

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ  
ЯМАЛО-НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ

# **НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК**

Ямало-Ненецкого автономного округа

Выпуск № 1 (53)

(Часть 1)

**Растительность и животный мир Урала  
и Западной Сибири**

САЛЕХАРД  
2008

# НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК № 1 (53)

## Редакционная коллегия:

*С.П. Пасхальный* –

старший научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,  
кандидат биологических наук (отв. редактор)

*В.Д. Богданов* –

зам. директора ИЭРиЖ УрО РАН по науке, зав. лабораторией экологии рыб, доктор биологических наук

*Л.М. Морозова* –

старший научный сотрудник ИЭРиЖ УрО РАН, кандидат биологических наук

*Н.А. Соколова* –

научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,  
кандидат биологических наук

*Новый биологический выпуск «Научного вестника ЯНАО» включает в себе оригинальные научные работы о растительности и животном мире Урала и севера Западной Сибири.*

*В издании анализируются некоторые особенности состава, структуры и динамики растительности Полярного Урала (травяно-кустарничкового яруса, эпифитных лишеноценозов) и антропогенных местообитаний полуострова Ямал. Приводятся новые данные о фито- и зоопланктоне водоемов Западной Сибири.*

*Серия публикаций посвящена экологии рыб бассейна Нижней Оби – вопросам выживания сиговых на ранних стадиях онтогенеза, анализу эпизоотического состояния, аномалий в развитии и травматизма сиговых, особенностям покатной миграции с нерестилиц одной из рек Полярного Урала и распределения в пойменной системе молоди налима.*

*Рассмотрены проблемы развития особо охраняемых природных территорий в западной части Ямало-Ненецкого АО. Описано летнее население птиц антропогенной поймы Нижней Оби в условиях высокого и продолжительного паводка.*

*Предлагается список позвоночных животных горно-равнинной страны Урал, который призван ликвидировать пробел в отсутствии комплексного обзора фауны всей территории.*

*Сборник предназначен для специалистов-зоологов, ихтиологов, гидробиологов, геоботаников, экологов, биогеографов, краеведов, специалистов органов по охране, воспроизводству и использованию природных ресурсов, охотничьего и рыбного хозяйства.*

**ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА  
В ИСКУССТВЕННО СОЗДАНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ  
(ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ)**

*Н.И. Андреяшкина*

*Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской академии наук,  
ул. 8 Марта 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: nell-a@yandex.ru*

В последние десятилетия территория полуострова Ямал испытывает не только высокие пастбищные нагрузки, но и подвергается интенсивному промышленному освоению, что приводит к серьезным нарушениям многих природных комплексов. Выработка карьеров и строительство насыпных дорог, как и многие другие виды механических воздействий, неизбежно ведут к утрате флористического и ценотического разнообразия. Поэтому конкретные данные по оценке естественного формирования растительного покрова в искусственно созданных местообитаниях представляют несомненный интерес.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Летом 2006 г. на территории Бованенковского газоконденсатного месторождения проведены полевые работы по оценке естественного формирования растительного покрова в искусственно созданных в последние десятилетия местообитаниях — на карьере и насыпной дороге.

Район исследований расположен в подзоне субарктических тундр, в полосе типичных тундр (Андреяшкина, Пешкова, 1995). Растительность формируется в условиях низменной пологой холмистой равнины (абсолютные отметки 1-35 м над уровнем моря) с развитой гидрографической сетью. Режим увлажнения — один из ведущих факторов среды, обуславливающих как структуру, так и смену растительных сообществ в пространстве. Наряду с тундровым типом растительности широко представлены заросли кустарников (ивняки) и болота.

В качестве объектов исследований взяты

растительные сообщества, формирующиеся на территории карьера №3, а также на откосах (и их шлейфах) подъездной к нему дороге. Описание дорожных группировок (западной экспозиции) выполнено на 3-х площадках, каждая из которых размером 10x5 м. На карьере в пределах каждой выработки заложено не менее 30 площадок размером 3x3 м. Для сравнения приведена также характеристика состава и структуры исходного покрова (в каждом местообитании использованы квадраты 10x10 м).

Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Выделение экологических групп сосудистых растений выполнено по Н.А. Секретаревой (2004), мхов — по Г.В. Железновой (1994), географических групп сосудистых растений — по О.В. Ребристой (1977). Сходство флористического состава сосудистых растений на разных участках оценивали с помощью коэффициента Серенсена ( $K_c$ ). Материалы могут быть использованы в будущем для целей мониторинга.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Территория исследуемого карьера №3 расположена на водоразделе, который сложен в основном песчаными породами. Большая часть поверхности таких водоразделов исходно покрыта кустарничково-мохово-лишайниковыми полигональными тундрами. Данный тип тундр характеризуется наличием полигонов (диаметром 10-20 м) и неглубоких ложбинок. На полигонах между пятнами песчаного грунта хорошо выражен бугорковатый нанорельеф (бугорки высотой 5-20 см и диаметром до 0,5 м). Ерник (*Betula nana*) произрастает обычно

