzalov, 1994; Ogureeva, 1994, 1997). Для минимизации влияния сопутствующих экологических факторов, действующих на растительность, выбраны те описания сообществ, которые в наибольшей степени соответствуют фоновым условиям для высотно-поясных спектров, и смена которых определяется, преимущественно, климатическим градиентом. Как правило, они приурочены в разных высотных поясах к верхним, средним и нижним частям коренных дренированных склонов хребтов, соответствующих трансэлювиальным и трансаккумулятивным позициям фитокатен. В анализе не использованы описания сообществ, которые участвуют в сложении растительного покрова водораздельных поверхностей хребтов и долинных комплексов, на состав и структуру

которых существенное влияние оказывают экотопические факторы, связанные с процессами на элювиальных и супераккумулятивных позициях фитокатен.

Оценка роли климатического фактора в пространственной структуре растительных сообществ дана на основе анализа 400 геоботанических описаний на 4 обобщенных профилях, образуемых ими в виде последовательной смены по высотному градиенту (табл. 1). Описания объединены в группы (обобщенные профили), которые включают полные высотные спектры растительности в рамках 4 типов поясности, являющихся основными для рассматриваемого оробиома. Для анализа биоклиматического обоснования фитоценотического разнообразия сообщества отнесены к разным типологическим подразделениям высотных поясов: лесостепного, подтаежного, таежно-черневого, горнотаежного, субальпийского и альпийско-тундрового (табл. 2). Роль климата как фактора пространственной структуры растительного покрова определена на высших уровнях разнообразия растительности: типологического (типы растительности, фратрии классов

**Таблица 1.** Ключевые участки полевых исследований

**Table 1.** Key areas of field works

Ключевые участки Key areas	Географическое положение Geographical position	Количество описаний Numbers of descriptions	Годы проведения исследований Years of field works	Тип поясности растительности Type of altitudinal zonality
Западный Саян West Sayan	Хребты Кулумыс, Кедранский, Ойский, Ергаки Kulumys, Kedransky, Oysky, Ergaki ranges	151	2008, 2009, 2010, 2021	Альпийско-субальпийско-таежно-черневой (Западно-Саянский) Alpine – subalpine – mountain taiga – chern taiga (West Sayan)
Восточный Саян East Sayan	Саянский хребет, бассейн реки Кан Sayan range, Kan river basin	52	2012	Альпийско-субальпийско-таежный (Восточно-Саянский) Alpine – subalpine – mountain taiga (East Sayan)
Западный Алтай West Altai	Тигирекский хребет Tigirek range	143	2015	Альпийско-субальпийско-таежно-кустарниково-лесостепно-степной (Западно-Алтайский) Alpine – subalpine – mountain taiga – shrubs – forest steppe – steppe (West Altai)
Кузнецкий Алатау Kuznetsk Alatau	Профиль Ивановские озера – Черное озеро Profile Ivanovskie lakes – Chernoe lake	54	2008	Альпийско-субальпийско-таежно-лесостепно-степной (Салаиро-Кузнецкий) Alpine – subalpine – mountain taiga – forest steppe – steppe (Salair-Kuznetsk)

**Таблица 2.** Типологическое и структурное разнообразие растительных сообществ типов поясности Алтае-Саянского оробиома

**Table 2.** Typological and structural diversity of plant communities in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome

Высотные пояса Altitudinal belts	Типологическое разнообразие растительности (фратрии классов формаций) Typological diversity of vegetation (phratries of formation's classes)				
	I. Алтае-Саянская высокогорная I. Altai-Sayan high mountains		II. Урало-Южносибирская горнотаежная II. Ural-South Siberian mountain taiga		III. Заволжско-Казахстанская степная III. Transvolga-Kazakhstan steppe
I. Альпийско-тундровый I. Alpine-tundra	I.1. Альпийские луга I.1. Alpine meadows	I.2. Высокогорные тундры I.2. High mountain tundra	III.1. Кедрово-пихтовые леса III.1. Siberian pine — fir forests		
II. Субальпийский II. Subalpine	II.1. Субальпийские луга II.1. Subalpine meadows	II.2. Субальпийские редколесья II.2. Subalpine sparse forests			
III. Горнотаежный III. Mountain taiga					
IIIa. Таежно-черневой IIIa. Chern taiga	IIIa.1. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса IIIa.1. Birch- and aspen — Siberian pine — fir forests				
IV. Подтаежный IV. Sub-taiga	IV.1. Березово-сосновые леса IV.1. Birch-pine forests		IV.2. Березово-лиственничные леса IV.2. Birch-larch forests		
V. Лесостепной V. Forest steppe	V.1. Березово-лиственничные леса V.1. Birch-larch forests		V.2. Разнотравно-дерновинно-злаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга V.2. Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows		

формаций, классы формаций и формации) и структурного (высотные пояса, рассматриваемые как макрокомбинации сообществ, развивающихся на определенном высотном отрезке) (Sochava, 1979). Экосистемное единство оробиома определяется развитием широкого спектра типологического разнообразия в составе степной, бореальной и высокогорной растительности (в понимании географо-генетической классификации). Все типы поясности растительности оробиома схожи в составе фоновых сообществ и их закономерной смене по высотному градиенту. Основу степного типа составляют сообщества Заволжско-Казахстанского географо-генетического комплекса горных степей, горнотаежный пояс образован лесами

Урало-Южносибирского комплекса горнотаежных формаций, в высокогорьях господствует растительность Алтае-Саянского комплекса альпийских формаций (табл. 3). Структурные подразделения, раскрывающие гетерогенный характер формирования пространственной организации растительного покрова в горах, представлены отдельными высотными поясами растительности, полными высотно-поясными спектрами растительности в рамках типов поясности, объединенных одной группой типов поясности, которая характеризует специфику всего оробиома.

В качестве климатических данных, характеризующих условия произрастания сообществ, использована глобальная модель CHELSA

**Таблица 3.** Типологическое разнообразие растительности типов поясности Алтае-Саянского оробиома

**Table 3.** Typological diversity of plant communities in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome

Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Типы высотной поясности Types of altitudinal zonality			
	Западно-Саянский West Sayan	Восточно-Саянский East Sayan	Западно-Алтайский West Altai	Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk
I.1. Альпийские луга I.1. Alpine meadows	1		2	
I.2. Высокогорные тундры I.2. High mountain tundra	3	4	5	6
II.1. Субальпийские луга II.1. Subalpine meadows	7	8	9	10
II.2. Субальпийские редколесья II.2. Subalpine sparse forests	11	12	13	14
III.1. Кедрово-пихтовые леса III.1. Siberian pine – fir forests	15	16	17	18
IIIa.1. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса IIIa.1. Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	19		20	
IV.1. Березово-сосновые леса IV.1. Birch-pine forests	21	22		23
IV.2. Березово-лиственничные леса IV.2. Birch-larch forests		24		
V.1. Березово-лиственничные леса V.1. Birch-larch forests			25	26
V.2. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга V.2. Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows			27	28

**Примечание.** I.1–V.2 – высотно-поясные подразделения растительности (см. табл. 2); 1–28 – номера типологических подразделений растительности высотно-поясных спектров.

**Note.** I.1–V.2 – altitudinal subdivisions of vegetation (see table 2); 1–28 – vegetation of altitudinal spectra.

(Karger et al., 2017). В ней содержится информация о пространственном распределении биоклиматических переменных, представленных в виде количественных значений гидротермических показателей, осредненных за период 1979–2013 гг., на растровой основе с пространственным разрешением 30". К переменным, характеризующим современные климатические условия, в которых развиты растительный покров и экосистемы, относятся средние многолетние за год, отдельные сезоны и месяцы температуры и осадки, а также показатели, основанные на их соотношении. Исходные

показатели используются для получения биоклиматических коэффициентов и индексов, традиционно применяемых в сопряженном пространственном анализе растительности и климата (Rio, Penas, 2006; Rivas-Martinez et al., 2004; Vocharnikov, 2022). Значения биоклиматических переменных для каждого сообщества определены путем их извлечения в точках описаний на основе исходных растровых климатических слоев. Дополнительно использована абсолютная высота как интегральный показатель, характеризующий градиенты климатических условий в горах. Всего использовано 23



биоклиматических показателя, в том числе 7 индексов:

- средние многолетние температурные показатели (°C): годовая температура, температура лета, температура зимы, температура апреля, температура января, температура июля, температура октября, максимальная температура января, максимальная температура июля, минимальная температура января, минимальная температура июля;
- средние многолетние показатели увлажнения (мм): годовое количество осадков, количество осадков лета, количество осадков зимы, количество осадков января, количество осадков июля;
- индексы: индекс континентальности, термический индекс, индекс аридности июля, омбротермический индекс лета, омбротермический индекс июля, индекс океаничности, показатель потенциальной эвапотранспирации июля.

Выявление характера варьирования растительных сообществ выполнено с помощью неметрического многомерного шкалирования (Clarke, 1993). Построение ординационных схем обусловила необходимость определения конкретных биоклиматических показателей, находящихся наибольшую сопряженность с фитоценотическим разнообразием. Метод неметрического шкалирования является одним из наиболее часто используемых в исследованиях, связанных с проведением непрямой ординации видов и растительных сообществ в целях проведения классификации и эколого-географической интерпретации пространственной дифференциации растительности и экосистем, в том числе, горных экосистем, на состав и структуру которых влияет комплексный высотный градиент (Aunekulu et al., 2012; Rahman et al., 2020). Интерпретация пространственной структуры растительного покрова, выраженная через типологическое разнообразие растительности, проводится по градиентам важнейших эколого-географических факторов. При построении ординационных схем в качестве меры сходства между сообществами использовано Евклидово расстояние. Оценка сопряженности растительности и климата проведена на основе корреляционных отношений между значениями сообществ на осях координат в ординационном

пространстве многомерного шкалирования, которые отражают варьирование основных фитоценотических признаков (видовой состав и проективное покрытие видов), и значениями биоклиматических показателей. В качестве критерия сопряженности между ними использован ранговый коэффициент линейной корреляции Спирмена с оценкой статистической значимости его значений. Дальнейший анализ сопряженности типологических подразделений растительности с климатом проводился для наиболее тесно скоррелированных показателей.

Биоклиматическое моделирование высотно-поясной организации растительного покрова проведено на основе выявления факторно-индикационных зависимостей между сообществами, относящимися к определенным высотным поясам, и биоклиматическими характеристиками. Дискриминантный анализ использован для определения таких сочетаний факторов, которые наилучшим образом обуславливают развитие сообществ той или иной типологической группы и высотно-поясного подразделения растительности (для каждого типа поясности и всего оробиома) в соответствии с качеством их определения по известным точкам описаний. Требования к проведению дискриминантного анализа определили необходимость использования переменных, которые не имеют тесной корреляции друг с другом. Все биоклиматические переменные отнесены к трем группам, объединяющим показатели теплообеспеченности, увлажнения и континентальности климата. В каждой из групп выбраны те характеристики, которые имеют наименьшую взаимную степень связи друг с другом, подтвержденную значениями корреляции: средняя годовая температура, среднее годовое количество осадков и индекс континентальности. Отсутствие тесной связи между ними (коэффициенты корреляции Спирмена: 0.06 — между средней годовой температурой и средним годовым количеством осадков; 0.33 — между средней годовой температурой и индексом континентальности; -0.08 — между средним годовым количеством осадков и индексом континентальности) и близкое к нормальному распределение значений данных показателей определило проведение анализа, основной задачей которого послужило предсказание потенциальных климатических условий для

развития типологических подразделений и высотных поясов в неизвестных точках на основе максимальных значений апостериорных вероятностей с оценкой качества этого предсказания. Показатели F-критерия, точности выделения классов объектов (%) и уровня значимости (p-value) использованы для статистического обоснования выделяемых подразделений.

Более выровненный характер значений модельной вероятности характеризует большую степень неопределенности отнесения к классу, что может быть соотнесено с положением вне климатического оптимума, способствующим меньшей устойчивости к изменениям климата растительных сообществ и экосистем в целом. Наоборот, явно выраженный максимум для определенного типологического или высотно-поясного подразделения свидетельствует о развитии экосистем в оптимальных и близких к ним климатических условиях и потенциально большей устойчивости экосистем к их изменениям. Такой дифференцированный подход к оценке возможного отклика растительного покрова на изменения климатопов высотных поясов позволил определить высотно-поясные особенности потенциала развития экосистем с учетом региональной специфики оробиома. Для ранжирования потенциала современного состояния экосистем и их возможных трансформаций предложен показатель  $1 - p_{\max}$ , где  $p_{\max}$  является максимальным значением апостериорной вероятности соответствующего класса. С использованием способа выделения классов на основе квантилей выделены три ступени устойчивости: высокий, средний и низкий. Модельные показатели возможно использовать в качестве ориентиров, которые следует учитывать при прогнозе развития растительности, требующего обязательного анализа трансформации горных экосистем на основе специфики биотического компонента, его связей с абиотическими условиями и характера сукцессионного развития, инициированного климатогенными факторами.

Полученные пространственные биоклиматические модели высотно-поясной организации растительного покрова для типов поясности послужили основой для определения ключевых показателей, характеризующих климатопы высотных поясов. Рассчитаны значения медиан,

максимумов, минимумов и стандартных отклонений средних годовых температур, количества осадков и индексов континентальности климата. Для наглядной сравнительной характеристики они представлены в графическом виде (диаграммы размаха).

Работа с пространственными данными проведена с помощью программного обеспечения Saga 2.1.4 и ArcGIS Pro Advanced 10.8.1. Статистические операции выполнены в программах RStudio-2022.07.2-576 и Statistica 12.5.192.5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обширной и неоднородной горной территории Южной Сибири свойственна сложная пространственная организация экосистем, которой способствует их длительное историческое развитие при высокой интенсивности флороценогенетических процессов, обуславливающих сопряженное развитие высотных поясов и спектров различных типов поясности (Namzalov, 2021). Это находит выражение в развитии вертикальных и горизонтальных миграций флористических и ценологических элементов, формировании схожих высотно-поясных подразделений, в которых представлены однотипные гетерогенные структуры растительности. Вместе с тем высокая контрастность условий, проявляющаяся в структуре экотопического разнообразия в современный период, обуславливает существенные различия высотно-поясных спектров растительности, объединяемых разными типами поясности в пределах Алтае-Саянской группы.

### *Биоклиматическое моделирование типологического разнообразия растительности совместно для всех типов поясности*

При определении климатопов типологических подразделений растительности на основе дискриминантного анализа совместно для всех типов поясности выявлены существенные различия в качестве идентификации климатопов (табл. 4). Наименьшее качество характерно для высокогорной растительности в разных типах поясности. В пространственной структуре высокогорий, наряду с климатом, важную роль играет дифференциация экотопических условий, выраженная в изменении почвенного

**Таблица 4.** Качество выделения типологических подразделений растительности при дискриминантном анализе совокупно для всех типов поясности (Wilks' Lambda: 0.00018, approx. F (81.1107) = 228.39,  $p < 0.0000$ )

**Table 4.** Quality of selection of typological subdivisions of vegetation by discriminant analysis cumulatively to all types of altitudinal zonation (Wilks' Lambda: 0.00018, approx. F (81.1107) = 228.39,  $p < 0.0000$ )

Типы высотной поясности Types of altitudinal zonation	Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Верно классифицированные точки (%) Correctly classified points (%)
Зап.-Саян.	1. Альпийские луга /Alpine meadows	0.0
Зап.-Алтай	2. Альпийские луга /Alpine meadows	0.0
Зап.-Саян.	3. Высокогорные тундры / High mountain tundra	62.5
Вост.-Саян.	4. Высокогорные тундры / High mountain tundra	100.0
Зап.-Алтай	5. Высокогорные тундры / High mountain tundra	0.0
Сал.-Куз.	6. Высокогорные тундры / High mountain tundra	71.4
Зап.-Саян.	7. Субальпийские луга   Subalpine meadows	12.5
Вост.-Саян.	8. Субальпийские луга   Subalpine meadows	0.0
Зап.-Алтай	9. Субальпийские луга   Subalpine meadows	100.0
Сал.-Куз.	10. Субальпийские луга   Subalpine meadows	50.0
Зап.-Саян.	11. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	76.9
Вост.-Саян.	12. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	40.0
Зап.-Алтай	13. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	45.4
Сал.-Куз.	14. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	33.3
Зап.-Саян.	15. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	41.6
Вост.-Саян.	16. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	93.3
Зап.-Алтай	17. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	100.0
Сал.-Куз.	18. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	45.4
Зап.-Саян.	19. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса / Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	86.0
Зап.-Алтай	20. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса / Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	100.0
Зап.-Саян.	21. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	87.5
Вост.-Саян.	22. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	70.0
Сал.-Куз.	23. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	93.3
Вост.-Саян.	24. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	50.0
Зап.-Алтай	25. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	0.0
Сал.-Куз.	26. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	0.0
Зап.-Алтай	27. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга / Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows	90.6
Сал.-Куз.	28. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга / Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows	90.9
	<b>Всего / Total</b>	<b>71.5</b>

**Примечание.** Типы высотной поясности: Зап.-Саян. – Западно-Саянский; Вост.-Саян. – Восточно-Саянский; Зап.-Алтай – Западно-Алтайский; Сал.-Куз. – Салаиро-Кузнецкий.

**Note.** Types of altitudinal zonation: Зап.-Саян. – West Sayan; Вост.-Саян. – East Sayan; Зап.-Алтай – West Altai; Сал.-Куз. – Salair-Kuznetsk.

увлажнения, каменистости, влияния мерзлотных процессов. В связи с этим климатопы сообществ альпийско-тундрового и субальпийского поясов в значительной степени перекрываются. Также не определены достоверные различия между фоновыми сообществами подтаежного и лесостепного поясов в Западно-Алтайском и Салаиро-Кузнецком типах поясности, пространственная организация которых может отчетливо проявляться на микроуровне в связи с изменением экотопических условий, прежде всего, почвенного увлажнения. Высокое качество предсказания по биоклиматическим показателям отмечено для таежно-черневого подпояса Западного Алтая (точность предсказания — 100%) и Западного Саяна (86%), климатическая специфика которого хорошо обоснована (Nazimova et al., 2014). Общее качество предсказания типологических подразделений растительности составило 71.5%.

При биоклиматическом моделировании высотно-поясных спектров выявлены общие черты и показатели климатопов поясов растительности Алтае-Саянского оробиома, которые характеризуют климатические условия ее формирования в соответствии с высотными и секторными закономерностями пространственной дифференциации климата и которые могут быть определены количественно. Наиболее выраженная общность в климатически обусловленных закономерностях пространственной структуры растительности Алтае-Саянского оробиома характерна для высокогорных поясов (альпийско-тундровый и субальпийский), которые развиваются при схожих климатических условиях, особенно на контакте поясов. Активное взаимопроникновение их сообществ, сложная пространственная структура растительности на микро- и мезоуровне обусловлены дифференциацией экотопов, разнообразием режимов грунтового увлажнения, различиями в каменистости субстрата и характере горных пород. Интегральное влияние данных факторов может превосходить роль климата, особенно при переходе от одного пояса к другому, что отражается на разнообразии высокогорных сообществ разных эколого-исторических рядов (Sedel'nikov, 1988). При оценке пространственной структуры лесостепного пояса оробиома определена главенствующая роль климата в формировании экспозиционных сочетаний

лесных и степных сообществ (Ogureeva, 1980; Nais et al., 2016). Наряду с климатом оказывает влияние экотопическая неоднородность, выраженная, в том числе, в физических свойствах субстрата и морфометрических характеристиках рельефа, находящих отражение в разнообразии экосистем оробиома (Smirnova, Bocharnikov, 2021). Как и для растительности высокогорных поясов, это вносит дополнительную сложность в пространственную структуру оробореальной лесостепи, представленную сочетаниями березово-лиственничных лесов и разнотравно-дерновиннозлаковых степей (Namzalov, 1994).

*Биоклиматическое моделирование  
типологического разнообразия растительности  
отдельно для разных типов поясности*

Для выявления типологического разнообразия фоновых растительных сообществ для поясов и их климатопов использован региональный подход, в основу которого положена типология высотной поясности. Каждый тип поясности, имея общие для оробиома черты высотно-поясной структуры растительности, характеризуется спецификой в составе поясов, их биоразнообразием, положением фоновых сообществ на высотном спектре, что маркируется климатическими условиями. Пересечения в пространстве биоклиматических показателей хорошо проявляются для температурных характеристик, которые вносят наибольший вклад в высотный градиент и смену поясов по горным профилям. Показатели увлажнения и континентальности климата, имеющие более выраженную степень региональной дифференциации по сравнению с высотным градиентом, могут быть использованы при объяснении разнообразия спектров.

Для Западного Саяна с помощью дискриминантного анализа определено значимое влияние средней годовой температуры и годового количества осадков на дифференциацию фоновых для поясов растительных формаций. При этом индекс континентальности в силу своей незначительной дифференциации между поясами не влияет достоверно на разделение типологических единиц растительности. По биоклиматическим показателям не выявлены различия между альпийскими лугами и

**Таблица 5.** Качество выделения типологических подразделений растительности при дискриминантном анализе (для каждого ключевого участка)

**Table 5.** Quality of selection of typological subdivisions of vegetation by discriminant analysis (for each key area)

		Верно классифицированные точки (%) Correctly classified points (%)			
Типы поясности Types of altitudinal zonality		Западно-Саянский West-Sayan	Восточно-Саянский East-Sayan	Западно-Алтайский West-Altai	Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk
Количество описаний Numbers of discriptions		151	52	143	54
Статистические показатели Statistical parameters		Wilks' Lambda: 0.07470 approx. F (12.360) = = 49.993 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.18426 approx. F (9.104) = = 11.687 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.00703 approx. F (15.373) = = 124.98 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.04225 approx. F (15.127) = = 18.227 $p < 0.0000$
Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	I.1	27.3		60.0	
	I.2		60.0		71.4
	II.1	87.9	40.0	60.9	50.0
	II.2			81.8	83.3
	III.1	39.1	93.3	100.0	63.6
	IIIa.1	84.8		100.0	
	IV.1	50.0	100.0		60.0
	IV.2				
	V.1			92.0	100.0
	V.2				
Всего / Total		66.4	85.7	82.5	74.1

**Примечание.** Типологические подразделения растительности – см. табл. 3.

**Note.** Typological subdivisions of vegetation – see table 3.

высокогорными тундрами в альпийско-тундровом поясе (табл. 5). Наибольшее качество определения имеют субальпийские редколесья и таежно-черневые леса. Западно-Саянский тип поясности развит в условиях высокого увлажнения, свойственного всему спектру, и выраженного градиента теплообеспеченности, превалирующего среди показателей, характеризующих смену высотных поясов и подпоясов. Температурные контрасты в рамках высотного спектра наиболее существенны. Они характеризуют амплитуду значений показателей, присущих рассматриваемым типам поясности в целом. Увлажнение хорошо маркирует различия наиболее контрастных климатопо верхней (альпийско-тундровый пояс) и нижней

(подтаежный пояс) частей спектра, но не позволяет четко различать контактирующие пояса.

На ключевом участке в Восточном Саяне высотные пояса отличаются климатопами, которые определены показателями индекса континентальности. Не выявлены различия между субальпийскими луговыми и редколесными комплексами, формирующими субальпийский пояс (см. табл. 5). Высокое качество определения имеют альпийско-тундровый и горнотаежный пояса. Восточно-Саянский тип поясности характеризуется небольшими изменениями увлажнения при его относительно низких значениях. Смена фоновых для поясов формаций происходит по градиенту теплообеспеченности и континентальности климата.



В Западном Алтае определена статистическая значимость средней годовой температуры, осадков и индекса континентальности климата при выделении ключевых подразделений растительности. При этом не обнаружены различия между климатопами растительных формаций альпийско-тундрового и лесостепного поясов (см. табл. 5). Их пространственная дифференциация выражена в пределах поясов на мезоуровне, а также связана с экотопическим разнообразием, проявляющимся в изменении условий увлажнения, преобладающих горных пород, характера каменистости. Для Западно-Алтайского типа поясности определены относительно небольшие контрасты между климатопами высотных поясов, сменяющих друг друга по спектру. Этому способствует, в том числе, небольшая амплитуда абсолютных высот хребтов. При этом ботанико-географические контрасты в пределах спектра велики, что выражено в сочетании лесостепного, таежно-чернового и альпийско-тундрового поясов, сложенных отличающимися комплексами формаций со специфическими чертами в биоразнообразии и структуре.

В Кузнецком Алатау средняя годовая температура и годовое количество осадков определяют дифференциацию фоновых для поясов растительных формаций. Для типа поясности не выражены различия между климатопами березово-лиственничных лесов подтаежного и лесостепного поясов (см. табл. 5). Наилучшее качество детерминации определено для развивающихся в нижней части спектра разнотравно-дерновиннозлаковых горных степей, зарослей кустарников и остепненных лугов. Высокий контраст климатопов выражен по различным показателям, которые маркируют фоновые для поясов сообщества.

Климатопическое разнообразие растительности рассматриваемых типов поясности Алтае-Саянского оробиома формируется в пределах от  $-6$  до  $+3^{\circ}\text{C}$  (средняя годовая температура), от 500 до 1800 мм (среднее годовое количество осадков) и от 31 до 37.5 (индекс континентальности). Такая широкая амплитуда значений ключевых показателей способствует развитию высотных спектров и их разнообразию в соответствии с региональной дифференциацией, выраженной в типах поясности (табл. 6).

В рамках одной группы типов поясности растительности прослеживаются закономерные смены высотных поясов в соответствии с высотным градиентом и секторной дифференциацией, выраженной в типах поясности. Специфика спектра поясов хорошо маркируется количественными показателями биоклиматических характеристик, соотношение которых определяет типологический состав растительности поясов и уровень их фитоценотического разнообразия. Пересечения климатических ареалов поясов выражены как вдоль высотного градиента в пределах одного типа поясности, так и между спектрами разных типов. В обоих случаях переход от одних сообществ к другим достаточно четкий; он может быть определен с помощью средних значений биоклиматических показателей, среди которых ключевыми выступают средняя годовая температура, годовое количество осадков и индекс континентальности, а также на основе их амплитуд.

#### *Интегральная биоклиматическая характеристика растительности*

Учет региональной специфики отношений растительности и климата позволил провести моделирование пространственной организации растительного покрова. В основу построения серии картографических моделей положены климатические условия с учетом их роли в определении фоновой для поясов растительности (рис. 2–5 (а)). Ключевые тренды в пространственной организации растительного покрова оробиома, обусловленные климатическими условиями, связаны с дифференциацией показателей, характеризующих тепло- и влагообеспеченность (табл. 7). В пределах типов поясности высотный температурный градиент отвечает за смену высотных поясов. Климатопы, которые занимают пояса, различны по значениям биоклиматических показателей, их амплитудам. При этом климатические ареалы поясов в разных типах поясности имеют разную степень наложения друг с другом. Различия в типологическом составе поясов, ключевых фитоценотических особенностях характеризуют региональную специфику и связаны, преимущественно, с влагообеспеченностью. Определяемые климатом различия в высотно-поясной структуре растительности

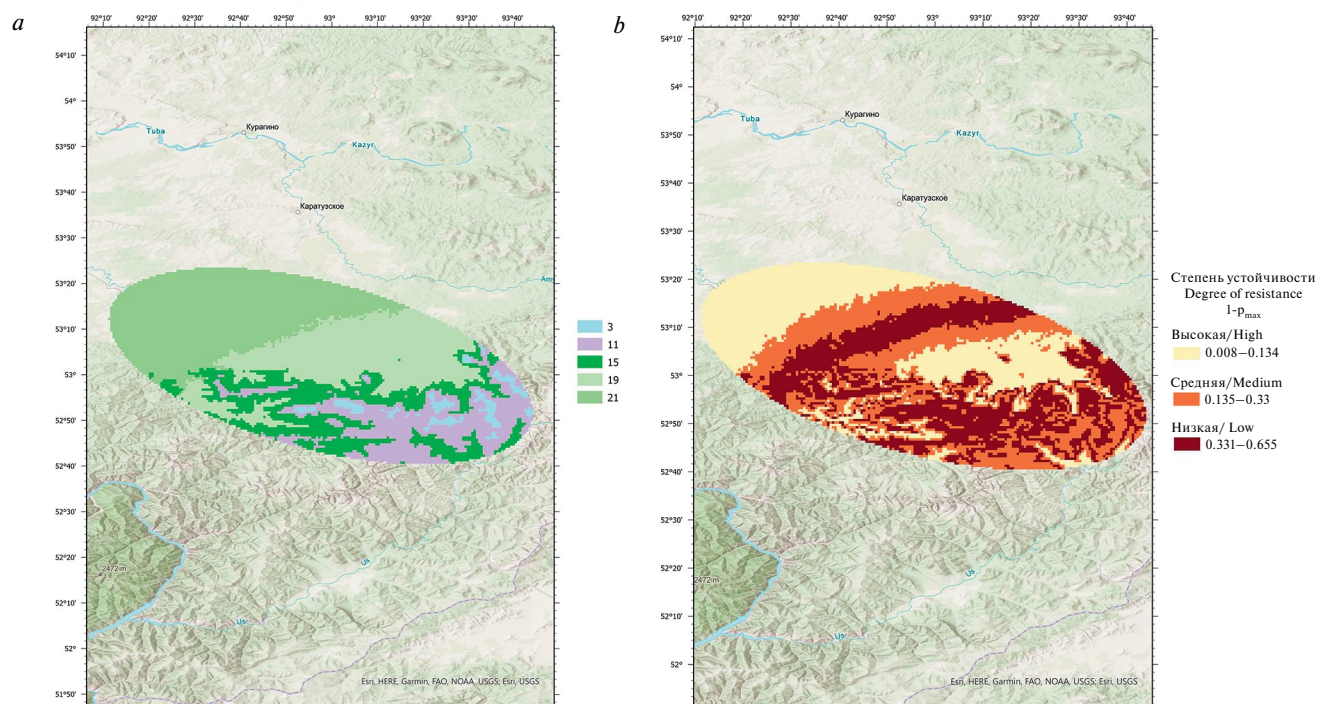
Таблица 6. Интегральная биоклиматическая характеристика климатопов растительности высотных поясов типов поясности Алтае-Саянского оробиома (по модельным данным)

Table 6. Integral bioclimatic characteristic of vegetation climatypes of altitudinal belts in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome (according to model data)

Высотные пояса Altitudinal belts	Типологические подразделения Typological subdivisions	Типы высотной поясности Types of altitudinal zonality																			
		Западно-Саянский West-Sayan				Восточно-Саянский East-Sayan				Западно-Алтайский West-Altai				Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk							
		№	T	P	Ic	№	T	P	Ic	№	T	P	Ic	№	T	P	Ic				
I	I.1	1	6...-5	1200-1300	36	4	-4...-3	700-800	33	2	-3...-2	900-1000	31	6	-4...-3	1600-1800	33				
	I.2	3																5	10	-4...v3	1200-1600
II	II.1	7	-4...-3	900-1100	37	8	-4...-3	600-700	33	9	-3...-2	800-900	31	13	-3...-2	700-800	31	14	-3...v2	1300-1500	34
	II.2	11				12				17											
III	III.1	15	-2...-1	800-900	37	16	-2...-1	600-700	34	20	+1...+2	500-600	33	23	-1...0	700-800	34				
	IIIa.1	19				+1...+2												800-1000	38		
IV	IV.1	21	+2...+3	600-800	37	22	0...+1	500-600	35	24				26	0...+1	700-900	34				
	IV.2																				
V	V.1		27			25		+1...+2 28	700-800	33	26		0...+1	700-900	34						
	V.2																				

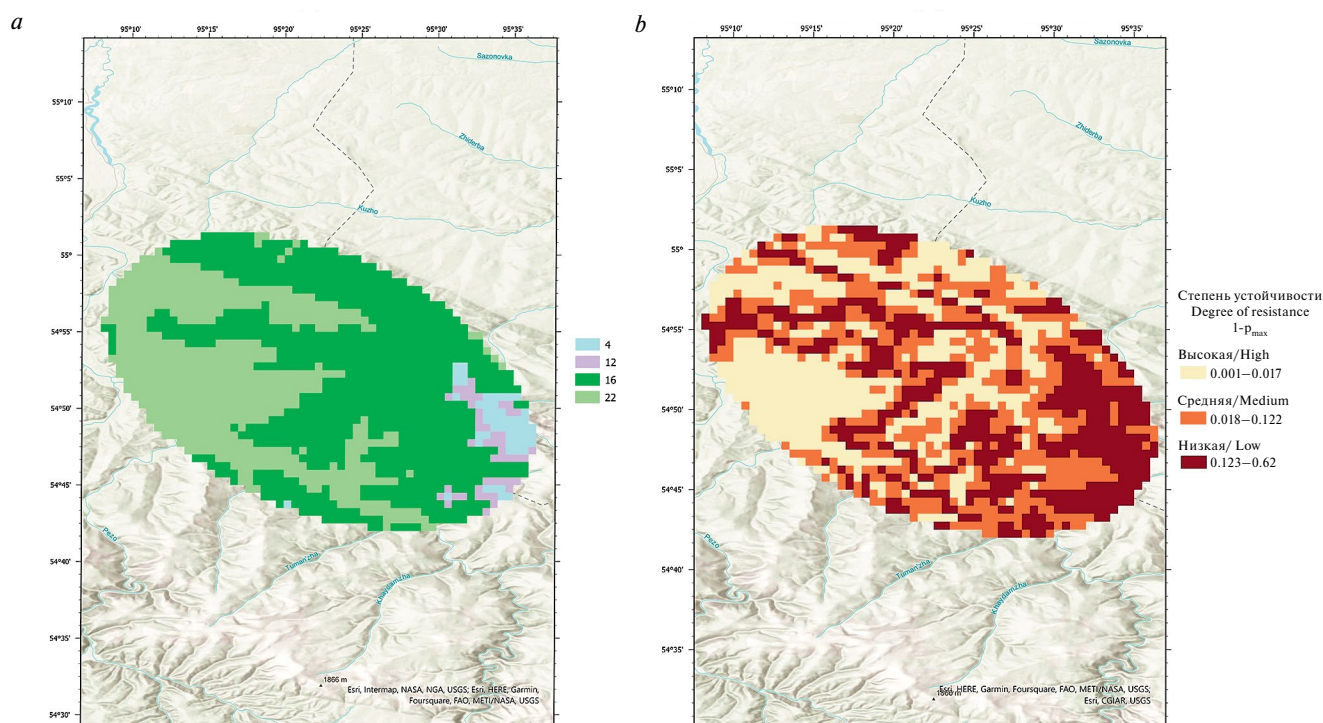
Примечание. Высотные пояса: I. Альпийско-тундровый; II. Субальпийский; III. Горнотаежный; IV. Подтаежный; V. Лесостепной. Типологические подразделения растительности – см. табл. 3. Биоклиматические показатели: T – средняя годовая температура, °C; P – среднее годовое количество осадков, мм; Ic – индекс континентальности.

Note. Altitudinal belts: I. Alpine-tundra; II. Subalpine; III. Mountain-taiga; IV. Sub-taiga; V. Forest steppe. Typological subdivisions of vegetation – see table 3. Bioclimatic parameters: T – average annual temperature, °C; P – average annual precipitation, mm; Ic – continentality index.



**Рис. 2.** Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Западном Саяне: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

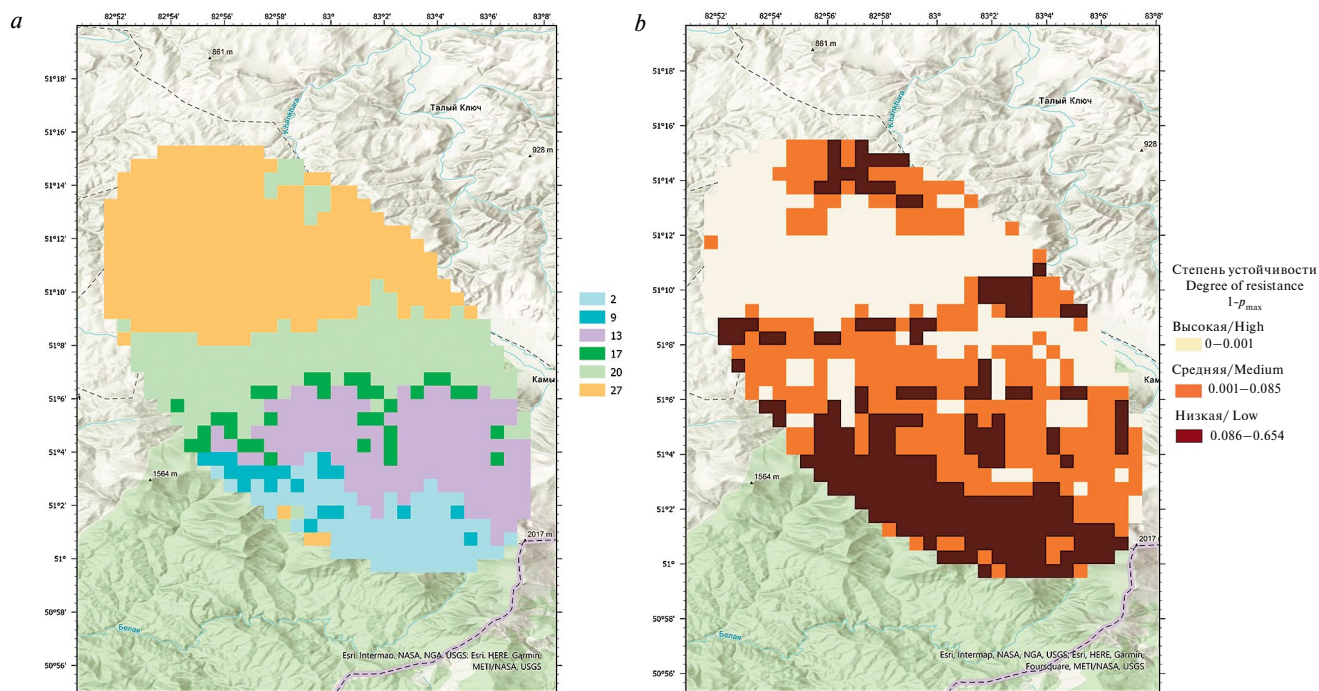
**Fig. 2.** Bioclimatic models of vegetation in the West Sayan key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.