между бугорками небольшими куртинками. Травяно-кустарничковый ярус развит слабо (проективное покрытие 20%, высота 5-10 см). Кустарнички (sp-cop<sub>1</sub> – *Salix nummularia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*) прижаты к поверхности мохово-лишайниковой дернины. Из травянистых растений наиболее заметны (sp) *Carex arctisibirica* и *Hierochloa alpina*. В живом напочвенном покрове доминируют малоценные в кормовом отношении лишайники (*Ochrolechia frigida*, *Bryocaulon divergens*, *Sphaerophorus globosus*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Thamnolia vermicularis* и др.), покрытие которых может достигать 70%. Среди мхов, общее проективное покрытие которых не превышает 10%, встречаются ксеромезофиты – *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, мезофиты – *Dicranum elongatum*, *Hylocomium splendens*, гигромезофиты – *Polytrichum strictum* и гигрофильный печеночник *Ptilidium ciliare*. В ложбинках между полигонами хорошо развит как травяно-кустарничковый ярус, так и моховой покров, в котором преобладает гигромезофильный *Aulacomnium turgidum*. Доминирование лишайников позволяет отнести данные местообитания к относительно сухим.

По пологим склонам изредка встречаются ерниковые травяно-кустарничково-моховые пятнисто-бугорковатые тундры (антропогенный вариант ерниковых кустарничково-лишайниково-моховых тундр), описание которых будет дано ниже.

В более влажных местообитаниях – плоские и слабовыпуклые поверхности – распространены с ярко выраженным «отравлянием» кустарничково-лишайниково-моховые с ивой и ерником пятнисто-бугорковатые тундры. Пятна грунта занимают до 20% площади. Кустарнички *Betula nana* и *Salix glauca* растут отдельными куртинками высотой до 20 см. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 50-70%, высота до 10 см) преобладают злаки (cop<sub>1-2</sub> – *Calamagrostis holmii*, sp-cop<sub>1</sub> – *Poa arctica*), осоки (cop<sub>1</sub> – *Carex arctisibirica*) и кустарнички: cop<sub>1</sub> – *Salix nummularia*, *S. po-*

*laris*, sp-cop<sub>1</sub> – *Vaccinium vitis-idaea*. Среди малообильных видов отмечены пушицы – *Eriophorum scheuchzeri*, *E. polystachion*. В почти сплошном моховом покрове хорошо развиты гигромезофиты – *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum* и мезофиты – *Dicranum spadicum*, *Hylocomium splendens*, встречается печеночник *Ptilidium ciliare*. Покрытие лишайников (*Peltigera aphthosa*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis* и др.) не превышает 20%.

Большие площади заняты песчаными раздувами, на которых наиболее заметны куртины щучки (*Deschampsia borealis*), мятлика (*Poa alpigena*) и некоторых видов разнотравья (*Tanacetum bipinnatum*, *Artemisia tilesii*, *Rumex graminifolius*, *Cerastium arvense*). Здесь же местами обитают, привлекая внимание своей красотой, арника Ильина (*Arnica iljinii*), кастиллея арктическая (*Castilleja arctica*), незабудка азиатская (*Myosotis asiatica*), кострец вогульский (*Bromopsis vogulica*), синюха северная (*Polemonium boreale*).

На многих участках в результате интенсивного выпаса оленей коренная тундровая растительность трансформирована в травяно-кустарничковые группировки с пятнами мхов и лишайников (общее проективное покрытие варьирует от 10 до 50%). Аналогичные группировки, но с более богатым видовым составом сосудистых растений (до 30 видов) и более высоким проективным покрытием (до 60-80%), произрастают на солифлюкционных склонах. Здесь из кустарничков доминируют ивы (cop<sub>1-2</sub> – *Salix polaris*, *S. arctica*), а среди травянистых растений заметно участие (sp-cop<sub>1</sub>) таких видов, как *Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina*, *Bistorta vivipara*, *Tanacetum bipinnatum*, *Saxifraga cernua*, *Rubus arcticus*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Equisetum arvense*. Покров песчаных водоразделов в целом флористически разнообразен, причем хорошо представлены как кустарнички, так и многие виды травянистых растений (табл. 1).

Таблица 1

Сводный список основных видов сосудистых растений, встречающихся на песчаных водоразделах (В) и в искусственно созданных местообитаниях — отсыпная дорога (Д), карьер (К)