**Рис. 3.** Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Восточном Саяне: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

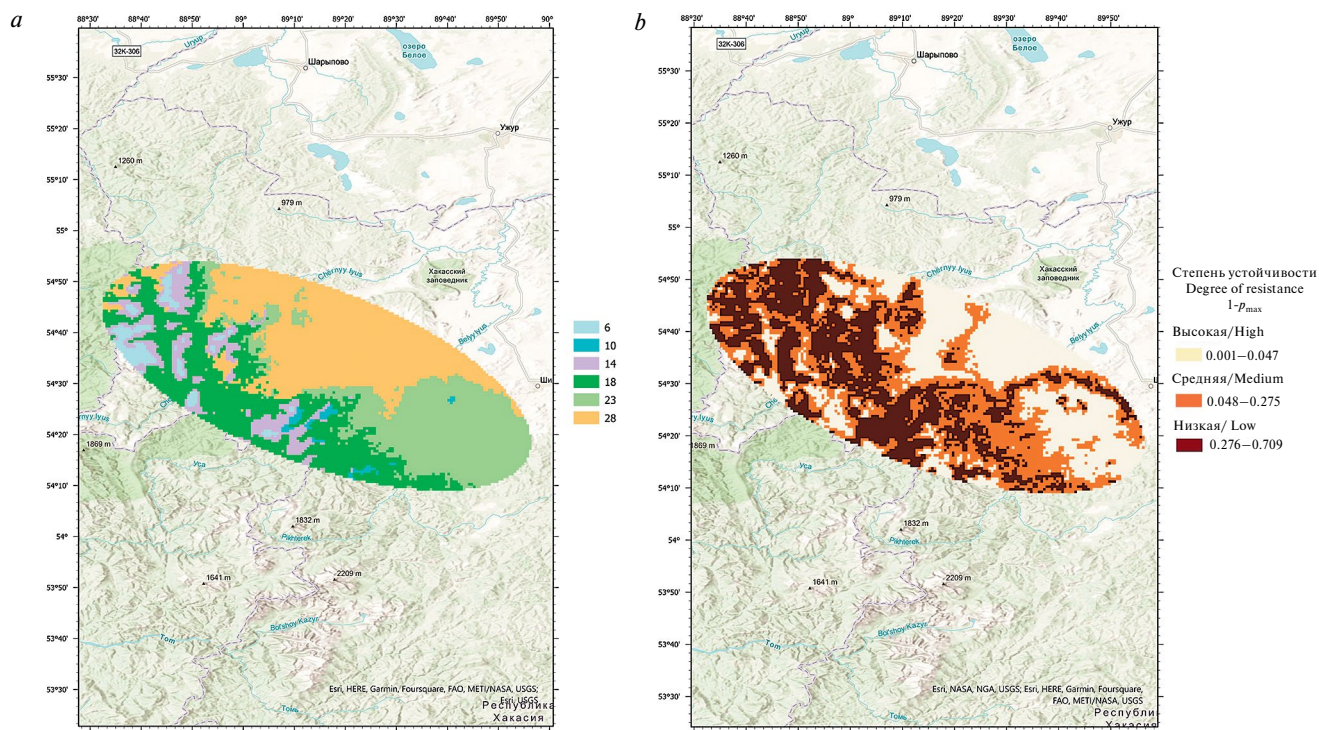
**Fig. 3.** Bioclimatic models of vegetation in the East Sayan key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.





**Рис. 4.** Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Западном Алтае: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

**Fig. 4.** Bioclimatic models of vegetation in the West Altai key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.



**Рис. 5.** Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Кузнецком Алатау: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

**Fig. 5.** Bioclimatic models of vegetation in the Kuznetsk Alatau key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.

находят отражение в региональных особенностях оробиома и формирующихся типах поясности.

Модельные климатопы высокогорных поясов расположены на значительной амплитуде значений биоклиматических характеристик. Высокогорные экосистемы получают развитие на осевых частях хребтов на абсолютных высотах более 1300–1500 м над ур. м., но могут проникать и ниже по спектру в условиях повышенного увлажнения, формируя сочетания с горнотаежными экосистемами. Альпийско-тундровый пояс занимает наименее теплообеспеченные условия, которые существенно варьируют в разных типах поясности. В Западном Алтае средние годовые температуры максимальны (около  $-2^{\circ}\text{C}$ ), а в Западном Саяне достигают минимальных значений (около  $-5^{\circ}\text{C}$ ). Наибольшим годовым количеством осадков характеризуются климатопы альпийско-тундрового пояса в Кузнецком Алатау и Западном Саяне (1200–1800 мм); в Западном Алтае и Восточном Саяне в данных климатопях годовое количество осадков не превышает 700–900 мм. Значительным варьированием отличается также индекс континентальности климата. Климатопы субальпийского пояса имеют более высокие показатели теплообеспеченности. Они максимальны в Западном Алтае (средняя годовая температура достигает  $-1^{\circ}\text{C}$ ). Увлажнение существенно варьирует в разных типах поясности (более 1000 мм осадков в год в Кузнецком Алатау и Западном Саяне и около 700–800 мм в Западном Алтае и Восточном Саяне).

Горнотаежный пояс темнохвойных лесов характеризуется близкими значениями температур (около  $-1$ – $-2^{\circ}\text{C}$ ) во всех типах поясности. Различия их климатопов наиболее выражены в увлажнении (средняя годовая сумма осадков – от 600 мм в Восточном Саяне до 1000 мм в Западном Саяне). Особо стоит отметить дифференциацию горнотаежного пояса в Западном Саяне и выделение подпоясов кедрово-пихтовых горнотаежных лесов и осиново-кедрово-пихтовых таежно-черневых лесов. Климатические условия маркируют их разделение. Климатопы подпоясов близки по показателям увлажнения, существенно различаясь своими температурными характеристиками (средняя годовая температура составляет около  $-2$  и

$+1^{\circ}\text{C}$  соответственно). Таким образом, смена подпоясов по высотному спектру определяется, прежде всего, градиентом температурных показателей климатопов, что подтверждается ранее проведенными исследованиями (Nazimova et al., 2014).

Подтаежный пояс в структуре высотной поясности гор Южной Сибири является важным компонентом высотных спектров, ботанико-географическое и биоклиматическое обоснование которых дано в ряде исследований (Nazimova et al., 1987; Drobushhevskaya, Nazimova, 2006). В рассматриваемых типах поясности преобладает развитие пояса березово-сосновых лесов, климатопы которых характеризуются условиями достаточно высокой теплообеспеченности. Их средние годовые температуры имеют слабоотрицательные (около  $-0.5^{\circ}\text{C}$  в Кузнецком Алатау) и положительные (около  $+2^{\circ}\text{C}$  в Западном Саяне) значения. Повышенная теплообеспеченность подтайги в условиях высокого увлажнения в Западном Саяне связана с ее развитием на высотах около 300–400 м над ур. м., тогда как на Кузнецком Алатау и в Восточном Саяне подтаежные леса произрастают на высотах около 600–800 м над ур. м.

Климатопы лесостепного пояса, представленного в нижней части высотного спектра растительности в Кузнецком Алатау, располагаются в наиболее теплообеспеченной области в ряду климатопов спектра (средняя годовая температура около  $0$ ... $+1^{\circ}\text{C}$ ). Они характеризуются относительно небольшим годовым количеством осадков (800 мм). При данном сочетании условий тепло- и влагообеспеченности развиты сочетания березово-лиственничных лесов и разнотравно-дерновиннозлаковых горных степей.

На примере Алтае-Саянского оробиома выявлены климатически обусловленные высотно-поясные и секторные закономерности дифференциации растительного покрова гор, которые могут быть определены на основе биоклиматических показателей, что подтверждается многими исследованиями отношений растительности и климата в горах (Polikarpov et al., 1986; Chytrý et al., 2008; Diao et al., 2021). Смена поясов по спектру маркируется, прежде всего, показателями теплообеспеченности. На примере рассматриваемых типов поясности

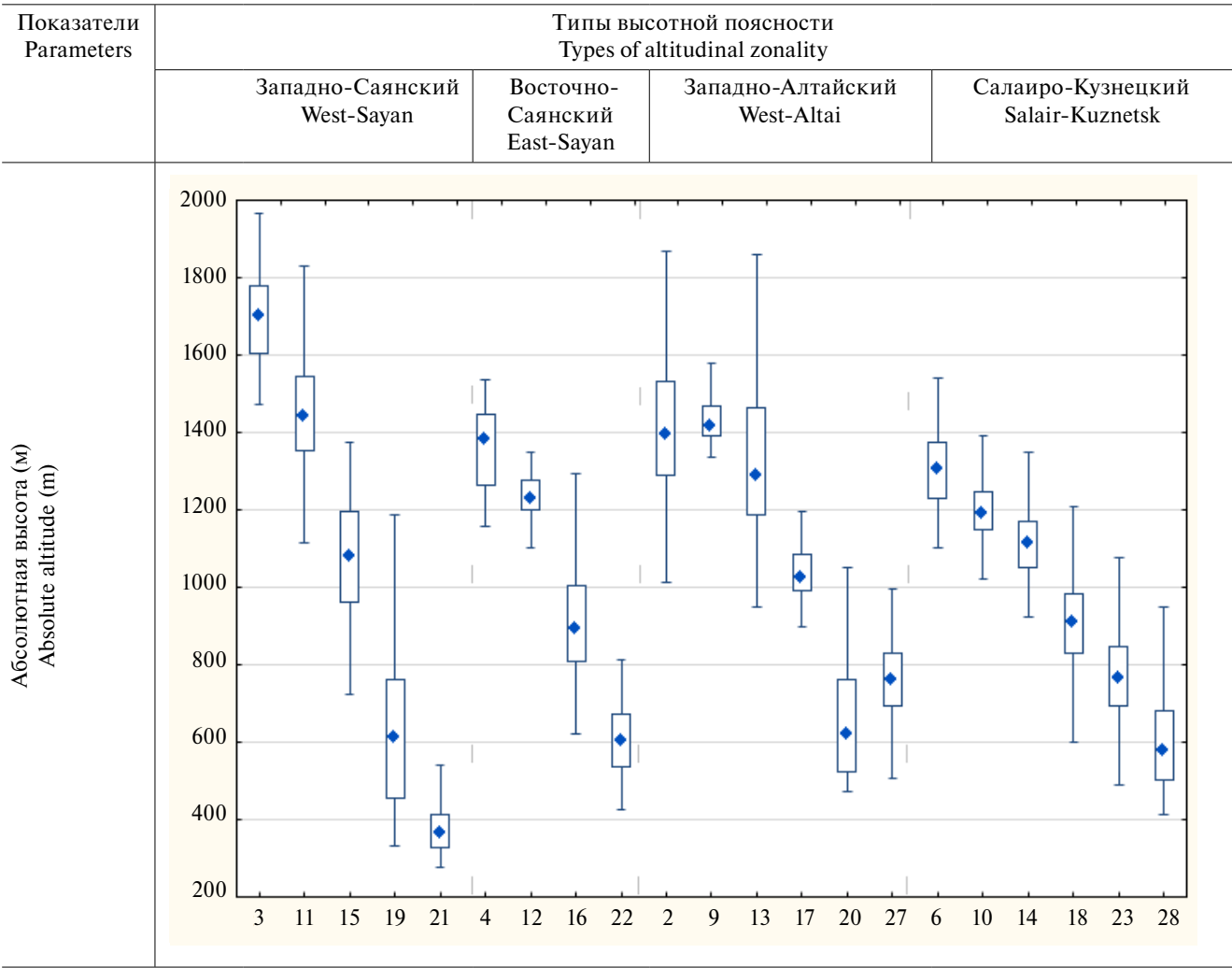


обнаруживается переход между таежно-черневым и горнотаежным подпоясами в интервале значений средней годовой температуры около  $-1...+1^{\circ}\text{C}$ . При этом значения количества осадков и степени континентальности климата для их климатопов существенно пересекаются и не могут служить детерминирующими. Схожие закономерности прослеживаются при смене подтаежных комплексов лесостепными, что выражено при средней годовой температуре около  $0^{\circ}\text{C}$ . Более сложная картина наблюдается в высокогорьях. Проследить переход от альпийско-тундрового к субальпийскому поясу возможно с учетом

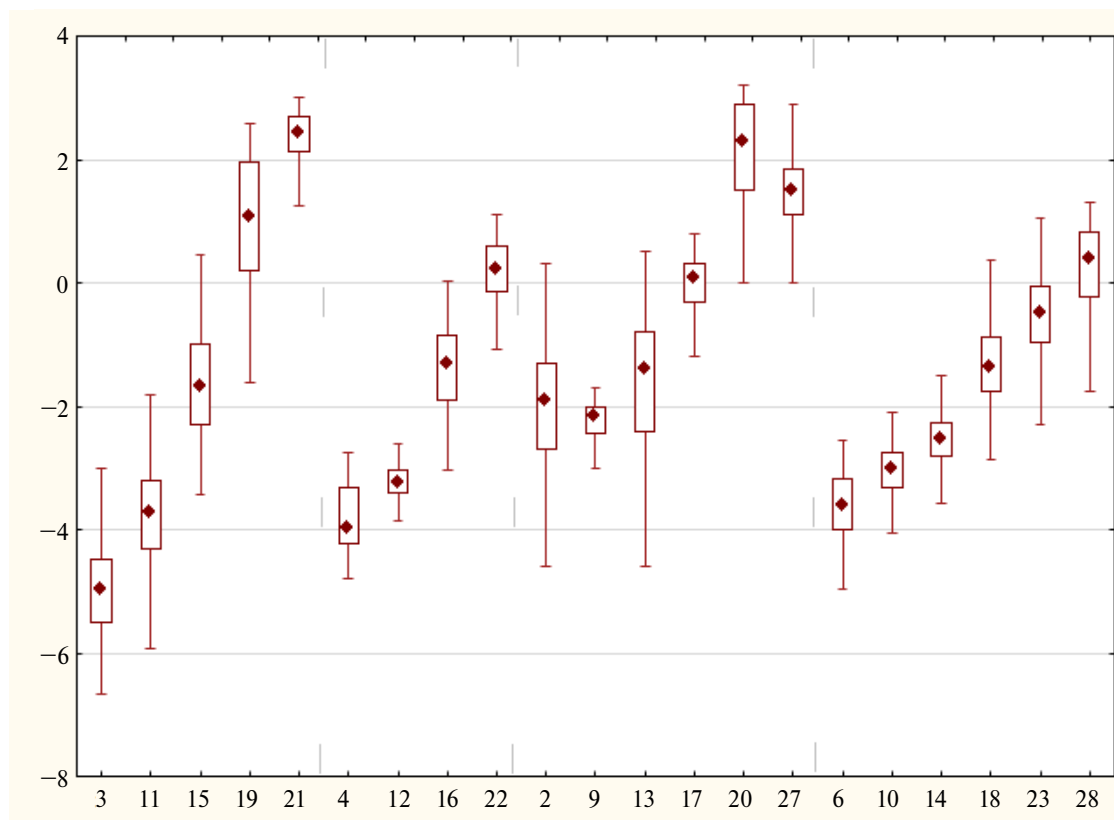
показателей как тепло-, так и влагообеспеченности, причем для каждого типа поясности будут характерны свои интервалы показателей. При этом в пространственной структуре растительного покрова высокогорий существенную роль играют дополнительные факторы, связанные с перераспределением экологических условий на мезо- и микроуровнях (условия грунтового увлажнения, снегонакопления, глубины промерзания, выраженности мерзлотных процессов). Это приводит к взаимопроникновению поясов, формированию гетерогенной растительности, сложенной сообществами разных поясов, что

**Таблица 7.** Диаграммы размаха биоклиматических показателей и абсолютной высоты для климатопов фоновых для высотных поясов типологических подразделений растительности типов поясности Алтае-Саянского оробιοма (по модельным данным)

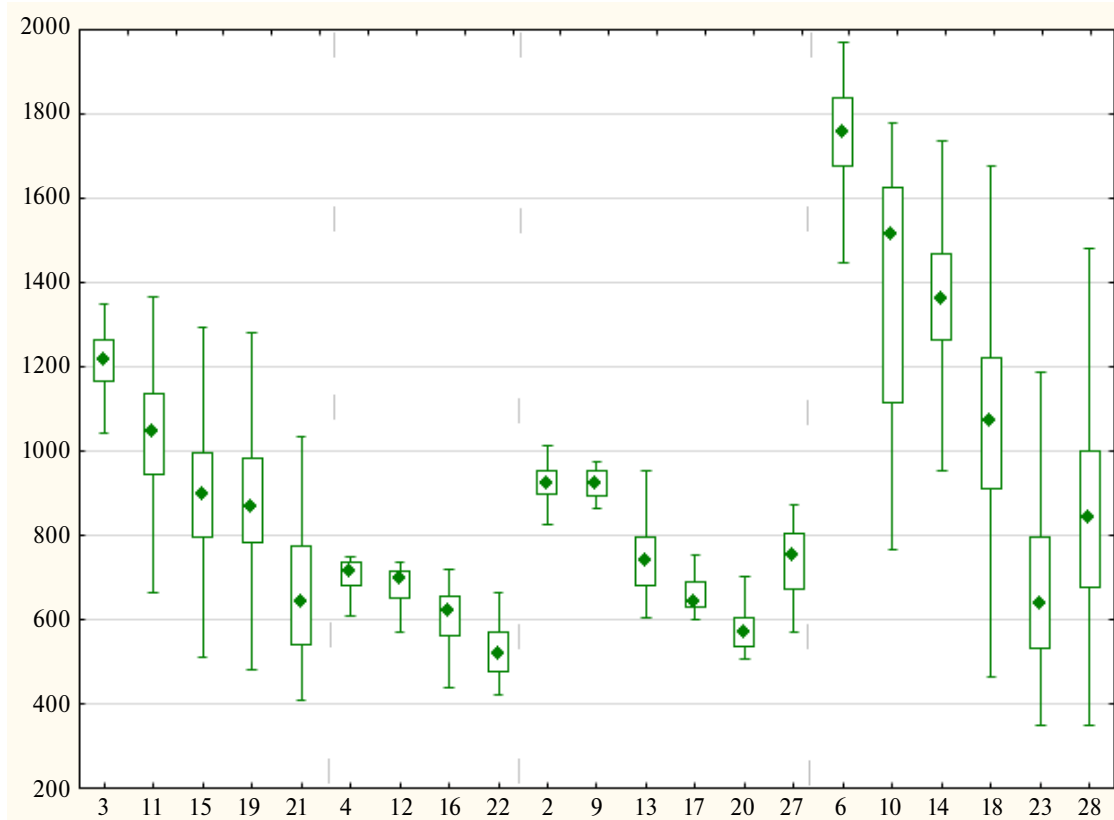
**Table 7.** Boxplots of bioclimatic parameters and altitude for climatopes of basic typological subdivisions of vegetation for altitudinal belts of altitudinal zonality types for Altai-Sayan orobiome (according to model data)

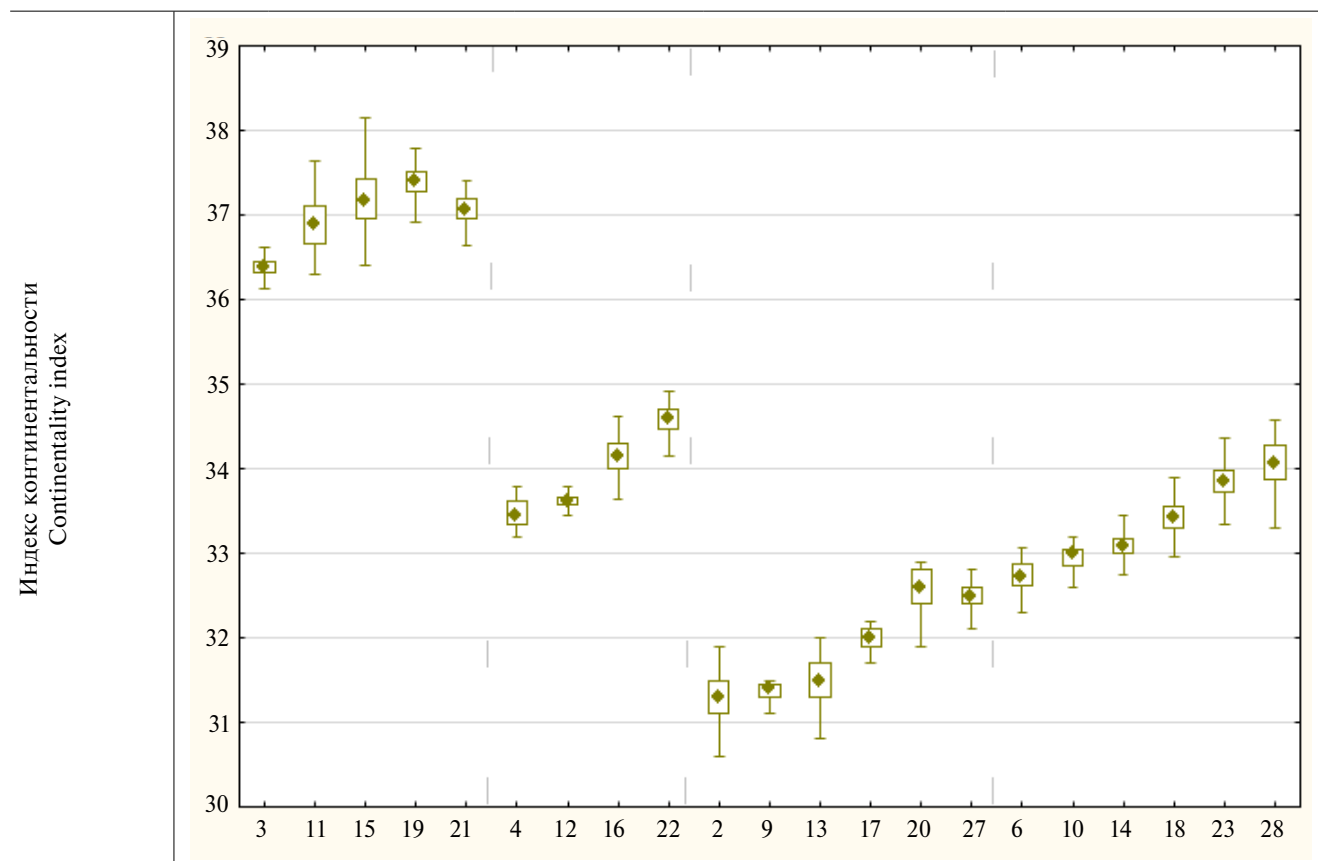


Средняя многолетняя годовая температура (°C)  
Average annual temperature (°C)



Среднее многолетнее годовое количество осадков (мм)  
Average annual precipitation (mm)





**Примечание.** Ось x на диаграммах — типологические подразделения растительности (см. табл. 3); ось y на диаграммах — биоклиматические показатели и абсолютная высота.

**Note.** Axis x on diagrams — typological subdivisions of vegetation (see table 3); axis y on diagrams — bioclimatic parameters and absolute altitude.

вносит дополнительную сложность в климатически обусловленную схему организации высотной поясности.

#### *Прогноз развития высотно-поясной структуры растительности при изменении климата*

Наблюдаемое в последние десятилетия изменение климата в горах Южной Сибири характеризуется, прежде всего, трендами, выраженными в увеличении теплообеспеченности (Valentini et al., 2020) и уменьшении континентальности (Nazimova et al., 2010). Прогнозы изменения климата, при наличии общего вектора, в связи с условиями неоднородной горной территории позволяют предполагать формирование региональных отличий в динамике климатических показателей, что будет способствовать специфической реакции растительности, ее состава, разнообразия и функционирования.

Среди возможных тенденций в растительном покрове отмечается повышение верхней границы леса, смена в субальпийском поясе светлохвойных видов деревьев на темнохвойные, сокращение площадей, занимаемых высокогорными экосистемами за счет распространения горнотаежных (Kharuk et al., 2009).

Региональный характер отклика растительности следует ожидать в рамках разнообразия типов высотной поясности, каждый из которых отличается разнообразием современных климатопов и их потенциальными изменениями (рис. 2–5 (b)). При этом ожидаемые тенденции развития растительности во всех рассматриваемых типах поясности специфичны на уровне фоновых сообществ высотно-поясных подразделений. Выражен общий тренд в изменении устойчивости в соответствии с высотным градиентом (табл. 8). Растительность высокогорий характеризуется наименьшей устойчивостью

**Таблица 8.** Потенциальная устойчивость растительности к изменению климата

**Table 8.** Potential resistance of vegetation to climate change

Типы поясности Types of altitudinal zonality	Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Степень устойчивости (% от общей площади, занимаемой сообществами) Degree of resistance (% of total area by communities)		
		Высокая High	Средняя Medium	Слабая Weak
Западно-Саянский West-Sayan	3	0	21	79
	11	0	35	65
	15	19	45	36
	19	42	34	24
	21	54	28	18
Восточно-Саянский East-Sayan	4	0	17	83
	12	0	0	100
	16	27	42	31
	22	47	27	26
	2	0	10	90
Западно-Алтайский West-Altai	9	0	0	100
	13	3	71	26
	17	3	44	53
	20	25	58	17
	27	64	27	9
Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk	6	6	38	66
	10	0	8	92
	14	0	1	99
	18	19	44	37
	23	37	38	25
	28	52	31	17

**Примечание.** Типологические подразделения растительности — см. табл. 3.

Оттенками серого (от темного к светлому) показаны максимальный, средний и минимальный уровни устойчивости для каждого приведенного типа растительных сообществ.

**Note.** Typological subdivisions of vegetation — see table 3.

The levels of resistance for each vegetation type (maximum, medium, minimum) are shown in shades of grey (from dark to light).

к климатическим изменениям. Во всех типах поясности практически отсутствуют альпийские луга и высокогорные тундры, относящиеся к высокой степени устойчивости, а большая их часть (по занимаемой площади) имеет слабую степень устойчивости. Высокогорные экосистемы являются наиболее уязвимыми в условиях изменения климата в силу активного взаимопроникновения сообществ разных поясов, контрастных климатических условий и значительных градиентов в изменении климата

в высокогорьях. Максимальное развитие растительности с высокой степенью устойчивости связано с подтаежным и лесостепным поясами. Это позволяет предполагать сохранение возможностей фонового развития характерных для поясов подтаежных лесов и лесостепных комплексов лесных, кустарниковых и степных сообществ и сохранение потенциала низкогорных поясов на фоне климатических изменений.

Понимание современной климатической обстановки и связей между растительностью

и климатом является базисом для формирования представлений об изменении растительного покрова на фоне трендов климатических условий, что имеет региональную специфику, в горах проявляющуюся на уровне высотных поясов и типов поясности. Изменение климата не приводит к смене одних высотно-поясных подразделений другими, а инициирует крайне сложные процессы трансформации биоты и среды, приводя к постепенной смене видового состава сообществ, их вертикальной и горизонтальной структуры, изменению динамического статуса. Такие изменения находят выражение в зональной и высотно-поясной структуре растительного покрова, которая только в масштабе сотен лет, при сохранении состава основных подразделений, характеризуется изменением своего географического положения (Nazimova et al., 2010). При этом необходимо учитывать большую консервативность других компонентов геосистем (литологическая основа, геоморфологические условия), сохраняющих свои свойства на фоне климатических изменений и препятствующих трансформации биоты, а также роль других экологических факторов, определяющих пределы устойчивости сообществ при климатических изменениях (Klinge et al., 2018).

В целом для оробиома при изменении климата отмечается снижение устойчивости растительности от низкогорных поясов к высокогорным. Высокогорья подвержены наибольшему риску трансформации биоты в силу наибольшей интенсивности процессов, выраженных в снижении континентальности климата, увеличении продолжительности вегетационного сезона и теплообеспеченности, что будет способствовать смене сообществ альпийских лугов и высокогорных тундр на сообщества субальпийских лугов и редколесий, а также повышению верхней границы леса. На фоне изменения структуры поясов, наибольшую интенсивность которого следует ожидать именно в высокогорьях, вероятно изменение видового состава в сторону внедрения более теплолюбивых видов и усиления роли бореальных видов при

сокращении роли альпийских и тундровых элементов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоклиматическое моделирование растительного покрова гор является основой для оценки современной структуры экосистемного разнообразия исходя из базовой фитоценотической составляющей в рамках высотно-поясных спектров растительности. Наряду с оценкой актуального состояния, оно может быть использовано для понимания исторического хода развития горных экосистем, а также прогноза его трансформации в связи с изменением климата. Основным результатом биоклиматического моделирования растительности бореальных типов поясности Алтае-Саянского оробиома послужило обоснование развития высотно-поясных спектров рассматриваемых типов поясности на основе анализа дифференциации климатических условий. Для каждого пояса определены значения ключевых показателей, амплитуды которых характеризуют потенциал, обуславливающий возможности функционирования экосистем в рамках, которые могут быть описаны значениями абсолютных высот. Выявленные климатопы высотно-поясных подразделений в количественном отношении имеют специфику, выраженную как в пределах одного спектра, так и между ними. Это позволяет рассматривать единство высотных поясов растительности не только с флористических и фитоценотических позиций, а также исходя из общности истории формирования экосистем, но и на основе климата, который может служить обоснованием современного развития флороценотических комплексов с учетом ключевых биоклиматических показателей. Они выступают маркерами типологического состава фоновых для поясов сообществ, их видового и фитоценотического разнообразия, а также могут использоваться для количественного обоснования специфики пространственной структуры растительности.

В горах Южной Сибири в условиях гумидного климата нижней термической границей распространения высокогорной растительности выступает средняя годовая температура  $-3^{\circ}\text{C}$ . При такой температуре развиваются комплексы вблизи верхней границы леса — субальпийские



луга и редколесья. Увлажнение высокогорий существенно варьирует от одного типа поясности к другому, но не опускается ниже значений среднего годового количества осадков в 600 мм, на наветренных склонах достигая 1800 мм в год. Горнотаежный пояс развит в интервале средней годовой температуры  $-3...0^{\circ}\text{C}$ ; увлажнение также сильно варьируется (600–1200 мм). Положительная средняя годовая температура определяет возможность развития таежно-черневых, подтаежных и лесостепных комплексов. Типологический состав и уровень биоразнообразия каждого типа поясности определяется специфическим соотношением тепла, влаги и степени континентальности климата.

Высотные пояса растительности гор Южной Сибири, характеризующиеся активным взаимопроникновением и постепенной сменой в географическом пространстве, формируются под влиянием комплекса факторов, среди которых климатический традиционно рассматривается в качестве базового. Его обоснование, как теоретическое, так и эмпирическое, подтверждает тесные связи между высотными поясами растительности и климатом, которые, однако, могут не быть строго детерминированными в условиях воздействия разных факторов. Наиболее ярко это проявляется в структуре высокогорий, для альпийско-тундрового и субальпийского поясов которых типичны сочетания альпийских лугов, тундр, субальпийских лугов и редколесий в условиях сложной экотопической структуры. В лесостепном поясе, экспозиционные сочетания лесных и степных сообществ в котором выражены на разных элементах горного рельефа в соответствии с перераспределением тепла и влаги, дополнительную сложность придает разнообразие эдафотопов, мозаичная структура условий каменистости, состава горных пород, обуславливающих отклонения от строго климатически обусловленной дифференциации. При этом такая дифференциация может быть прослежена между подпоясами (например, таежно-черневой подпояс в пределах горнотаежного пояса надежно определяется условиями теплообеспеченности, прежде всего, показателями средней годовой температуры, а также температуры вегетационного сезона). Спецификой высотных поясов растительности и их климатопов объясняются различия в трансформации биоты при

изменении климата, в соответствии с которыми определено уменьшение устойчивости растительности от низкогорных поясов к высокогорным, а в пределах поясов — от центральных частей к краевым.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды” и на базе ЦКП “Гербарий MWG”, созданного при поддержке Программы развития Московского университета (№ 1220). Выражаю благодарность коллегам из Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Географический факультет, кафедра биогеографии), Института леса имени В.Н. Сукачева СО РАН (лаборатория фитоценологии и лесного ресурсоведения), Государственного заповедника “Тигирекский” за всестороннюю поддержку и содействие в исследованиях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aynekulu E., Aerts R., Moonen P., Denich M., Gebrehiwot K., Vagen T-G., Mekuria W., Boehmer H.J. 2012. Altitudinal variation and conservation priorities of vegetation along the Great Rift Valley escarpment, northern Ethiopia. — *Biodiversity and Conservation*. 21: 2691–2707.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-012-0328-9>
- Biomes of Russia. Map (s. 1:7500000). 2018. Second revised edition. Moscow.
- Bocharnikov M.V. 2019. Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome. — *Contemporary Problems of Ecology*. 12(3): 193–203.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425519030028>
- Bocharnikov M.V. 2022. Relationship between Phytocenotic Diversity of the Northeastern Transbaikalian Orobionome and Bioclimatic Parameters. — *Doklady Biological Sciences*. 507: 281–295.  
<https://doi.org/10.1134/S0012496622060011>
- Box E.O. 1995. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. — *Vegetatio*. 121: 101–116.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5_10)
- Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D., Pišút I. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. — *Plant Ecology*. 196: 61–83.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-007-9335-4>

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. — *Australian Journal of Ecology*. 18: 117–143.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davydova N.D. 2022. Change in the Components of Steppe Geosystems in the Southwestern Transbaikal Region with Climate Warming. — *Arid Ecosystems*. 12: 1–7.  
<https://doi.org/10.1134/S2079096122010036>
- Diao C., Liu Y., Zhao L., Zhuo G., Zhang Y. 2021. Regional-scale vegetation-climate interactions on the Qinghai-Tibet Plateau. — *Ecological Informatics*. 65: 101413.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101413>
- [Drobushhevskaya, Nazimova] Дробушевская О.В., Назимова Д.И. 2006. Климатические варианты светлостойкой низкогорной подтайги Южной Сибири. — *География и природные ресурсы*. 2: 21–27.
- [Ermakov] Ермаков Н.Б. 2003. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск. 232 с.
- Gavilan R.G. 2005. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. — *International Journal of Biometeorology*. 50: 111–120.  
<https://doi.org/10.1007/s00484-005-0271-5>
- Gopar-Merino L.F., Velazquez A., Gimenez de Azcarate J. 2015. Bioclimatic mapping as a new method to assess effects of climatic change. — *Ecosphere*. 6(1): 1–12.  
<https://doi.org/10.1890/ES14-00138.1>
- [Grebenshchikov] Гребенщиков О.С. 1974. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа. — *Бот. журн.* 59(2): 161–173.
- Hais M., Chytrý M., Horsák M. 2016. Exposure-related forest-steppe: A diverse landscape type determined by topography and climate. — *Journal of Arid Environments*. 135: 75–84.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.011>
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose. 206 p.
- Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder P.H., Kessler M. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. — *Scientific Data*. 4: 170122.  
<https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- [Katenin] Катенин А.Е. 1988. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны. — *Бот. журн.* 73(2): 186–197.
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Dvinskaya M.L. 2009. Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. — *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24(2): 130–139.  
<https://doi.org/10.1080/02827580902845823>
- Klinge M., Dulamsuren C., Erasmi S., Karger D.N., Hauck M. 2018. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia. — *Biogeosciences*. 15: 1319–1333.  
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Köppen W. 1936. Das geographische System der Klimate. — In: Köppen W., Geiger R. (Hrsg.): *Handbuch der Klimatologie*, Bd. 1, Teil C. Borntraeger, Berlin. 44 p.
- [Kuminova] Куминова А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1986. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск. 272 с.
- Nakamura Y., Krestov P.V. 2007. Biogeographical diversity of alpine vegetation in the oceanic regions of Northeast Asia. — In: *Berichte der REINHOLD-TUXEN-GESELLSCHAFT*. Vol. 19. P. 117–129.
- Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M. 2007. Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study. — *Phytocoenologia*. 37(3–4): 443–470.  
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2007/0037-0443>
- [Namzalov] Намзалов Б.Б. 1994. Степи Южной Сибири. Новосибирск – Улан-Удэ. 309 с.
- Namzalov B.B. 2021. The Most Important Biodiversity Nodes and Phytogeographic Phenomena of the Mountain Steppes of Southern Siberia. — *Arid Ecosystems*. 11: 238–248.  
<https://doi.org/10.1134/S2079096121030100>
- [Nazimova] Назимова Д.И. 1967. Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна. — *Лесоведение*. 4: 76–87.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. 2014. Biodiversity of Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 3(1): 39–47.  
<https://doi.org/10.17581/bp.2014.03104>
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Ермаков Н.Б., Андреева Н.М., Степанов Н.В. 2004. Концептуальная модель структурного биоразнообразия зональных классов лесных экосистем Северной Евразии. — *Сибирский экологический журнал*. 11(5): 745–756.
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Коротков И.А., Черединова Ю.С. 1987. Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки. — *Чтения памяти В.Н. Сукачева*. С. 30–64.
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Царегородцев В.Г., Андреева Н.М. 2010. Лесорастительные зоны юга Сибири и современное изменение климата. — *География и природные ресурсы*. 2: 55–63.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Third Edition. Philadelphia. 574 p.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1980. Ботаническая география Алтая. М. 192 с.

- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1991. Ботанико-географическое районирование СССР. М. 78 с.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1994. Структурно-динамические категории в растительном покрове горных территорий. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 99(1): 76–85.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1997. Структура и динамика растительности высокогорных экосистем Монгольского Алтая. — Аридные экосистемы. 3(6–7): 119–131.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 2016. Биоразнообразие оробиомов Северного Кавказа на карте Биомы России. — Юг России: экология, развитие. 11(1): 21–34.  
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-21-36>
- [Ogureeva, Bocharnikov] Огуреева Г.Н., Бочарников М.В. 2017. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий. — Эко-системы: экология и динамика. 1(2): 52–81.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 225 с.
- Rahman I.U., Afzal A., Iqbal Z., Bussmann R.W., Alsamadany H., Calixto E.S., Shah G.M., Kausar R., Shah M., Ali N., Ijaz F. 2020. Ecological gradients hosting plant communities in Himalayan subalpine pastures: Application of multivariate approaches to identify indicator species. — Ecological Informatics. 60: 101–162.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101162>
- Río S.d., Penas Á. 2006. Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations. — Plant Ecology. 185: 269–282.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9103-x>
- Rivas-Martinez, Penas A., Diaz T.E. 2004. Bioclimatic map of Europe, thermoclimatic belts. Cartographic Service. University of Leon, Spain.
- Rocchini D., Luque S., Pettorelli N., Bastin L., Doktor D., Faedi N., Feilhauer H., Féret J.-B., Foody G.M., Gavish Y., Godinho S., Kunin W.E., Lausch A., Leitão P.J., Marcantonio M., Neteler M., Ricotta C., Schmidtlein S., Vihervaara P., Wegmann M., Nandrea H. 2018. Measuring  $\beta$ -diversity by remote sensing: A challenge for biodiversity monitoring. — Methods in Ecology and Evolution. 9: 1787–1798.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12941>
- [Sedel'nikov] Седельников В.П. 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 222 с.
- Smirnova M.A., Bocharnikov M.V. 2021. Ecosystem, vegetation and soil diversity of the mountain forest-steppe of West Altai (a case study of the Tigirek State Natural Reserve). — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 908(1): 012028.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012028>
- [Sochava] Сочава В.Б. 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск. 189 с.
- [Sochava] Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск. 256 с.
- [Sukachev, Zonn] Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
- Tchebakova N.M., Blyakharchuk T.A., Parfenova E.I. 2009. Reconstruction and prediction of climate and vegetation change in the Holocene in the Altai–Sayan mountains, Central Asia. — Environmental Research Letters. 4: 045025.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045025>
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M. 2020. Climate change in Russia – past, present and future. — In: Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11. European Forest Institute. P. 45–52.  
<https://doi.org/10.36333/wscutl1>
- Walter H., Breckle S.-W. 1991. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. Stuttgart: G. Fischer. 586 p.

## BIOCLIMATIC MODELING OF ALTITUDINAL STRUCTURE OF VEGETATION COVER IN ALTAI-SAYAN OROBIOME

M. V. Bocharnikov<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>M.V. Lomonosov Moscow State University  
Leninskie gory, 1, Moscow, 119991, Russia

\*e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Identification of the altitudinal-belt organization of vegetation cover in mountains based on the climatypes of major communities which form the belts makes it possible to construct a strong frame, the elements of which are formed by the most important ecological and geographical factors that support modern botanical diversity and its spatial structure. Climate, considered as a key factor of vegetation organization at the level of altitudinal spectra, belts and their communities, characterizes the potential conditions under which sustainable support of established level of biodiversity and structure of mountain ecosystems is

possible in the long term within the framework of orobiomes as integral phenomena of ecosystem diversity. The content of orobiomes, along with a certain integrity in the altitudinal spectrum, shows differences in diversity, which are best marked by the types of altitudinal zonality with a specific composition of altitudinal spectra, the altitudinal limits of distribution of the belts and their internal content (level of botanical diversity, ratio of basic and associated communities, prevailing ecological-phytocoenotic series of communities, development of heterogeneous structures and dynamic categories).

This study is devoted to evaluation of the influence of climate on modern spatial structure of mountain ecosystems of the Altai-Sayan orobiome and vegetation cover as their basic component, as well as forecasting the transformation of vegetation under climate change. Using original field data (geobotanical relevés of communities) and bioclimatic indicators (global climate model CHELSA) for key areas covering full altitudinal-belt spectra of vegetation of the West Sayan, East Sayan, West Altai and Salair-Kuznetsk types, bioclimatic models of altitudinal zones and background typological divisions of orobiome vegetation have been created. Discriminant analysis has been used as a method for determining the probability of development of typological units of basic vegetation (vegetation formations, groups and classes of formations, types of vegetation) and the altitudinal belts based on their factor-indicative dependencies with key bioclimatic variables (average long-term annual temperature, average long-term annual precipitation, continentality index). The identified potential climatic conditions made it possible to construct a reference climatic framework model to characterize and analyze the key regional features of the modern structure of vegetation diversity of the Altai-Sayan orobiome (it is limited by the average annual temperature from  $-6$  to  $+3^{\circ}\text{C}$ , average annual precipitation from 500 to 1800 mm, continentality index from 33 to 38). Differences in climatopes of altitudinal-belt divisions of vegetation of forest-steppe, subtaiga, chern taiga, mountain taiga, subalpine and alpine-tundra complexes have been determined according to the altitudinal gradient, as well as between the altitudinal spectra of different types of zonation. Differences in the resistance of vegetation to climate change have been found in accordance with the altitudinal gradient. An increasing degree of transformation in the composition and structure of communities occurs from low-mountain belts to high-mountain ones. Within the belts, the communities of the edge parts of their climatopes at the contact of altitudinal-belt units are more susceptible to processes of vegetation transformation.

**Keywords:** biome, moisture supply, altitudinal belt, mountain territories, South Siberian mountains, discriminant analysis, climatope, temperature supply, ecosystem, vegetation cover

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by the State Assignment “Spatial and temporal organization of ecosystems under conditions of environmental changes” and on the basis of the Center for collective use “Herbarium of MWG” supported by the Program of development of the Moscow State University (No. 1220). I am grateful to colleagues from Lomonosov Moscow State University (Faculty of Geography, Department of Biogeography), Sukachev Institute of Forest (Laboratory of Phytocenology and Forest Resources Science), State Reserve “Tigirek” for comprehensive support and assistance in research.

## REFERENCES

- Aynekulu E., Aerts R., Moonen P., Denich M., Gebrehiwot K., Vagen T-G., Mekuria W., Boehmer H.J. 2012. Altitudinal variation and conservation priorities of vegetation along the Great Rift Valley escarpment, northern Ethiopia. — *Biodiversity and Conservation*. 21: 2691–2707. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0328-9>
- Biomes of Russia. Map (s. 1:7500000). 2018. Second revised edition. Moscow.
- Bocharnikov M.V. 2019. Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome. — *Contemporary Problems of Ecology*. 12(3): 193–203. <https://doi.org/10.1134/S1995425519030028>
- Bocharnikov M.V. 2022. Relationship between Phytocoenotic Diversity of the Northeastern Transbaikalian Orobiome and Bioclimatic Parameters. — *Doklady Biological Sciences*. 507: 281–295. <https://doi.org/10.1134/S0012496622060011>
- Box E.O. 1995. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. — *Vegetatio*. 121: 101–116. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5_10)
- Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D., Pišút I. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. — *Plant Ecology*. 196: 61–83. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9335-4>

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. — *Australian Journal of Ecology*. 18: 117–143.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davydova N.D. 2022. Change in the Components of Steppe Geosystems in the Southwestern Transbaikalian Region with Climate Warming. — *Arid Ecosystems*. 12: 1–7.  
<https://doi.org/10.1134/S2079096122010036>
- Diao C., Liu Y., Zhao L., Zhuo G., Zhang Y. 2021. Regional-scale vegetation-climate interactions on the Qinghai-Tibet Plateau. — *Ecological Informatics*. 65: 101413.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101413>
- Drobyshevskaya O.V., Nazimova D.I. 2006. Klimaticheskie varianty svetlokhvoynoy nizkogornoy podtaygi Yuzhnoy Sibiri [Climatic variants of the light-coniferous low-mountain subtaiga of Southern Siberia]. — *Geography and natural resources*. 2: 21–27 (In Russ.).
- Ermakov N.B. 2003. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation of Northern Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination]. Novosibirsk. 232 p. (In Russ.).
- Gavilan R.G. 2005. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. — *International Journal of Biometeorology*. 50: 111–120.  
<https://doi.org/10.1007/s00484-005-0271-5>
- Gopar-Merino L.F., Velazquez A., Gimenez de Azcarate J. 2015. Bioclimatic mapping as a new method to assess effects of climatic change. — *Ecosphere*. 6(1): 1–12.  
<https://doi.org/10.1890/ES14-00138.1>
- Grebenshchikov O.S. 1974. Experience of climatic characteristics of the main plant formations of the Caucasus. — *Bot. Zhurn.* 59(2): 161–173 (In Russ.).
- Hais M., Chytrý M., Horsák M. 2016. Exposure-related forest-steppe: A diverse landscape type determined by topography and climate. — *Journal of Arid Environments*. 135: 75–84.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.011>
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose. 206 p.
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder P.H., Kessler M. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. — *Scientific Data*. 4: 170122.  
<https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Katenin A.E. 1988. Classification of heterogeneous territorial units of vegetation cover using the example of vegetation of the tundra zone. — *Bot. Zhurn.* 73(2): 186–197 (In Russ.).
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Dvinskaya M.L. 2009. Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. — *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24(2): 130–139.  
<https://doi.org/10.1080/02827580902845823>
- Klinge M., Dulamsuren C., Erasmi S., Karger D.N., Hauck M. 2018. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia. — *Biogeosciences*. 15: 1319–1333.  
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Köppen W. 1936. Das geographische System der Klimate. — In: Köppen W., Geiger R. (Hrsg.): *Handbuch der Klimatologie*, Bd. 1, Teil C. Borntraeger, Berlin. 44 p.
- Kuminova A.V. 1960. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation cover of Altai]. Novosibirsk. 450 p. (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1986. Rastitel'nye soobshchestva Priбайкаль'ya [Plant communities of the Baikal region]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Nakamura Y., Krestov P.V. 2007. Biogeographical diversity of alpine vegetation in the oceanic regions of Northeast Asia. — In: *Berichte der REINHOLD-TUXEN-GESELLSCHAFT*. Vol. 19. P. 117–129.
- Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M. 2007. Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study. — *Phytocoenologia*. 37(3–4): 443–470.  
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2007/0037-0443>
- Namzalov B.B. 1994. Stepi Yuzhnoy Sibiri [Steppes of Southern Siberia]. Novosibirsk — Ulan-Ude. 309 p. (In Russ.).
- Namzalov B.B. 2021. The Most Important Biodiversity Nodes and Phytogeographic Phenomena of the Mountain Steppes of Southern Siberia. — *Arid Ecosystems*. 11: 238–248.  
<https://doi.org/10.1134/S2079096121030100>
- Nazimova D.I. 1967. Relikty nemoral'noy flory v lesakh Zapadnogo Sayana [Relics of nemoral flora in the forests of Western Sayan]. — *Lesovedenie*. 4: 76–87 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. 2014. Biodiversity of Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 3(1): 39–47.  
<https://doi.org/10.17581/bp.2014.03104>
- Nazimova D.I., Ermakov N.B., Andreeva N.M., Stepanov N.V. 2004. Kontseptual'naya model' strukturnogo bioraznoobraziya zonal'nykh klassov lesnykh ekosistem Severnoy Evrazii [Conceptual Model of Structural Biodiversity of the Zonal Classes of Forest Ecosystems of Northern Eurasia]. — *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 11(5): 745–756 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Korotkov I.A., Cherednikova Yu.S. 1987. Osnovnye vysochno-poyasnye podrazdeleniya lesnogo pokrova v gorakh Yuzhnoy Sibiri i ikh diagnosticheskie priznaki [The main altitudinal divisions of forest cover in the mountains of Southern Siberia and their diagnostic characteristics]. — *Chteniya pamyati V.N. Sukacheva*. P. 30–64 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Tsaregorodtsev V.G., Andreeva N.M. 2010. Lesorastitel'nye zony yuga Sibiri i sovremennoe izmenenie klimata [Forest zones of southern Siberia and modern climate change]. — *Geography and natural resources*. 2: 55–63 (In Russ.).

- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Third Edition. Philadelphia. 574 p.
- Ogureeva G.N. 1980. *Botanicheskaya geografiya Altaya* [Botanical geography of Altai]. Moscow. 192 p. (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1991. *Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Botanical-geographical zoning of the USSR]. Moscow. 78 p. (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1994. *Strukturno-dinamicheskie kategorii v rastitel'nom pokrove gornyx territoriy* [Structural-dynamic categories in the vegetation cover of mountain areas]. — *Byull. MOIP. Otd. biol.* 99(1): 76–85 (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1997. *Struktura i dinamika rastitel'nosti vysokogornyx ekosistem Mongol'skogo Altaya* [Structure and dynamics of vegetation of high-mountain ecosystems of the Mongolian Altai]. — *Arid ecosystems*. 3(6–7): 119–131 (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 2016. *Bioraznoobrazie orobiomov Severnogo Kavkaza na karte Biomy Rossii* [Biodiversity of orobiomes of the North Caucasus on the map of Biomes of Russia]. — *South of Russia: ecology, development*. 11(1): 21–34 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-21-36>
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V. 2017. *Orobiomy kak bazovye edinitsy regional'noy otsenki bioraznoobraziya gornyx territoriy* [Orobiomes as basic units of regional assessment of mountain biodiversity]. — *Ecosystems: ecology and dynamic*. 1(2): 52–81 (In Russ.).
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. *Klimat i gornye lesa Yuzhnoj Sibiri* [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk. 225 p. (In Russ.).
- Rahman I.U., Afzal A., Iqbal Z., Bussmann R.W., Alsamadany H., Calixto E.S., Shah G.M., Kausar R., Shah M., Ali N., Ijaz F. 2020. *Ecological gradients hosting plant communities in Himalayan subalpine pastures: Application of multivariate approaches to identify indicator species*. — *Ecological Informatics*. 60: 101–162.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101162>
- Río S.D., Penas Á. 2006. *Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations*. — *Plant Ecology*. 185: 269–282.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9103-x>
- Rivas-Martinez, Penas A., Diaz T.E. 2004. *Bioclimatic map of Europe, thermoclimatic belts*. Cartographic Service. University of Leon, Spain.
- Rocchini D., Luque S., Pettorelli N., Bastin L., Doktor D., Faedi N., Feilhauer H., Féret J.-B., Foody G.M., Gavish Y., Godinho S., Kunin W.E., Lausch A., Leitão P.J., Marcantonio M., Neteler M., Ricotta C., Schmidtlein S., Vihervaara P., Wegmann M., Nagerdra H. 2018. *Measuring  $\beta$ -diversity by remote sensing: A challenge for biodiversity monitoring*. — *Methods in Ecology and Evolution*. 9: 1787–1798.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12941>
- Sedel'nikov V.P. 1988. *Vysokogornaya rastitel'nost' Altai-Sayanskoy gornoy oblasti* [High mountain vegetation of the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 222 p. (In Russ.).
- Smirnova M.A., Bocharnikov M.V. 2021. *Ecosystem, vegetation and soil diversity of the mountain forest-steppe of West Altai (a case study of the Tigirek State Natural Reserve)*. — *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 908(1): 012028.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012028>
- Sochava V.B. 1979. *Rastitel'nyy pokrov na tematicheskikh kartakh* [Vegetation cover on thematic maps]. Novosibirsk. 189 p. (In Russ.).
- Sochava V.B. 1980. *Geograficheskie aspekty sibirskoy tajgi* [Geographical aspects of the Siberian taiga]. Novosibirsk. 256 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* [Guidelines for studying forest types]. Moscow. 144 p. (In Russ.).
- Tchebakova N.M., Blyakharchuk T.A., Parfenova E.I. 2009. *Reconstruction and prediction of climate and vegetation change in the Holocene in the Altai-Sayan mountains, Central Asia*. — *Environmental Research Letters*. 4: 045025.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045025>
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M. 2020. *Climate change in Russia – past, present and future*. — *In: Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11*. European Forest Institute. P. 45–52.  
<https://doi.org/10.36333/wsctu11>
- Walter H., Breckle S.-W. 1991. *Ökologische Grundlagen in globaler Sicht*. Stuttgart: G. Fischer. 586 p.



ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

CYSTOCOLEACEAE (MYCOSPHAERELLALES,  
LICHEN-FORMING ASCOMYCOTA) – НОВОЕ СЕМЕЙСТВО  
ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ КАВКАЗА

© 2024 г. И. Н. Урбанавичене<sup>1,\*</sup>, Г. П. Урбанавичюс<sup>2,\*\*</sup>

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

<sup>2</sup>Уральский федеральный университет  
пр. Ленина, 51, Екатеринбург, 620000, Россия

\*e-mail: urbanavichene@gmail.com

\*\*e-mail: g.urban@mail.ru

Поступила в редакцию 19.08.2024 г.

Получена после доработки 02.10.2024 г.

Принята к публикации 26.10.2024 г.

На территории национального парка “Приэльбрусье” в Эльбрусском районе Кабардино-Балкарской Республики впервые обнаружен представитель семейства Cystocoleaceae – новый для лихенофлоры Кавказа вид *Cystocoleus ebeneus*. Приведены полное описание и современное систематическое положение вида, данные о местообитании в национальном парке, экологических особенностях и распространении вида в России и мире.

**Ключевые слова:** *Cystocoleus ebeneus*, первое местонахождение, экология, распространение, Кабардино-Балкария, национальный парк “Приэльбрусье”, Центральный Кавказ

DOI: 10.31857/S0006813624110056, EDN: OJXNUT

В ходе краткой полевой экскурсии на территории национального парка “Приэльбрусье” в апреле 2024 г. был выявлен редкий вид *Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites из монотипного рода *Cystocoleus* Thwaites и единственного представителя семейства Cystocoleaceae Locq. ex Lücking, B.P. Hodk. et S.D. Leav. Ранее этот вид и, соответственно, род и семейство не были известны на Кавказе. До настоящего времени в России находки *Cystocoleus ebeneus* имелись в основном из горных, северных и арктических регионов от Кольского п-ова до Камчатки (Urbanavichus, 2010). Ближайшее к Кавказу местонахождение известно из провинции Трабзон в Турции (John, Breuss, 2004), в пределах России – со Среднего Урала из Пермского края (Selivanov et al., 2015). В Определителе лишайников СССР вид был известен под названием *Coenogonium nigrum* (Huds.) Zahlbr. и был указан для территории РСФСР только из Республики Карелии (Piterans, 1975).

Род *Cystocoleus* ранее рассматривали в составе семейства Teratosphaeriaceae Crous et U. Braun из порядка Capnodiales Woron. (Ruibal et al., 2009;

Urbanavichus, 2014). Но в 2017 г. было восстановлено семейство Cystocoleaceae (Lücking et al., 2017). А в 2020 г. на основе филогенетического анализа, в сочетании с морфологией и экологией, было показано, что порядок Capnodiales s. lat. является полифилетическим, представляя семь различных порядков. В связи с чем был восстановлен порядок Mycosphaerellales (Nannf.) P.F. Cannon, к которому отнесено семейство Cystocoleaceae (Abdollahzadeh et al., 2020).

Национальный парк “Приэльбрусье” образован в 1986 г. на юго-западе Кабардино-Балкарской Республики и охватывает около 1 тыс. км<sup>2</sup> и включает среднегорный и высокогорный пояса Главного Кавказского и Бокового хребтов в пределах 1400–5642 м над ур. моря. Основными поясными типами растительности национального парка являются: нивальный, субнивальный, альпийский, субальпийский, горно-лесной и горно-степной. Преобладающим типом растительного покрова являются луга. Мощный пояс хвойных лесов сменяется неширокой полосой древесно-кустарниковых редколесий, которые постепенно

переходят в пояс субальпийских, а затем и альпийских лугов.