Экологические группы	Названия растений	Географические группы											
		Арктическая			Арктоальпийская			Гипоарктическая			Бореальная		
	Участки	В	Д	К	В	Д	К	В	Д	К	В	Д	К
Эвритопы	<i>Salix glauca</i>							+	+	-			
	<i>Betula nana</i>							+	-	-			
	<i>Vaccinium uliginosum</i>							+	-	-			
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>							+	-	-			
	<i>Ledum decumbens</i>							+	-	-			
	<i>Alopecurus alpinus</i>	-	+	+									
	<i>Trisetum spicatum</i>				+	-	-						
	<i>Luzula parviflora</i>							-	-	+			
	<i>Saxifraga cernua</i>				+	-	+						
	<i>Bistorta vivipara</i>				+	+	+						
	<i>Polemonium acutiflorum</i>							+	+	+			
	<i>Myosotis asiatica</i>				+	+	-						
<i>Valeriana capitata</i>							-	-	+				
<i>Nardosmia frigida</i>							-	+	+				
Мезоксерофиты	<i>Luzula confusa</i>				+	+	+						
	<i>Polygonum laxmannii</i>							+	-	-			
	<i>Cerastium arvense</i>										+	-	-
	<i>Dianthus repens</i>							+	-	-			
	<i>Gastrolychnis apetala</i>				+	-	+						
	<i>Thymus reverdattoanus</i>							+	-	-			
Ксеромезофиты	<i>Salix nummularia</i>				+	-	-						
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>							+	-	-			
	<i>Arctous alpina</i>				+	-	-						
	<i>Bromopsis vogulica</i>	+	-	-									
	<i>Calamagrostis lapponica</i>							+	+	+			
	<i>Festuca ovina</i>										+	-	+
	<i>Hierochloe alpina</i>				+	+	+						
	<i>Rumex graminifolius</i>	+	-	-									
	<i>Eremogone polaris</i>	+	-	-									
	<i>Armeria scabra</i>	+	-	+									
	<i>Polemonium boreale</i>	+	-	-									
	<i>Arnica iljii</i>								+	-	-		
<i>Castilleja arctica</i>	+	-	-										
<i>Campanula rotundifolia</i>											+	-	-
<i>Tanacetum bipinnatum</i>								+	+	+			
Мезофиты	<i>Salix arctica</i>	+	-	-									
	<i>Dryas octopetala</i>				+	-	-						
	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>										-	-	+
	<i>Deschampsia borealis</i>	+	+	+									
	<i>Festuca richardsonii</i>				+	-	-						
	<i>F. rubra</i>										+	+	+
	<i>Poa alpigena</i>	+	+	+									
	<i>P. arctica</i>	+	+	+									
	<i>P. compressa</i>												
	<i>P. pratensis</i>										-	+	-
	<i>Carex arctisibirica</i>	+	+	+							-	+	+
	<i>Bistorta major</i>							-	+	-			
	<i>Stellaria peduncularis</i>							+	-	+			
	<i>Cerastium jenisejense</i>										+	-	-
	<i>Ranunculus borealis</i>							-	+	-			
	<i>Cochlearia arctica</i>	-	-	+									
	<i>Draba hirta</i>										-	-	+
	<i>Rubus arcticus</i>	+	-	+									
	<i>Astragalus subpolaris</i>	+	-	-									
	<i>Hedysarum arcticum</i>	+	-	-									
<i>Oxytropis sordida</i>	+	-	-										
<i>Antennaria villifera</i>				+	-	-							
<i>Artemisia tilesii</i>	+	+	+										
<i>Tripleurospermum hookeri</i>	-	+	+										
<i>Equisetum arvense</i>											+	+	+

Экологические группы	Названия растений	Географические группы											
		Арктическая			Арктоальпийская			Гипоарктическая			Бореальная		
Участки		В	Д	К	В	Д	К	В	Д	К	В	Д	К
Гигро-мезофиты	<i>Salix polaris</i>				+	+	+						
	<i>Puccinellia angustata</i>	-	-	+									
	<i>Oxyria digyna</i>				+	-	-						
	<i>Pachypleurum alpinum</i>				+	-	-						
Мезо-гигрофиты	<i>Salix reptans</i>	-	-	+									
	<i>Arctagrostis latifolia</i>	+	+	+									
	<i>Calamagrostis holmii</i>	+	+	+									
	<i>C. neglecta</i>										+	-	+
	<i>Phippsia concinna</i>	-	+	+									
	<i>Luzula wahlenbergii</i>	-	+	+									
	<i>Juncus biglumis</i>				+	+	-						
	<i>Eriophorum vaginatum</i>							-	+	-			
	<i>Saxifraga foliosa</i>				-	+	+						
	<i>Rubus chamaemorus</i>							+	-	+			
	<i>Pedicularis oederi</i>				+	-	-						
<i>Senecio atropurpureus</i>	+	-	+										
Гигрофиты	<i>Arctophila fulva</i>	-	+	+									
	<i>Carex concolor</i>	+	+	+									
	<i>Eriophorum polystachion</i>										+	+	+
	<i>E. scheuchzeri</i>				+	+	+						
	<i>E. medium</i>							-	+	+			
	<i>Rumex arcticus</i>	-	-	+									
	<i>Ranunculus hyperboreus</i>	-	-	+									
	<i>Senecio congestus</i>	-	-	+									
<i>Equisetum palustre</i>										-	-	+	

В районе карьера №3 обследована дорога, отсыпанная местным грунтом по тундровой растительности, зарослям кустарников и гипновому болоту.

Ерниковая травяно-кустарничково-моховая пятнисто-бугорковатая тундра приурочена к пологому склону гривы с песчаными породами (около 23 м над уровнем моря). Рельеф бугорковатый (бугорки диаметром 0,5-1 м и высотой до 20 см). Пятна грунта занимают около 10-20% поверхности. Ерник с примесью ивы *Salix glauca* произрастает крупными пятнами (сомкнутость 0,3-0,5, высота 20 см). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 30-50%) наиболее обильны (сор<sub>1</sub>) вейник (*Calamagrostis lapponica*) и осока (*Carex arctisibirica*) высотой 15 см, а также кустарнички: сор<sub>1-2</sub> – *Vaccinium vitis-idaea* и sp-сор<sub>1</sub> – *Salix polaris*, *Ledum decumbens*. С меньшим обилием встречаются другие виды: sp – *Empetrum hermaphroditum*, *Salix nummularia*, *Equisetum*

*arvense*, sol-sp – *Hierochloa alpina*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Bistorta vivipara*, *Luzula confusa*, *Senecio atropurpureus*. Напочвенный покров сформирован в основном гигромезофильными (сор<sub>1-2</sub> – *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum*), мезофильными (сор<sub>1</sub> – *Dicranum acutifolium*) и ксеромезофильными (sp-сор<sub>1</sub> – *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum hyperboreum*) мхами, присутствует также гигрофильный печеночник *Ptilidium ciliare*. Проективное покрытие лишайников (*Peltigera aphthosa*, *Thamnolia vermicularis*, *Flavocetraria cucullata*) не превышает 5%.

На участке дороги, проложенной по ерниковой тундре, на откосе песчаной насыпи шириной до 3 м представлена хвощово-злаковая группировка с проективным покрытием 10-20%. Наиболее часто встречаются: sp-сор<sub>1</sub> – *Deschampsia borealis*, *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis holmii*, *C. lapponica* и местами – *Equisetum arvense*. Обнаружены еди-



ничные побеги *Salix glauca* семенного происхождения и фрагменты куртинок *Salix polaris*. Присутствуют другие злаки (*Alopecurus alpinus*, *Hierochloa alpina*, *Festuca rubra*, *Poa arctica*, *Phippsia concinna*), осока (*Carex concolor*), пушица (*Eriophorum scheuchzeri*), ситник (*Juncus biglumis*) и некоторые виды разнотравья (*Tanacetum bipinnatum*, *Tripleurospermum hookeri*, *Bistorta vivipara*, *B. major*). На шлейфе откоса шириной до 2 м сформированы пестрые по составу группировки – пушицево (*Eriophorum polystachion*)-злаковые (*Arctagrostis latifolia*) и осоково (*Carex arctisibirica*)-злаковые (*Calamagrostis holmii*, *C. lapponica*, *Poa arctica*) – с более высоким проективным покрытием (50%), встречаются также засыпанные песком куртины ерника.

Ивняк злаково-разнотравно-хвощово-моховой произрастает на пологом склоне невысокой гряды с супесчаными породами (около 21 м над уровнем моря). Кустарниковый ярус (*Salix lanata* и *S. glauca* с примесью *Betula nana*, *Salix reptans*) имеет высоту 0,3-0,7 м и сомкнутость 0,3-0,7. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе (покрытие не превышает 30%) преобладают: сор<sub>1</sub> – *Equisetum arvense*, sp-сор<sub>1</sub> – *Calamagrostis neglecta*, *Poa alpigena* и *Pyrola grandiflora*. Встречаются также: sp – *Alopecurus alpinus*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *Eriophorum polystachion*, *Rubus chamaemorus*, *Valeriana capitata*, *Ranunculus borealis*, *Stellaria peduncularis*, *Polemonium acutiflorum*, *Myosotis asiatica*, *Nardosmia frigida*, *Pedicularis oederi*, *Salix polaris*. В напочвенном покрове (покрытие 30-50%) главную роль играют мезофильные и гигрофильные зеленые мхи (соответственно сор<sub>1-2</sub> – *Hylocomium splendens* и *Aulacomnium palustre*), изредка представлены сфагны (*Sphagnum* spp.) и пятна лишайников (*Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*).

На участке дороги, проложенной по ивняку, на откосе песчаной насыпи шириной до 2 м развита злаково-хвощовая (сор<sub>1-2</sub> – *Equisetum arvense*, сор<sub>1</sub> – *Calamagrostis holmii*, sp-сор<sub>1</sub> – *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *Festuca rubra*) группировка с проективным покрытием 50-70%. Здесь же выявлены единичные особи

полыни Тилезиуса (*Artemisia tilesii*) и побеги ивы семенного происхождения. На шлейфе откоса шириной до 3 м между засыпанным песком куртинами ивы представлена хвощово-осоково-пушицевая (сор<sub>1</sub> – *Eriophorum polystachion*, *Carex concolor*, sp-сор<sub>1</sub> – *Equisetum arvense*) группировка с проективным покрытием 30%, в которой изредка встречаются другие травянистые растения: sp. – *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Polemonium acutiflorum*, *Myosotis asiatica*, *Nardosmia frigida*, *Ranunculus borealis*, *Bistorta vivipara*. В коренном ивняке местами под покровом зеленых мхов (т.е. на поверхности органогенных горизонтов почвы) выражен слой песчаного субстрата мощностью 2–3 см.