В связи с тем, что в Определителе лишайников СССР (Piterans, 1975) были представлены неполные данные о виде *Cystocoleus ebeneus*, приводим его современное, уточненное описание.

*Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites, 1849, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, 3: 241 = *Conferva ebenea* Dillwyn, 1809, Brit. Confervae: tab. 101. = *Chroolepus ebeneus* (Dillwyn) C. Agardh, 1824, Syst. Alg.: 36. = *Racodium ebeneum* (Dillwyn) Fr., 1845, Summa Veg. Scand. 1: 122. = *Coenogonium ebeneum* (Dillwyn) A.L. Sm., 1911, Monogr. Brit. Lich. 2: 3.

= *Cystocoleus nigra* auct.p.p., non (Huds.) Hariot, 1890, J. Bot. (Morot) 4: 91 (как “*niger*”). = *Coenogonium nigrum* auct.p.p., non (Huds.) Zahlbr., 1911, Ann. Naturhist. Mus. Wien 25: 241 (рис. 1).

Таллом образует черные, рыхлые, войлочные пятна или пушистые коврики разной формы, без четкой границы, до 10 см (иногда больше) в поперечнике, состоящие из угольно-черных, блестящих, тонких, (10–)15–17(–20) мкм толщ., нерегулярно расположенных узловатых нитевидных веточек до 10 мм дл., иногда коротко разветвленных под прямым углом. Основу веточки образует фотобионт *Trentepohlia*, с клетками в длинных цепочках, окруженными плотным чехлом в виде сетки, образованной темно-коричневыми, нерегулярно извилистыми, разветвленными, короткоклеточными, грибными гифами неравномерной толщины (1–1.5(–2) мкм), с толстыми стенка-

ми с бородавчатым орнаментом. Плодовые тела и пикнидии неизвестны.

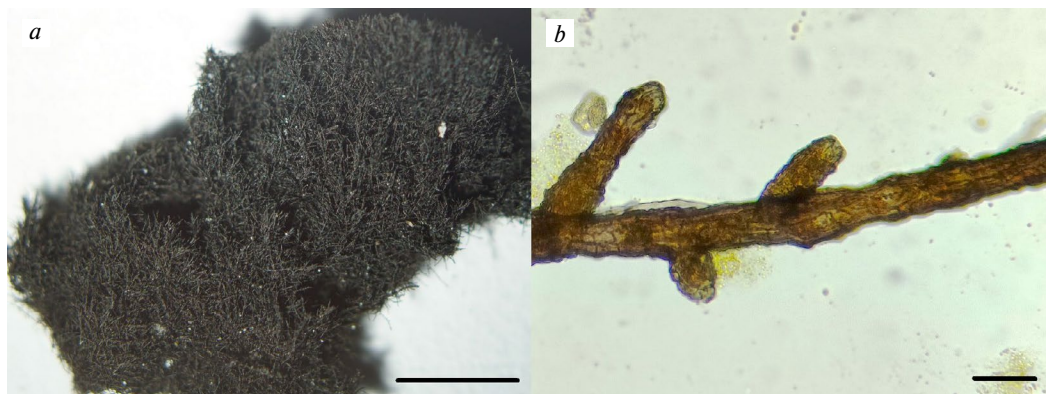
Изученные образцы: Россия, Центральный Кавказ, Кабардино-Балкарская Республика, Эльбрусский район, национальный парк “Приэльбрусье”, сосновый лес на правом берегу р. Баксан, восточнее “Поляны Нарзанов”, 43°14'47.3" с. ш., 42°34'06.9" в. д., 1950 м над ур. моря, на вертикальной поверхности большого гранитного валуна (рис. 2), 25 IV 2024 г., И.Н. Урбанавичене, Г.П. Урбанавичюс, LE-L26047. Новые вид, род и семейство для лишайнофлоры Кавказа.

Экология. Обитает на более или менее вертикальных, обычно защищенных от дождя поверхностях силикатных горных пород (редко на почве) во влажных, затененных, прохладных условиях, часто вдоль рек и вблизи водопадов. Вид нередко образует ассоциации с другими лишайниками, предпочитающими такие же условия, в том числе с видами рода *Lepraria* Ach., колониями аэрофильных водорослей и цианобактерий.

Распространение в России: Арктика, северная часть Европейской России, Урал, Кавказ, Южная и Восточная Сибирь, Дальний Восток (Urbanavichus, 2010).

Общее распространение: полярные области и горные регионы на всех континентах (Hawksworth et al., 2011).

Морфологически *C. ebeneus* практически не отличим от обитающего в аналогичных условиях



**Рис. 1.** Таллом *Cystocoleus ebeneus*: *a* – внешний вид одной дернинки; *b* – отдельная ветвь. Масштабная линейка: *a* – 2 см, *b* – 20 мкм.

**Fig. 1.** Thallus of *Cystocoleus ebeneus*: *a* – appearance of a single mat; *b* – separate branch. Scale bar: *a* – 2 cm, *b* – 20  $\mu$ m.





Рис. 2. Место обитания *Cystocoleus ebeneus* на гранитном валуне в сосновом лесу в национальном парке “Приэльбрусье”.

Fig. 2. Habitat of *Cystocoleus ebeneus* on a granite boulder in a pine forest in the Prielbrusye National Park.

вида *Racodium rupestre* Pers., неизвестного на Кавказе. *R. rupestre* также содержит в качестве фотобионта водоросль *Trentepohlia*, но имеет иное строение сеточного чехла микобионта — ровные и гладкие, не узловатые грибные гифы располагаются в правильных параллельных рядах, напоминающих кирпичную кладку (Hawksworth et al., 2011). Внешне похожие роды лишайников с нитевидным, мелкокустистым талломом, такие как *Ephebe* Fr., отличаются наличием цианобактериального фотобионта.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа И.Н. Урбанавичене выполнена в рамках плановой темы БИН РАН “История, сохранение, изучение, пополнение гербарных фондов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН” № 124020100148-3.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdollahzadeh J., Groenewald J.Z., Coetzee M.P.A., Wingfield M.J., Crous P.W. 2020. Evolution of lifestyles in Capnodiales. — *Studies in Mycology*. 95(1): 381–414. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.02.004>
- Hawksworth D.L., Santesson R., Tibell L. 2011. *Racoleus*, a new genus of sterile filamentous lichen-forming fungi from the tropics, with observations on the nomenclature and typification of *Cystocoleus* and *Racodium*. — *IMA Fungus*. 2(1): 71–79. <http://dx.doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.01.10>
- John V., Breuss O. 2004. Flechten der östlichen Schwarzmeer-Region in der Türkei (BLAM-Exkursion 1997). — *Herzogia*. 17: 137–156.
- Lücking R., Hodkinson B.P., Leavitt S.D. 2017. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota — Approaching one thousand genera. — *The Bryologist*. 119(4): 361–416. <http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>
- [Piterans] Питеранс А.В. 1975. Семейство Соегониевые. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л. С. 54–62.
- Ruibal C., Gueidan C., Selbmann L., Gorbushina A.A., Crous P.W., Groenewald J.Z., Muggia L., Grube M., Isola D., Schoch C.L., Staley J.T., Lutzoni F., Hoog G.S. 2009. Phylogeny of rock-inhabiting fungi related to Dothideomycetes. — *Studies in Mycology*. 64: 123–133. <https://doi.org/10.3114/sim.2009.64.06>
- [Selivanov et al.] Селиванов А.Е., Урбанавичюс Г.П., Шкараба Е.М., Шаяхметова З.М., Урбанавичене И.Н. 2015. Предварительный список лишайнофлоры Пермского края. Пермь. 156 с.

- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2010. Список лишайнофлоры России. СПб. 194 с.
- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2014. Систематическая классификация таксонов лишайнофлоры России. — В кн.: Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М., СПб. С. 323–352.

## CYSTOCOLEACEAE (MYCOSPHAERELLALES, LICHEN-FORMING ASCOMYCOTA), A NEW FAMILY TO THE LICHEN FLORA OF CAUCASUS

I. N. Urbanavichene<sup>1,\*</sup>, G. P. Urbanavichus<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

<sup>2</sup>Ural Federal University  
Lenin Ave., 51, Ekaterinburg, 620000, Russia

\*e-mail: urbanavichene@gmail.com

\*\*e-mail: g.urban@mail.ru

*Cystocoleus ebeneus*, was discovered for the first time in the Prielbrusye National Park in the Elbrus region of the Kabardino-Balkarian Republic. It is the species new to the Caucasian lichen flora, and the first member of the Cystocoleaceae family recorded in the Caucasus. The full description of the species and its current taxonomic position, data on its habitat in the National Park, ecological peculiarities and distribution in Russia and in the world are given.

**Keywords:** *Cystocoleus ebeneus*, first record, ecology, distribution, Kabardino-Balkarian Republic, Prielbrusye National Park, Central Caucasus

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work of I.N. Urbanavichene is carried out within the institutional research project of the Komarov Botanical Institute No. 124020100148-3.

### REFERENCES

- Abdollahzadeh J., Groenewald J.Z., Coetzee M.P.A., Wingfield M.J., Crous P.W. 2020. Evolution of lifestyles in Capnodiales. — *Studies in Mycology*. 95(1): 381–414. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.02.004>
- Hawksworth D.L., Santesson R., Tibell L. 2011. *Racoleus*, a new genus of sterile filamentous lichen-forming fungi from the tropics, with observations on the nomenclature and typification of *Cystocoleus* and *Racodium*. — *IMA Fungus*. 2(1): 71–79. <http://dx.doi.org/10.5598/ima fungus.2011.02.01.10>
- John V., Breuss O. 2004. Flechten der östlichen Schwarzmeer-Region in der Türkei (BLAM-Exkursion 1997). — *Herzogia*. 17: 137–156.
- Lücking R., Hodkinson B.P., Leavitt S.D. 2017. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota — Approaching one thousand genera. — *The Bryologist*. 119(4): 361–416. <http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>
- Piterans A.V. 1975. Semeistvo Coegoniaceae [Family Coegoniaceae]. — In: *Handbook of the Lichens of the U.S.S.R.* Vol. 3. Leningrad. P. 54–62 (In Russ.).
- Ruibal C., Gueidan C., Selbmann L., Gorbushina A.A., Crous P.W., Groenewald J.Z., Muggia L., Grube M., Isola D., Schoch C.L., Staley J.T., Lutzoni F., Hoog G.S. 2009. Phylogeny of rock-inhabiting fungi related to Dothideomycetes. — *Studies in Mycology*. 64: 123–133. <https://doi.org/10.3114/sim.2009.64.06>
- Selivanov A.E., Urbanavichus G.P., Shkaraba E.M., Shakhmetova Z.M., Urbanavichene I.N. 2015. Predvaritel'nyi spisok likhenoflory Permskogo kraja [Preliminary list of lichen flora of Perm Territory]. Perm. 156 p. (In Russ.).
- Urbanavichus G.P. 2010. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg. 194 p.
- Urbanavichus G.P. 2014. Sistematicheskaya klassifikatsiya taksonov likhenoflory Rossii [Systematic classification of taxa of lichen flora of Russia]. In: *The Lichen Flora of Russia: Biology, Ecology, Diversity, Distribution and Methods of Studying Lichens*. Moscow, St. Petersburg. P. 323–352 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***ASCLEPIAS SYRIACA* (AROSYNACEAE) –  
НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА**

© 2024 г. З. М. Асадулаев<sup>1, 2</sup>, З. И. Абдурахманова<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Горный ботанический сад – ОП ДФИЦ РАН  
ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000, Россия

<sup>2</sup>Дагестанский государственный университет,  
ул. М. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367000, Россия

\*e-mail: zagidat.abdurahmanova88@mail.ru

Поступила в редакцию 30.10.2023 г.  
Получена после доработки 15.10.2024 г.  
Принята к публикации 26.10.2024 г.

Статья содержит данные о находке ваточника сирийского *Asclepias syriaca* L. (Аросунасеае) в Европейской России, являющейся первой находкой для флоры Республики Дагестан (окрестности г. Махачкалы). Это местонахождение является крайней южной точкой распространения вида в России. Приведены морфологическая характеристика вида, сведения о видовом составе сообщества, в котором встречен *A. syriaca*, и данные о его современном распространении во вторичном ареале.

**Ключевые слова:** новый адвентивный вид, чужеродные растения, флора Дагестана

**DOI:** 10.31857/S0006813624110061, **EDN:** OJVMVG

Адвентивная флора Дагестана остается малоизученной и исследований по всему Дагестану не проводилось. В настоящее время накоплены лишь отрывочные сведения, составляются конспекты адвентивных видов, продолжается этап инвентаризации, публикуются новые находки. В настоящей статье приведены данные о произрастании *Asclepias syriaca* L. в Дагестане. Нахождение *A. syriaca* – вида, широко распространившегося как на Кавказе, так и в других регионах РФ, указывает на недостаточную изученность адвентивной флоры региона и на необходимость дальнейших детальных исследований этой группы растений в Дагестане.

*Asclepias syriaca* L. – многолетнее растение до 1.5 м высотой, с продолговато-овальными темно-зелеными листьями. Хорошо размножается не только семенами, но и корневыми отпрысками (Pobedimova, 1952; Grossheim, 1967; Teryokhina, 1998). *A. syriaca* – светолюбивый мезофит, мезотроф, многолетник с длинными, уходящими глубоко в землю горизонтальными корневищами.

В своем первичном ареале (в Северной Америке) *A. syriaca* распространен в прериях, лу-

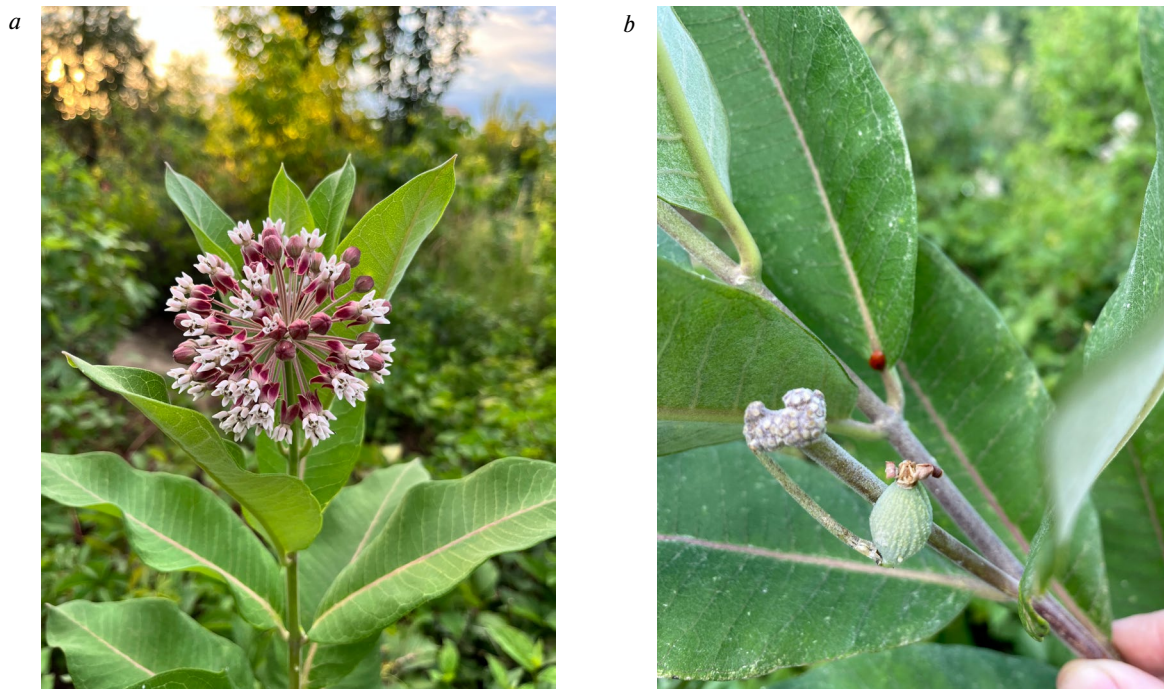
гах, полях, обочинах дорог и железных дорогах (Woodson, 1954). Растет как сорное растение около заборов, в запущенных парках. Иногда культивируется для закрепления песков и насыпей.

Во время флористических исследований, на территории закрытого коллекционного сада КФХ “Питомник” в окрестностях г. Махачкалы (пгт. Ленинкент, юго-восточная часть Терско-Сулакской низменности), 18 июня 2023 г. нами обнаружены несколько экземпляров *A. syriaca*.

*A. syriaca* на исследованном участке в 2023 г. был представлен небольшой куртиной (площадью 70 см<sup>2</sup>) из шести побегов, высотой от 0.7 до 1.52 м, и лишь у одного из них отмечалось цветение (18.06.2023) (рис. 1а) и плодоношение (18.07.2023) (рис. 1б). При наблюдении за видом в 2024 г. отмечено увеличение занимаемой им площади до 120 см<sup>2</sup>, а также возросло количество побегов до восьми штук. Число цветущих побегов возросло до трех. Семенное возобновление не отмечено.

Произрастает *A. syriaca* вместе с *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. Единично отмечены здесь также *Mentha longifolia* (L.) Huds. (3%), *Sonchus*





**Рис. 1.** *Asclepias syriaca* (общий вид).

*a* — цветок; *b* — плод, вздутая серповидная зеленая коробочка.

**Fig. 1.** *Asclepias syriaca* (appearance).

*a* — flower; *b* — fruit, swollen somewhat sickle-shaped green capsule.



**Рис. 2.** Сообщество с участием *Asclepias syriaca*.

**Fig. 2.** Community with *Asclepias syriaca*.

*arvensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski и *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. (рис. 2).

Произрастает *A. syriaca* на слабощелочных тяжелоуглинистых сильносвязных каштановых почвах мощностью 35–40 см., с содержанием гумуса 2.6% и различной степени обеспеченности питательными веществами.

*A. syriaca* происходит из Северной Америки, откуда был завезен в Европу в конце XVII века как техническая культура.

На территории бывшего СССР встречается как одичавшее натурализовавшееся растение в лесостепных и степных районах Украины, на Северном Кавказе, в Беларуси, Казахстане (Grudzinskaya et al., 2020). В СССР ваточник сирийский разводился с 1930-х годов как каучуконос. Из стеблей растений делали веревки, набивку для мебели, хохолки семян использовали вместо ваты.

В России *A. syriaca* проявляет себя как сегетальный и рудеральный вид. Согласно последним данным С.А. Сенатора и Ю.К. Виноградо-



вой (Senator, Vinogradova, 2023), вид произрастает в Центральном и Южном федеральных округах России и считается инвазионным со статусом 3 – чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях, в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полустественные и естественные сообщества.