Пушицево-осоково-гипновое болото занимает низкую и обводненную поверхность приозерной долины (около 10 м над уровнем моря). Травостой высотой до 50 см (покрытие 60%) представлен в основном сор<sub>1-2</sub> – *Carex concolor*, sp-сор<sub>1</sub> – *Eriophorum polystachion*, *Dupontia psilosantha* и *Comarum palustre*. Произрастают также: sol-sp – *Eriophorum medium*, *Arctophila fulva*, *Cardamine dentata*, *Polemonium acutiflorum*, *Epilobium palustre*, *Caltha arctica*, *Betula nana*. В моховом покрове господствуют гипновые (*Drepanocladus* sp., *Calliergon* sp.) мхи.

На участке дороги по пушицево-осоково-гипновому болоту откос песчаной насыпи шириной 5 м в верхней части покрыт (до 50%) разными травянистыми группировками. Большую часть площади занимают куртины с доминированием одного из трех видов злаков (сор<sub>1-2</sub> – *Festuca rubra*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*) и примесью других растений – *Tripleurospermum hookeri*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum arvense*. В нижней части откоса на фоне почти сплошного покрова (70%) хвоща полевого единично встречаются кроме перечисленных выше видов растений, *Eriophorum polystachion*, *E. medium*, *Carex concolor*, *Ranunculus borealis*. При переходе к коренной растительности (шлейф откоса) выражена полоса водной поверхности шириной до 2 м с осоково-пушицево-арктофиловыми зарослями.

Для оценки естественного формирования растительного покрова на территории карьера №3 взято два участка (диаметром до 100-150 м и глубиной до 5-7 м), которые были выработаны около 15-20 лет тому назад.

На первом участке травянистые группировки (30 видов) занимали около 50% площади. Группировки, в свою очередь, характеризовались разным видовым составом и проективным покрытием. На стенках данной выработки представлена хвощово-разнотравно-злаковая группировка, причем в верхней более крутой и сухой части пятнами произрастали *Festuca rubra*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *Poa arctica* и *P. alpigena*, *Hierochloa alpina*, *Luzula wahlenbergii*, *Tripleurospermum hookeri*, *Artemisia tilesii*, *Eriophorum medium*, *Equisetum arvense* (общее покрытие 30%), а в нижней более пологой и влажной части встречались и многие другие виды сосудистых растений (*Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Phippsia concinna*, *Arctophila fulva*, *Carex concolor*, *Bistorta vivipara*, *Polemonium acutiflorum*, *Nardosmia frigida*, *Rubus chamaemorus*, *Stellaria peduncularis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Draba hirta*, *Salix polaris*, *S. reptans*) с пятнами мхов — *Polytrichum hyperboreum*, *Bryum* sp., *Pohlia nutans* (общее проективное покрытие 50–70%).

Растительность дна выработки крайне неравномерна и неоднородна по составу. Хвощово-злаковая группировка (покрытие 10–30%) приурочена к невысоким песчаным буртам. На бугристой с колеями поверхности, в зоне бывших дорог, сформированы крупные куртины из *Deschampsia borealis* и *Artemisia tilesii* с примесью других видов (*Rumex arcticus*, *Valeriana capitata*) и пятнами политриховых мхов (общее проективное покрытие 50%). Самые низкие (местами обводненные) поверхности дна выработки заросли пушицей (*Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*) и арктофилой, встречались также некоторые виды разнотравья (*Tripleurospermum hookeri*, *Senecio congestus* и *Saxifraga foliosa*). Центральная часть выработки заполнена водой.

На втором участке травянистыми группировками (27 видов) занято около 30% площади. Крутые верхние части стенок выработки

покрыты разнотравно-злаковой (5–10%), а пологие нижние части — разнотравно-злаково-хвощовой или пушицево (*Eriophorum scheuchzeri*)-злаково-хвощовой с пятнами мхов группировками, общее проективное покрытие в которых достигало 80% благодаря высокому обилию хвоща полевого. Поверхность заброшенной дороги заросла крупными кочками щучки северной с примесью других видов (покрытие до 30%). В центральной выровненной и сильно увлажненной части дна выработки отмечены единичные побеги 6 видов (*Tripleurospermum hookeri*, *Senecio congestus*, *Deschampsia borealis*, *Phippsia concinna*, *Puccinellia angustata*, *Ranunculus hyperboreus*), а на самых низких уровнях, где стояла вода, господствовала арктофила.

Хорошая аэрация позволяет видам разной экологии (табл. 1) успешно колонизировать минеральный субстрат, которым отсыпают дороги в районе Бованенковского газоконденсатного месторождения. Откосы насыпи зарастают преимущественно мезофильными злаками (*Deschampsia borealis*, *Calamagrostis holmii*, *Festuca rubra*) и хвощом полевым. На шлейфах откосов во влажных (ивняк) и сырых (болото) местообитаниях наиболее обильны гигрофильные осоки и пушицы.

Песчаный субстрат «наплывает» на коренную растительность не более чем на 3 м, т.е. замена коренной растительности на производную вдоль насыпных дорог носит линейный характер. На откосах (и их шлейфах) насыпной дороги поселяются виды растений, представленные или не представленные в составе прилегающих к дороге сообществ. Наибольшее флористическое сходство проявилось между группировками дороги и ивняка, по которому она проходит ( $K_c=58\%$ ), наименьшее — между группировками дороги, проложенной по болоту, и растительностью этого болота ( $K_c=28\%$ ). Для тундрового сообщества и дорожных группировок  $K_c=47\%$ . Группировки дороги, проложенной по болоту, в равной мере сходны с группировками дороги, проходящей через тундру и ивняк ( $K_c=50\%$ ). Коэффициент сходства между группировками дорог, окруженных тундрой и ивняком также



достаточно велик ( $K_c=55\%$ ). При этом общими для всех названных группировок являются всего 6 видов (*Equisetum arvense*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *Festuca rubra*, *Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*), что говорит о своеобразии их видового состава.

Нельзя исключать также возможность заноса жизнеспособных зачатков растений с грунтами, изъятymi с карьера. Действительно, между группировками насыпной дороги и исходными сообществами песчаных водоразделов  $K_c=46\%$ , причем 19 из 22 общих видов сосудистых растений зарегистрированы и на карьере.

Структура и видовой состав формирующейся на карьере растительности (табл. 1) очень пестрые в связи с разнообразием искусственно созданных микроэкопотов. На втором участке группировки растений, приуроченные к верхним склоновым поверхностям и заброшенным дорогам данной выработки, характеризуются меньшим проективным покрытием, что, скорее всего, связано с разным возрастом выработок.

На карьере, как и на откосах насыпной дороги, формируются травянистые группировки. Из кустарничков встречаются только небольшие фрагменты куртинок *Salix polaris*, а из кустарников присутствуют единичные побеги ивы семенного происхождения. Мхи представлены в незначительной степени. Лишайники не обнаружены. В целом, при

формировании вторичных сообществ происходит обеднение флористического состава. Среди сосудистых растений чаще встречаются влаголюбивые виды (табл. 2) и заметно выше участие арктических видов (табл. 3), что указывает на иную экологическую обстановку по сравнению с исходной.

Крайне бедный питательными веществами песчаный субстрат зарастает медленно. Так, по сравнению с начальной стадией формирования травянистой растительности (Ребристая и др., 1993) на исследуемых участках карьера, отработанных около 15-20 лет тому назад, число видов сосудистых растений возросло вдвое. Однако только 30-50% их площади занято группировками с крайне неравномерным проективным покрытием (5-70%), причем относительно сомкнутые сообщества формируются только в условиях достаточного или обильного увлажнения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате строительства насыпных дорог и выработки карьеров происходит замена исходной растительности на производную, флористически более бедную. Состав травянистых группировок, формирующихся на откосах (и их шлейфах) насыпных дорог, определяется как окружающими сообществами ( $K_c=28-58\%$ ), так и исходными сообществами песчаных водоразделов, с которых

Таблица 2

### Экологические спектры сосудистых растений

Участки	Число видов	Экологические группы, %						
		1	2	3	4	5	6	7
Водораздел	61	16.4	9.8	24.6	27.9	4.9	11.5	4.9
Дорога	35	17.1	2.9	8.5	34.3	2.9	20.0	14.3
Карьер	48	14.6	4.2	10.4	29.2	4.2	18.7	18.7

Примечание. 1 – эвритофы, 2 – мезоксерофиты, 3 – ксермезофиты, 4 – мезофиты, 5 – гигро-мезофиты, 6 – мезогигрофиты, 7 – гигрофиты.

Таблица 3

### Географические спектры сосудистых растений

Участки	Число видов	Географические группы, %			
		арктическая	арктоальпийская	гипоарктическая	бореальная
Водораздел	61	32.8	31.1	24.6	11.5
Дорога	35	37.1	28.6	20.0	14.3
Карьер	48	45.8	18.8	18.8	16.6

вывозится минеральный субстрат ( $K_c=46\%$ ). Для группировок карьера и исходной растительности коэффициент сходства достаточно велик ( $K_c=51\%$ ). Искусственно созданные песчаные местообитания зарастают видами местной флоры (всего обнаружено 55 видов), что характерно для подзоны субарктических тундр. Однако процесс формирования покрова протекает крайне медленно и, как отмечают многие авторы, определяется, главным образом, условиями увлажнения субстрата.

### ЛИТЕРАТУРА

- Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. 1995. Субарктические тундры // Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ «Наука»: 188-201.
- Железнова Г.В. 1994. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб: Наука: 1-149.
- Ребристая О.В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука: 1-334.
- Ребристая О.В., Хитун О.В., Чернядьева И.В. 1993. Техногенные нарушения и естественное восстановление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр полуострова Ямал // Ботан. журн., т. 78 (3): 122-135.
- Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК: 1-129.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: 1-992.

**ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ТУНДРОВЫХ И ЛЕСОТУНДРОВЫХ (НИЖНИЕ ЯРУСЫ) СООБЩЕСТВ В ЭКОТОНЕ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ**

*Н.И. Андреяшкина, Н.В. Пешкова, С.Г. Шиятов*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: nell-a@yandex.ru*

На восточном макросклоне Полярного Урала в экотоне верхней границы древесной растительности в результате потепления климата в течение последних 80-90 лет происходила интенсивная смена сообществ в направлении от тундры к сомкнутому лесу и увеличение облесенности территории (Шиятов и др., 2005). Получена информация по оценке изменений в составе, структуре, продуктивности и пространственном распределении древесных сообществ, причем объектом исследования был древостой (Шиятов, Мазепа, 2002). Опубликованы также материалы по составу и структуре лиственничных (*Larix sibirica*) редин, редколесий, лесов и тундровых сообществ с одиночно растущими деревьями на постоянном профиле, заложенном в районе горы Черной (Шиятов и др., 2006). В настоящей работе дана оценка изменениям, которые выявлены в структуре лесотундровых (нижние ярусы), а также тундровых сообществ за последние 40 лет на этом же постоянном профиле.

**ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**

Профиль (длиной 860 м и шириной 80 м) был заложен С.Г. Шиятовым в 1960-62 гг. на юго-восточном склоне сопки 312,8, вершина которой расположена в 4 км к востоку от горы Черной, и ориентирован по направлению преобладающих ветров от тундры (265 м над уровнем моря) до сомкнутых лесов (190 м над уровнем моря). Профиль был разбит на квадраты (пробные площади) размером 20x20 м. Квадраты со сходным растительным покровом объединены, в свою очередь, в выделы, границы которых были нанесены на план профиля в М 1:100 (см. Шиятов и др., 2006).

Геоботанические описания были выполнены в течение вегетационного сезона 1962 г. и

повторно в первой половине августа 2002 г. На некоторых выделах в 2002 г. описано только по 3 пробных площади, что, в целом, привело к некоторой недооценке флористического богатства (не учтены, главным образом, очень редкие виды). На каждом выделе проведен глазомерный учет проективного покрытия – общего (ОПП) и по ярусам (ПП) – и определено относительное обилие (по шкале Друдэ) отдельных видов сосудистых растений и мхов. Но так как эти оценки в значительной степени субъективные, в каждом сообществе особое внимание уделяли количественным соотношениям между видами или группами видов, которые придавали ему определенную физиономичность и наиболее полно отражали его структуру.

Сообщества были ранжированы по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа. Согласно С.Г. Шиятову (1965), выделено 5 типов местообитаний (сухие, с переменным увлажнением, влажные, с обильным проточным увлажнением и сырые в течение вегетационного сезона) и дополнительно в процессе работы выявлен 6-й тип – умеренно влажные. О характере условий увлажнения местообитаний судили по соотношению экологических групп видов сосудистых растений и мхов, при этом учитывали особенности рельефа, почвенно-грунтовые условия, относительную скорость ветра и мощность снегового покрова. Для оценки изменений в структуре ряда сообществ использовали показатели обилия доминирующих (сор.<sub>1-2</sub> по шкале Друдэ) или преобладающих (sp.-сор.<sub>1</sub>) видов и видов, образующих заметную массовую примесь (sp.) в покрове. Принадлежность сосудистых растений к разным экологическим группам устанавливалась в основном по опубликованной недавно сводке (Секретарева, 2004), а мхов – по Г.В. Железновой (1994) и А.П. Дьяченко (2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экологический анализ видового состава сообществ, как известно, позволяет дать качественную оценку режима увлажнения экотопов. Выделенные типы местообитаний различаются по соотношению экологических групп видов сосудистых растений незначительно (табл. 1). По всему высотному профилю лидируют мезофиты (МЕ) при значительном участии переходных к ним (ксеромезофиты – ксМЕ, гигромезофиты – гиМЕ, мезогигрофиты – меГИ) групп. Как и следовало ожидать, мезоксерофиты (меКС) наиболее часто встречаются в сухих местообитаниях, а гигрофиты (ГИГ) – на противоположном конце градиента влажности. Повсеместно представлены также эвритопные виды (ЭВ) с широким экологическим диапазоном.

Несмотря на неравномерное размещение растений, крупные пробные площади позволили выявить вполне определенные количественные соотношения между ведущими компонентами как сосудистых растений, так и мхов (табл. 2), которые в совокупности достаточно четко отразили различия между типами местообитаний. Наиболее очевидные изменения обнаружены (в результате сравнительного анализа геоботанических описаний 1962 и 2006 гг.) в структуре травяно-кустарничкового яруса, и только местами – в кустарниковом ярусе и живом напочвенном (мохово-лишайниковом) покрове.

**Сухие местообитания** (выдел 1) заняты тундрой кустарничково-мохово-лишайниковой с одиночными деревьями лиственницы сибир-

ской. Растительность подвергается воздействию сильных ветров, мощность снегового покрова не превышает 15-30 см, увлажнение сильно каменистой почвы в течение вегетационного сезона происходит за счет атмосферных осадков.

Растительный покров очень мозаичный. Как и 40 лет тому назад, доминируют кустарнички (ксеромезофиты – *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum* и мезофиты – *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*), в живом напочвенном покрове господствуют лишайники *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*, *C. amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, а среди мхов наряду с ксеромезофитами (*Rhytidium rugosum*, *Racomitrium lanuginosum*) представлены мезофиты (*Dicranum spadicum* и *D. flexicaule*) и гигрофит печеночник *Ptilidium ciliare*, что указывает на периодически сухие условия в данном местообитании. Среди сосудистых растений в нижней части выдела вновь были отмечены единичные побеги *Calamagrostis lapponica* и *Pachypleurum alpinum*.