В средней полосе России чаще всего произрастает в культуре в населенных пунктах, у дорог в Брянской (Ivenkova, 2012) Московской, Воронежской (Gubanov et al., 2004), Орловской (Khromova, 2018), Белгородской (Tokhtar, Kurskoy, 2020) областях; кое-где даже дичает, например, в Московской, Калужской и Курской областях, в Пермском крае (Deryugin et al., 2015; Bochkin, Vinogradova, 2016). Согласно электронным ресурсам GBIF.org и Plantarium.ru вид отмечен в Ивановской, Тверской, Тульской, Самарской, Рязанской, Калужской, Калининградской, Ростовской областях, в Алтайском крае и в республике Башкортостан (<https://www.gbif.org/species/3170247>; <https://www.plantarium.ru/page/view/item/4209.html>).

Первые упоминания о виде как о сорном в регионах Кавказа приведены в работе А.Х. Кушхова (Kushkhov, 1977) для Республики Кабардино-Балкария. В дикорастущем виде *A. syriaca* распространился в Ставропольском и Краснодарском крае (Bondarenko, 2001), Предкавказье (Marenchuk, 2009), Карачаево-Черкессии (Akatova et al., 2009). В современных работах С.В. Лихненко и И.Р. Манукян (Likhnenko, Manukyan, 2012) *A. syriaca* описывается как новый злостный сорняк Северной Осетии-Алании, где он широко распространен на пашнях и пастбищах. Единичными экземплярами отмечен в посевах пшеницы и кукурузы в Чеченской Республике (Makayeva, Okazova, 2016). По данным И.Н. Тимухина, Т.В. Акатовой (Timukhin, Akatova, 2002), Н.Е. Цвигун (Tsvigun, Timukhin, 2005), А.С. Зернова (Zernov, 2006) в настоящее время вид уже встречается одичало на сорных местах и произрастает по засоренным лугам и обочинам дорог в районе гг. Сочи и Майкопа. Нередко образует обширные заросли – одновидовые или с *Solidago canadensis*.

Являясь агрессивным, стойким сорняком, *A. syriaca* содержит вещества, которые токсич-

ны для скота и птицы (Anderson, 1999). Из-за негативного воздействия на аборигенную среду обитания и угрозы для сельскохозяйственных угодий, с 2017 г. этот вид регулируется Европейским союзом (ЕС) в соответствии с Регламентом № 1143/2014, в котором говорится, что на *A. syriaca* распространяются такие ограничения, как запрет на импорт, продажу, разведение и что государства-члены ЕС обязаны разработать эффективные меры управления. Согласно оценке риска *A. syriaca* для Европы инвазия этого вида представляет угрозу для стабильности нескольких типов природных экосистем в континентальном, средиземноморском и паннонском биогеографических регионах Европы (Tokarska-Guzik, Pisarczyk, 2015).

Таким образом, полученные новые данные актуальны для исследования адвентивной флоры России. *A. syriaca* распространяется главным образом семенами, которые разносятся ветром (Bhowmik, 1994). Так как обнаруженная куртина является единственной и поиски других экземпляров рядом (в приусадебных участках, в частных питомниках, на полях) пока результатов не дали, то остается предположить, что на ис-

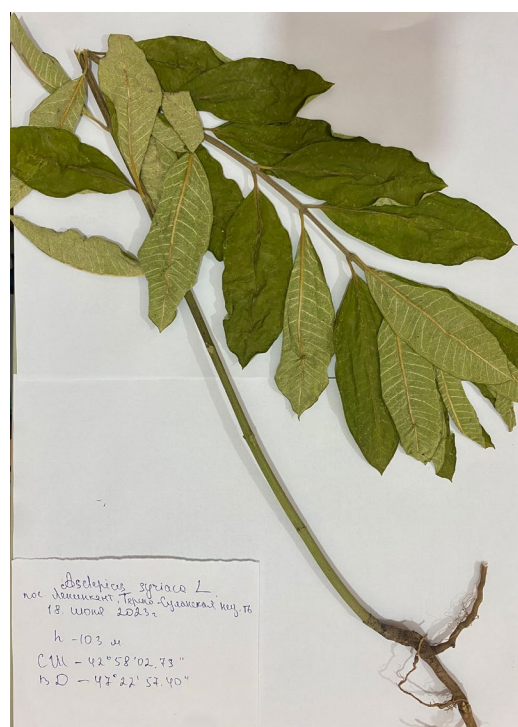


Рис. 3. Гербарный образец *Asclepias syriaca*.

Fig. 3. Herbarium specimen of *Asclepias syriaca*.

следуемой нами территории вид был занесен антропогенно. Новое местонахождение значительно удалено (более чем на 100 км) от ближайшего известного местонахождения (Чеченская Республика). Информации о культивировании *A. syriaca* в условиях Северного Кавказа (Республика Дагестан, Чеченская Республика, Ингушетия, Северная Осетия) по литературным данным и нашим исследованиям также не обнаружены.

В перспективе распространение *A. syriaca* в природных полупустынных условиях Дагестана маловероятно. В связи с потенциальной инвазионной активностью необходим контроль над распространением вида и изучение его биоэкологических и репродуктивных особенностей в условиях Дагестана в целях предотвращения его возможного негативного воздействия на природные сообщества и сельскохозяйственные угодья в будущем.

Гербарный образец вида хранится в гербарии Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (DAG) (рис. 3): *Asclepias syriaca* L. РД: пос. Ленинкент, Терско-Сулакская низменность, мезофитный луг, частный питомник; 42.967442° с.ш., 47.382611° в.д., 103 м над ур. м., 18 VI 2023, З.М. Асадулаев, З.И. Абдурахманова (DAG).

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме государственного задания № 122032300227-8 “Геоклиматические особенности распространения и описание сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов Северного Кавказа”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akatoeva et al.] Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. 2009. О распространении некоторых инвазивных видов травянистых растений на западном Кавказе. — Экологический Вестник Северного Кавказа. 5(2): 41–50.
- Anderson W.P. 1999. Perennial weeds. Characteristics and identification of selected herbaceous species. Iowa State University Press. Iowa, USA. 228 p.
- Asclepias syriaca* L. in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/390mei> accessed via GBIF.org on 2024-08-18.
- Asclepias syriaca* L. // Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/4209.html> (дата обращения: 18.08.2024)
- Bhowmik P.C. 1994. Biology and control of common milkweed (*Asclepias syriaca*). Review of Weed Science 6: 227–250.
- [Bochkin, Vinogradova] Бочкин В.Д., Виноградова Ю.К. 2016. Характеристика флоры железных дорог г. Москвы. — Вестник Пермского ун-та. Серия: Биология. 2: 89–95.
- [Bondarenko] Бондаренко С.В. 2001. Флористические находки в бассейне р. Афипс Западного Кавказа. — Бюлл. Бот. сада им. И.С. Косенко. 18: 151–156.
- [Deryugin et al.] Дерюгин Д.В., Дерюгин С.В., Сапронова С.Г. 2015. Новое местообитание *Asclepias syriaca* L. в Курской области. — Вопросы науки. 2: 46–49.
- [Ivenkova] Ивенкова И.М. 2012. Синантропные сообщества Брянской области Камаринского района. — Вестник Брянского гос. ун-та. 4(1): 90–95.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1967. Флора Кавказа. Т. VII. Л. С. 220.
- [Grudzinskaya et al.] Грудзинская Л.М., Кудабаяева Г.М., Димеева Л.А. 2020. Агрессивные виды в коллекции лекарственных растений главного ботанического сада г. Алматы (Республика Казахстан). — Раст. ресурсы. 56(4): 326–334. <https://doi.org/10.31857/S0033994620040044>
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Кисилева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2004. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. М. 520 с.
- [Khromova] Хромова Т.М. 2018. Роль интродукционной деятельности человека в распространении инвазионных видов растений. — Селекция и сорторазведение садовых культур. 5(2): 58–61.
- [Kushkhov] Кушхов А.Х. 1977. О новых сорных растениях Северного Кавказа. — Новости систематики высших растений. 14: 231–233.
- [Likhnenko, Manukyan] Лихненко С.В., Манукян И.Р. 2012. Ваточник — новый злостный сорняк на полях Северной Осетии. — Защита и карантин растений. 4: 55–56.
- [Makayeva, Okazova] Макаева А.З., Оказова З.П. 2016. Видовой состав сорных растений посевов основных полевых культур в лесостепной зоне чеченской республики. — Успехи современного естествознания. 7: 70–75.
- [Marenchuk] Маренчук Ю.А. 2009. Адвентивный элемент флоры центрального Предкавказья. — Успехи современного естествознания. 3: 50–51.
- [Pobedimova] Победимова Е.Г. 1952. Род Ваточник — *Asclepias*. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.—Л. С. 669–671.
- [Senator, Vinogradova] Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. 2023. Инвазионные растения России: результаты

- инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления. — Успехи современной биологии. 143(4): 393–402.  
<https://doi.org/10.31857/S0042132423040099>
- [Teryokhina] Терехина Т.А. 1998. *Asclepias syriaca* L. — новый вид для флоры Сибири. — Turczaninowia. 1(2): 16–17.
- [Timukhin, Akatova] Тимухин И.Н., Акатова Т.В. 2002. Инвазивные виды растений Кавказского заповедника. — В сб.: “Биоразнообразие и наблюдения за экосистемой в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике”. Новочеркасск. Вып. 16. С. 78–84.
- Tokarska-Guzik B., Pisarczyk E. 2015. Risk Assessment of *Asclepias syriaca*. — Circabc Europa. P. 1–26.
- [Tokhtar, Kurskoy] Тохтарь В.К., Курской А.Ю. 2020. Формирование инвазионного компонента флоры Белгородской области за 170 лет. — Бот. журн. 105(9): 854–860.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620090094>
- [Tsvigun, Timukhin] Цвигун Н.Е., Тимухин И.Н. 2005. Видовой состав инвазивных растений тисосамшитовой рощи. — В кн.: Проблемы защиты прав человека регионов рекреационной специализации. Сочи. С. 94–119.
- Woodson R.E. 1954. The North American species of *Asclepias* L. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 41(1): 13–21.
- [Zernov] Зернов А.С. 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М. 664 с.

## ***ASCLEPIAS SYRIACA* (APOCYNACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF DAGESTAN**

**Z. M. Asadulaev<sup>1,2</sup>, Z. I. Abdurakhmanova<sup>1,\*</sup>**

<sup>1</sup>Mountain Botanical Garden — Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (MBG DFRC RAS)

M. Gadgiev Str., 45, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367000, Russia

<sup>2</sup>Dagestan State University,

M. Gadgiev Str., 45, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367000, Russia

\*e-mail: zagidat.abdurahmanova88@mail.ru

In the vicinity of Makhachkala (altitude 103 m a. s. l., site coordinates: N 42°58'02.79"; E 47°22'57.40"), on June 18, 2023, we discovered a new alien species for the flora of Dagestan, *Asclepias syriaca* L. The species grows as part of the community of invasive species *Parthenocissus quinquefolia* (dominates up to 80%), with sparse/solitary *Mentha longifolia*, *Sonchus arvensis*, *Elytrigia repens* and *Setaria viridis*. *Asclepias syriaca* grows here on slightly alkaline, heavy loamy, highly cohesive chestnut soils. The range of the species in European Russia is outlined, where the new locality of the species in the Republic of Dagestan is the southernmost point of its distribution in Russia.

**Keywords:** *Asclepias syriaca*, new adventive species, alien species, flora of Dagestan

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

The work was carried out within the state assignment project No. 122032300227-8 “Geoclimatic features of distribution and description of communities with populations of rare and resource tree species of the North Caucasus”.

### **REFERENCES**

- Akatova T.V., Akatov V.V., Eskina T.G., Zagurnaya Yu.S. 2009. On the distribution of some invasive species of herbaceous plants in the Western Caucasus. — Ekologicheskii Vestnik Severnogo Kavkaza. 5(2): 41–50 (In Russ.).
- Anderson W.P. 1999. Perennial weeds. Characteristics and identification of selected herbaceous species. Iowa State University Press. Iowa, USA. 228 p.
- Asclepias syriaca* L. in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset.  
<https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-08-18.
- Asclepias syriaca* L. // Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide.  
<https://www.plantarium.ru/lang/en/page/view/item/4209.html> (accessed on 18 Aug 2024)
- Bhowmik P.C. 1994. Biology and control of common milkweed (*Asclepias syriaca*). Review of Weed Science 6: 227–250.

- Bochkin V.D., Vinogradova Yu.K. 2016. Characteristics of the flora of Moscow railways. — Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya. 2: 89–95 (In Russ.).
- Bondarenko S.V. 2001. Floristic finds in the river basin. Afips of the Western Caucasus. — Byul. Bot. sada im. I.S. Kosenko. 18: 151–156 (In Russ.).
- Deryugin D.V., Deryugin S.V., Sapronova S.G. 2015. New habitat of *Asclepias syriaca* L. in the Kursk region. — Vo-prosy nauki. 2: 46–49 (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1967. Flora Kavkaza [Flora of Caucasus]. Vol. VII. Leningrad. P. 220 (In Russ.).
- Grudzinskaya L.M., Kudabaeva G.M., Dimeeva L.A. 2020. Aggressive species in the collection of medicinal plants of the main botanical garden of Almaty (Republic of Kazakhstan). — Rastitel'nye resursy. 56(4): 326–334 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0033994620040044>
- Gubanov I.A., Kisileva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2004. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii [Illustrated guide to plants of Central Russia]. Vol. 3. Moscow. 520 p. (In Russ.).
- Ivenkova I.M. 2012. Synanthropic communities of the Bryansk region, Kamarinsky district. — Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta. 4(1): 90–95 (In Russ.).
- Khromova T.M. 2018. The role of human introduction activities in the spread of invasive plant species. — Seleksiya i sortorazvedenie sadovykh kul'tur. 5(2): 58–61 (In Russ.).
- Kushkhov A.Kh. 1977. About new weeds of the North Caucasus. — Novosti sistematiki vysshikh rasteniy. 14: 231–233 (In Russ.).
- Likhnenko S.V., Manukyan I.R. 2012. Milkweed — a new malicious weed in the fields of North Ossetia. — Zashchita i karantin rasteniy. 4: 55–56 (In Russ.).
- Magomedova B.M., Zalibekov M.D. 2013. Osobennosti adventivnoj drevesnoj flory Dagestana [Peculiarities of adventitious woody flora of Dagestan]. — Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 1 (39): 184–186 (In Russ.).
- Makayeva A.Z., Okazova Z.P. 2016. Species composition of weeds in the main field crops in the forest-steppe zone of the Chechen Republic. — Uspekhi sovremennogo es-testvoznaniya. 7: 70–75 (In Russ.).
- Marenchuk Yu.A. 2009. Adventive element of the flora of the central Ciscaucasia. — Uspekhi sovremennogo yes-testvoznaniya. 3: 50–51 (In Russ.).
- Pobedimova E.G. 1952. Genus Vatochnik — *Asclepias*. — In: Flora of USSR. Vol. 18. Moscow; Leningrad. P. 669–671 (In Russ.).
- Senator S.A., Vinogradova Yu.K. 2023. Invazionnye rasteniya Rossii: rezul'taty inventarizatsii, osobennosti ras-prostraneniya i voprosy upravleniya [Invasive plants of Russia: inventory results, distribution features and management issues]. — Uspekhi sovremennoi biologii. 143(4): 393–402 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0042132423040099>
- Teryokhina T.A. 1998. *Asclepias syriaca* L. — a new species for the flora of Siberia. — Turczaninowia. 1(2): 16–17 (In Russ.).
- Timukhin I.N., Akatova T.V. 2002. Invazivnye vidy rasteniy Kavkazskogo zapovednika [Invasive plant species of the Caucasus Nature Reserve]. — In: Bioraznoobra-zie i nablyudeniya za ekosistemoy v Kavkazskom gosudarstvennom prirodnom biosfernom zapovednike. No-vocherkassk. Vol. 16. P. 78–84 (In Russ.).
- Tokarska-Guzik B., Pisarczyk E. 2015. Risk Assessment of *Asclepias syriaca*. Circabc Europa. P. 1–26.
- Tokhtar V.K., Kurskoy A.Yu. 2020. Formation of the invasive component of the flora of the Belgorod region over 170 years. — Bot. zhurn. 105(9): 854–860 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620090094>
- Tsvigun N.E., Timukhin I.N. 2005. Species composition of invasive plants in the yew-boxwood grove. — In: Problemy zashchity prav cheloveka regionov rekreatsionnoy specializatsii. Sochi. P. 94–119 (In Russ.).
- Woodson R.E. 1954. The North American species of *Asclepias* L. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 41(1): 13–21.
- Zernov A.S. 2006. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza [Flora of the North-West Caucasus]. Moscow. 664 p. (In Russ.).

---

---

РЕЦЕНЗИЯ

---

---

**РЕЦЕНЗИЯ. АЧИМОВА А. РАСТИТЕЛЬНАЯ ПИЩА АЛТАЙЦЕВ.  
ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ, ДОПОЛНЕННОЕ И ИСПРАВЛЕННОЕ.  
ГОРНО-АЛТАЙСК: ЛИТЕРАТУРНО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ ДОМ  
“АЛТЫН-ТУУ”, 2023. 152 С., 101 ЦВ. ИЛЛ., ТИР. 300 ЭКЗ.  
ISBN 978-5-6048868-5-4.**

**АЧИМОВА А.А. РАСТИТЕЛЬНАЯ ПИЩА АЛТАЙЦЕВ.  
БАРНАУЛ: АРУСВАТИ, 2020. 132 С., 12 ЦВ. ИЛЛ.,  
ТИР. 150 ЭКЗ. ISBN 978-5-6040527-5-4**

© 2024 г. В. М. Доронькин<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

\*e-mail: norbo50@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.07.2024 г.  
Получена после доработки 15.10.2024 г.  
Принята к публикации 25.10.2024 г.

**Ключевые слова:** этноботаника, фитонимы, пищевые растения, национальные кухни, тюркоязычные народы, Алтай, Сибирь

**DOI:** 10.31857/S0006813624110072, **EDN:** OJQFZJ

Пища как источник существования более чем другие элементы культуры сохраняет традиционные особенности народа. Пища имеет отношение и к материальной, и к духовной жизни этноса, представляя рутинный, повседневный процесс еды, но также и ритуальный компонент праздников и обрядов религиозных и поминальных.

Первые отрывочные сведения о дикорастущих растениях, используемых алтайцами как лекарственные растения и в пищу, приводятся в работах натуралистов и естествоиспытателей, посетивших Алтай в XVIII–XIX вв. Исследования по этноботанике, как особой дисциплине в России, ведутся с XIX в. (Ippolitova, 2008; Kolosova, 2010).

Специальных работ, посвященных пищевым растениям по территории Алтая, до настоящего времени нет. Фрагментарные сведения по использованию растений в пищу на Алтае имеются у В.Л. Черепнина в работе “Пищевые растения Сибири” (Cherepnin, 1987), где автор упоминает пищевые растения всей Сибири без уточнения этнической принадлежности. Немного сведе-

ний по использованию растений в пищу имеются в работах, посвященных в основном лекарственным растениям (Vereshchagin et al., 1959; Sviridonov, 1978; Nikiforov, 1990; Namzalov, Baskhaeva, 2008 и др.). В книге А.А. Ачимовой (Achimova, 2012) обобщены этнические данные по использованию растений в различных сферах жизнедеятельности коренными жителями Горного Алтая. Сведения по использованию растений в пищу у алтайцев в книге Г.С. Рейхерт (Reichert, 2018) общи и малочисленны.

Автором книги, Алтынай Алексеевной Ачимовой, впервые обобщены сведения по использованию дикорастущих пищевых растений коренными жителями Республики Алтай, на основе которых и была подготовлена книга, вышедшая двумя изданиями (2020, 2023). Информация о растительной пище алтайцев собиралась в ходе полевых исследований и по литературным источникам. В обиходе среди местного населения используются 484 алтайских народных названия растений (фитонимов). Имеются растения, которые употреблялись на Алтае как пищевые, но этнического названия нет.

В первом издании (2020) книга состояла из введения, 2 глав (первая посвящена сведениям о химических веществах, содержащихся в растениях, во второй описаны растения по их практическому назначению, с указанием фитонимов и этносов, использующих это название для растения), а также заключения и списка литературы.

Во втором издании (2023) книга расширена и дополнена главами, посвященными истории изучения растительной пищи алтайцев, дикоросам в современной алтайской кухне, описаниям природно-климатических условий Республики Алтай, а также главой о пищевых растениях, которые употребляли тюрки в Южной Сибири. Имеется заключение, список литературы и список информаторов из местного населения, от которых были получены народные названия растений. В двух приложениях приведены рецепты алтайских традиционных блюд из растений и названия блюд алтайской национальной кухни. В обоих изданиях имеются алфавитные указатели русских, латинских и алтайских названий растений. В главах, характеризующих группы растений по степени их применения, приведены сводные таблицы. Для большинства растений представлены цветные фотографии.

Локальные традиции в хозяйственной деятельности коренных жителей формируют природно-климатические и ландшафтные области Алтая. Северные алтайцы: тубалары, чалканцы и кулиндинцы — преимущественно горно-таежные охотники-скотоводы. Алтайцы-скотоводы юга представлены теленгитами и алтай-кижи. Они живут в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Наибольшее число местных названий растений отмечено у южных алтайцев, так у алтай-кижи их 165, у теленгитов 153. У северных алтайцев — наибольшее количество фитонимов отмечено у чалканцев (107) и наименьшее у тубаларов (77).

Среди хвойных древесных пород наибольшее количество фитонимов для всех этнических групп имеют ель сибирская (*Picea obovata*) (12) и пихта сибирская (*Abies sibirica*) (11). Сосна сибирская, или кедр (*Pinus sibirica*) у алтайцев имеет 4 местных названия (одно — у алтай-кижи, по 2 — у остальных этнических групп алтайцев). Из древесных лиственных пород у крупнолистных берез на Алтае имеется всего одно общее название — “кайнын”. Среди кустарниковых пород наибольшее количество фитонимов у плодово-ягодных

растений — это боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*) (13), из 7 видов смородин, произрастающих на Алтае, наибольшее количество местных названий имеет смородина щетинистая, кислица (*Ribes hispidulum*) (13) и смородина черная (*R. nigrum*) (9).

У травянистых растений наибольшее количество фитонимов имеет лопух войлочный (*Arctium tomentosum*) (15), а также пион уклоняющийся (*Paeonia anomala*) (11) и медуница мягкая (*Pulmonaria mollis*) (11).

Считается, что в национальной кухне алтайцев нет острых приправ. Для улучшения вкуса пищи в рационе питания алтайцев большое место занимали луки. Массово собирали первое весеннее растение лук победный (*Allium victorialis*), более известный на Алтае как калба (колба), черемша (5). В центральных районах популярен лук поникающий, или слизун (*A. nutans*) (6). В середине лета и позже в пищу использовался лук косой, или горный чеснок (*A. obliquum*) (5), лук алтайский (*A. altaicum*) (8). Луковицы лука алтайского заготавливались на зиму и особо высоко ценились в довоенные и военные годы.

По данным “Определителя растений Республики Алтай” (The determinant..., 2012), на территории региона произрастает 2136 видов сосудистых растений и только 5.2% видов растений используются местным населением в пищу. Возделываемые культуры не были объектами исследования автора. В монографии приведены сведения о 112 видах дикорастущих растений из 87 родов и 44 семейств: к отделу Equisetophyta относится 1 вид, 2 вида — Polypodiophyta, 5 видов — Pinophyta, 104 вида — Magnoliophyta. Больше всего в пищу употребляли растения из семейств Rosaceae (15 видов), Fabaceae (10 видов), Grossulariaceae (8), Alliaceae (8), Lamiaceae (8). По жизненным формам среди съедобных растений больше всего представлены травянистые многолетники (59 видов), кустарники (28 видов), кустарнички и полукустарнички (10 видов). Деревьев насчитывается 7 видов, 5 из них — хвойные. По экологическим группам больше всего употребляли в пищу растения из увлажненных мест произрастания — мезофиты (67 видов), мезогигрофиты (10 видов), гигрофиты (3 вида), по одному виду представлены гидрофиты (*Trapa natans*) и галофиты (*Nitraria sibirica*). Из сухих мест — ксерофиты (24 вида) и ксеромезофиты (6 видов).



Больше всего дикорастущих пищевых растений собирали весной и летом (96 видов), осенью сырье заготавливалось меньше (16 видов). У 26 видов растений в пищу использовались плоды, у 22 видов — подземная часть (корневища, корни, луковицы), у остальных — различные вегетативные и генеративные органы. В традиционном чаепитии алтайцы используют 24 вида кустарниково-травянистых растений. Чай готовили из различных частей растений: цветков, плодов, листьев, стеблей, корневищ, семян. Наиболее известным с XIX в. является *чагирский*, или *монгольский*, чай из засохших прошлогодних черных листьев бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia*) (6). Алтайцы из северных районов добавляли к бадановому чаю для улучшения его вкусовых качеств душицу обыкновенную (*Origanum vulgare*) (6). Из травянистых растений, как крахмалоносные и хлебные растения, в обиходе применяли корневища лопуха войлочного (*Arctium tomentosum*), пиона уклоняющегося (*Paeonia anomala*), луковицы лилии кудреватой, или саранки (*Lilium pilosiusculum*) (6), кандыка сибирского (*Erythronium sibiricum*) (5).

По практическому назначению пищевые растения в книге разделены на группы: орехоплодные (1 вид), напиточные (29), плодово-ягодные (26), овощные и салатные (30), пряно-ароматические (8), крахмалоносные и хлебные (6), витаминные (4), нектароносные (4), жиромасличные (1), а также растения, используемые для квашения молока (3).

Традиционная кухня алтайцев имеет общие черты с кухней соседей — шорцев, хакасов, тувинцев. Растения, которые алтайцы употребляли в пищу и способы их переработки имеют много общего с другими тюркоязычными народами Сибири, они также имели свои национальные местные названия. В этих кухнях употреблялись кедр сибирский, кандык сибирский, лилия кудреватая, пион уклоняющийся, различные виды луков и многие другие. Как пишет автор (2023: 118): по характеру использования дикоросов алтайцы-скотоводы (теленгиты, алтай-кижи) близки к традиционным культурам тувинцев-таджинцев, таежные же алтайцы (кумандицы, чалканцы, тубалары) — с шорцами, лесными хакасами.

В последнее время на Алтае все чаще можно встретить уже в обиходе различные чаи, жевательные резинки, пряности из растительного

сырья с использованием национальных алтайских рецептов. Поэтому неслучайно изучение традиционного питания вызывает большой интерес. Вышли книги с рецептами использования дикоросов в алтайской национальной кухне (Sanashkina, 1995; Babrashev, 2014; Reichert, 2018).

В “Красную книгу Российской Федерации” (Red..., 2008) и “Красную книгу Республики Алтай” (Red ..., 2017) включено 9 видов растений, которые использовались местным населением как пищевые растения (*Allium altaicum*, *Erythronium sibiricum*, *Hedysarum theinum*, *Nitraria sibirica*, *Rheum altaicum*, *Rhodiola rosea*, *Stemmacantha carthamoides*, *Trapa natans*).

В первом издании книги (2020) в оформлении обложки использован цветной рисунок акварели алтайского художника-классика Григория Ивановича Чорос-Гуркина (1870—1937), известный под названием “Бурханистка” (рис. 1). Книга была удостоена Диплома лауреата краевого конкурса “Лучшая книга Алтая-2020” в номинации “Лучшее научное издание”, которая была издана на средства “Этнокультурного образовательного центра “АруСвати”” в рамках проекта “Кандык”.

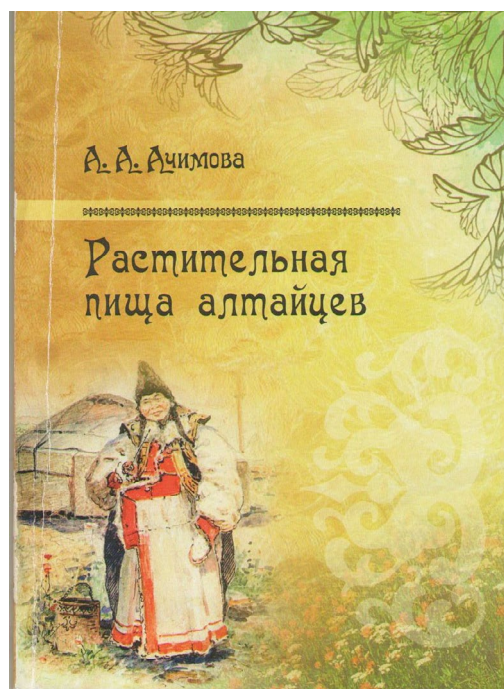


Рис. 1. Обложка книги А.А. Ачимовой “Растительная пища алтайцев” (2020).

Fig. 1. The cover of the book by A.A. Achimova “Plant food of the Altai people” (2020).

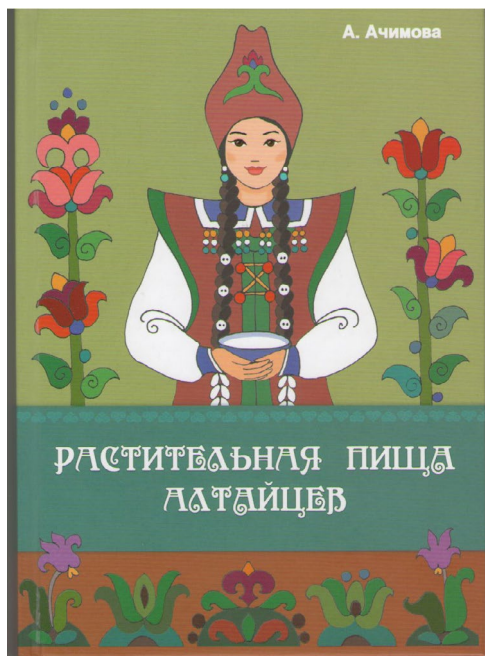


Рис. 2. Обложка книги А. Ачимовой “Растительная пища алтайцев”. 2-е издание (2023).

Fig. 2. The cover of the book by A. Achimova “Plant food of the Altai people”. 2nd edition (2023).

Обложка книги второго издания (2023) оформлена Чейнеш Барсуковой — членом Союза художников России, заслуженного художника Республики Алтай (рис. 2). Книга издана в рамках государственной программы Республики Алтай “Реализация государственной национальной политики” издательством “Литературно-издательским Домом “Алтын-Туу””. Оба издания вышли под грифом Горно-Алтайского ботанического сада Алтайского филиала ЦСБС СО РАН.

Автор книги — А.А. Ачимова, кандидат биологических наук, директор ботанического сада в поселке Камлак. Она является уникальным специалистом в изучении и распространении знаний о использовании растений в обычаях и традициях коренных жителей Горного Алтая (Achimova, Almashev, 2011; Achimova, 2012), автором первого издания “Алтайско-русского словаря животного и растительного мира Горного Алтая” (Achimova, 2007) и соавтором “Краткого иллюстрированного словаря фитонимов Республики Алтай (русско-алтайско-английско-китайский)” (Achimova et al., 2020), популяризирует национальные краеведческие этнографические материалы в школьном курсе биологии (Achimova, 2006).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290024-5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Achimova] Ачимова А.А. 2006. Использование краеведческого материала на уроках биологии (6–7 кл.): Учеб.-метод. пособие для национальных школ. Горно-Алтайск. 88 с.
- [Achimova] Ачимова А.А. 2007. Алтайско-русский словарь животного и растительного мира Горного Алтая. Ч. 1. Растения. Новосибирск. 478 с.
- [Achimova] Ачимова А.А. 2012. Растения Горного Алтая в обычаях и традициях алтайцев. Барнаул. 97 с.
- [Achimova, Almashev] Ачимова А.А., Алмашев Ч.Д. 2011. Тотемные растения Алтая. Горно-Алтайск. 51 с.
- [Achimova et al.] Ачимова А.А., Гаврилова Р.В., Кергилова Л.А. 2020. Краткий иллюстрированный словарь фитонимов Республики Алтай (русско-алтайско-аглийско-китайский). Горно-Алтайск. 151 с.
- [Babrashev] Бабрашев Э.В. 2014. Алтайская кухня. Горно-Алтайск. 136 с.
- [Cherepnin] Черепнин В.Л. Пищевые растения Сибири. 1987. Новосибирск. 186 с.
- [Ippolitova] Ипполитова А.Б. 2008. Русские рукописные травники XVII–XVIII веков: Исследование фольклора и этноботаники. М. 512 с.
- [Kolosova] Колосова В.Б. 2010. Славянская этноботаника: очерк истории. — Этноботаника: растения в языке и культуре. СПб. С. 7–30.
- [Namzalov, Baskhaeva] Намзалов Б.Б., Басхаева Т.Г. 2008. Этноботанические исследования: Справочник растений бурятской народной медицины. Улан-Удэ. 183 с.
- [Nikiforov] Никифоров Ю.В. 1990. Зеленая аптека Горного Алтая. Горно-Алтайск. 76 с.
- [Red...] Красная книга Республики Алтай (растения). 2017. Горно-Алтайск. 267 с.
- [Red...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Reichert] Райхерт Г.С. 2018. Сказание о еде сибирской. Опыт гастрономического краеведения. Новосибирск. 590 с.
- [Sanashkina] Санашкина В.Е. 1995. Алтай аш-курсак (Алтайская кухня). Горно-Алтайск. 77 с.
- [Sviridonov] Свиридонов Г.М. 1978. Полезные растения Горного Алтая. Горно-Алтайск. 230 с.
- [The determinant...] Определитель растений Республики Алтай. 2012. Новосибирск. 701 с.
- [Vereshchagin et al.] Верещагин В.В., Соболевская К.А., Якубова А.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л. 346 с.

**A REVIEW. ACHIMOVA A. PLANT FOOD OF THE ALTAI PEOPLE. 2ND ED., AUGMENTED AND CORRECTED. GORNO-ALTAYSK: LITERARY PUBLISHING HOUSE "ALTYN-TUU", 2023. 152 P., 101 COLOR FIGS., 300 COPIES. ACHIMOVA A.A. PLANT FOOD OF THE ALTAI PEOPLE. BARNaul: ARUSVATI, 2020. 132 P., 12 COLOR FIGS., 150 COPIES.**

**V. M. Doronkin<sup>1,\*</sup>**

<sup>1</sup>*Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia*

*\*e-mail: norbo50@yandex.ru*

A.A. Achimova's book "Plant food of the Altai people" (two editions) contains information on the plants used by the local population of Altai for food. There are minor indigenous peoples which are well versed in the use of plants for food. For each mentioned plant, their local names (phytonyms) are given, along with Russian and scientific Latin names, the ethnic groups that use these plants are indicated, the names of national dishes and recipes of Altai traditional plant-based dishes are given. The main chemicals contained in the plants are indicated. 112 plant species from 87 genera and 44 families of the local flora have been characterized, which are divided into groups according to their practical use: nut-bearing, beverage, fruit and berry, vegetable and salad, spice flavouring, starch-bearing and bread, vitamin-bearing, nectar-bearing, oil-bearing, plants used for milk fermentation. Vegetable and salad plants have the largest number of phytonyms. The food plants of the Turkic people of Southern Siberia have similarities in use and processing with their use by the Altaians. Recently, in the Altai there is an interest in natural local products and the production of goods based on plant raw materials using national Altai recipes. The publications were supported by the national programs of the Altai Republic. The book is illustrated with color photographs. The monograph is an annotated synopsis of the ethnoculture of the Altai people, which allows to preserve information on the roots of traditional values.

**Keywords:** ethnobotany, phytonyms, food plants, national cuisines, Turkic-speaking peoples, Altai, Siberia

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS № AAAA-A21-121011290024-5.

## REFERENCES

- Achimova A.A. 2006. The use of local history material in biology lessons (grades 6-7): Textbook-method. a handbook for national schools. Gorno-Altaysk. 88 p. (In Russ.).
- Achimova A.A. 2007. Altai-Russian dictionary of the animal and plant world of the Altai Mountains. Part 1. Plants. Novosibirsk. 478 p. (In Russ.).
- Achimova A.A. 2012. Plants of altai mountains in customs and traditions of the altains. Barnaul. 97 p. (In Russ.).
- Achimova A.A., Almashev C.D. 2011. Totemic plants of Altai. Gorno-Altaysk. 51 p. (In Russ. and Altai).
- Achimova A.A., Gavrilova R.V., Kirillova L.A. 2020. A short illustrated dictionary of phytonyms of the Altai Republic (Russian-Altai-English-Chinese). Gorno-Altaysk. 151 p. (In Russ. and Altai and Engl. and Chin.).
- Babrashev E.V. 2014. Altai cuisine. Gorno-Altaysk. 136 p. (In Russ. and Altai).
- Cherepnin V.L. 1987. Food plants of Siberia. Novosibirsk. 186 p. (In Russ.).
- Ippolitova A.B. 2008. Russian handwritten herbalists of the XVII–XVIII centuries: A study of folklore and ethnobotany. Moscow. 512 p. (In Russ.).
- Kolosova V.B. 2010. Slavic ethnobotany: an essay on history. – In: Ethnobotany: plants in language and culture. St. Petersburg. P. 7–30 (In Russ.).
- Namzalov B.B., Baskhaeva T.G. 2008. Ethnobotanical studies: Handbook of plants of Buryat folk medicine. Ulan-Ude. 183 p. (In Russ.).
- Nikiforov Yu.V. 1990. Green pharmacy of the Altai Mountains. Gorno-Altaysk. 76 p. (In Russ.).
- Red data book of nature of the Altai Republic (Plants). 2017. Gorno-Altaysk. 267 p. (In Russ.).

- Red data book of nature of the Russian Federation (Plants and Fungi). 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Reichert G. 2018. The legend of Siberian food. The experience of gastronomic local lore. Novosibirsk. 590 p. (In Russ.).
- Sanashkina V.E. 1995. Altai cuisine. Gorno-Altaysk. 77 p. (In Altai).
- Sviridonov G.M. 1978. Useful plants of the Altai Mountains. Gorno-Altaysk. 230 p. (In Russ.).
- The determinant of plants of the Altai Republic. 2012. Novosibirsk. 701 p. (In Russ.).
- Vereshchagin V.V., Sobolevskaya K.A., Yakubova A.I. 1959. Useful plants of Western Siberia. Moscow; Leningrad. 346 p. (In Russ.).