**Местообитания с переменным увлажнением** (весной и осенью избыточное, а в летний период – недостаточное) заняты крайне неоднородной по сформированности растительностью.

Лиственничная редина кустарничково-мохово-лишайниковая (выдел 2-а) тянется узкой полосой между выделами 1 и 3. Мощность снегового покрова варьирует от 25 до 150 см. Почва влажная лишь в начале вегетационного периода, когда ложбина стока (выдел 3) переполнена водой.

Таблица 1

Соотношение экологических групп видов сосудистых растений (%) в разных типах местообитаний (2002 г.)

Экологические группы видов	Местообитания																
	сухое	с переменным увлажнением					умеренно влажные			влажные					с проточным увлажнением		сырое
Номер выдела	1	2а	8	20	21	4	12	13	5	9	15	17	18	19	22	23	3
ЭВ	18	22	13	15	10	21	18	15	18	15	13	14	14	13	14	15	12
меКС	11	5	2	2	2	–	3	–	2	3	–	2	–	2	–	–	–
ксМЕ	26	23	20	17	20	29	21	23	17	21	19	21	17	19	13	15	12
МЕ	32	28	37	38	41	29	34	35	30	34	36	31	37	40	43	39	32
гиМЕ	5	7	13	10	12	7	9	9	9	12	17	16	15	13	14	16	4
меГИ	8	15	15	18	15	14	15	18	18	15	15	14	17	13	16	15	20
ГИГ	–	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	2	–	–	–	–	20
Число видов	38	40	46	40	41	28	33	34	54	33	47	49	41	47	44	52	25

Изменение структуры и основного видового состава растительного покрова по градиенту влажности (2002 г.)

Показатели	Экологические группы	Местообитания										
		сухое	с переменным увлажнением						умеренно влажные			
Номер выдела		1	2а	7	8	11	20	21	4	12	13	
ОПЦ, %		70-90	90	80-90	70	80	80	5-70	80-90	80	80	
Кустарниковый ярус: сомкнутость		< 0,1	0,1	0,4	0,1-0,2	0,2-0,3	0,2	0,1	0,2-0,5	0,1-0,2	0,2	
	высота, м	0,2	0,2-0,3	0,5-0,7	0,3-0,5	0,3-0,7	0,3-0,5	0,2-0,5	0,5-0,8	0,3-0,5	0,4-0,7	
<i>Betula nana</i>	ЭВ	sp.	sp.	cop. <sub>2</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1</sub>	sol.-cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	
Травяно-кустарничковый ярус: ИП, %		20-80	10-40	30-50	30-60	50-80	50-70	5-50	30-50	50-80	50-80	
	высота, см	5-10	5-10	10-20	10-15	10-15	10-15	5-40	10-20	10-15	10-15	
<i>Ledum decumbens</i>	ЭВ	sp.- cop. <sub>1,2</sub>										
<i>Bistorta vivipara</i>								sp.				
<i>Thalictrum alpinum</i>							sp.	sp.				
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	кСМЕ	sp.- cop. <sub>1,2</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub> -cop. <sub>2</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Arctous alpina</i>		sp.- cop. <sub>1,2</sub>										
<i>Festuca ovina</i>		sp.	sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Carex melanocarpa</i>	МЕ					sp.						
<i>Carex arctisibirica</i>		sp.	sp.	.		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>		
<i>Vaccinium uliginosum</i>		sp.- cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub> -cop. <sub>2</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>2</sub>	cop. <sub>2</sub>	
<i>Dryas octopetala</i>		sp.- cop. <sub>1,2</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>					sp.				
<i>Veratrum misae</i>								sol.-cop. <sub>1</sub>				
<i>Bistorta major</i>				sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.		sp.				
<i>Sanguisorba polygama</i>				sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.				
<i>Solidago lapponica</i>				sp.	sp.							
<i>Carex sabyensis</i>		гИМЕ				sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>			sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Saussurea alpina</i>					sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.		sp.			
<i>Carex quasivaginata</i>	меГИ					sp.- cop. <sub>1</sub>						
<i>Lagotis minor</i>				sp.			sp.	sp.				
Мхи: ИП, %		30	40	50	10	45	10-30	5	80	60-70	70	
высота, см		2	2	1-2	1	1-2	1	1	1-2	1-2	2	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	кСМЕ				sol.-sp.							
<i>Dicranum brevifolium</i>			sp.- cop. <sub>1</sub>									
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.					sol.				
<i>Rhytidium rugosum</i>	МЕ	sp.- cop. <sub>1</sub>										
<i>Dicranum flexicaule</i>		sp.- cop. <sub>1</sub>										
<i>D. scoparium</i>				cop. <sub>1</sub>					sp.-cop. <sub>1</sub>			
<i>D. spadiceum</i>		sp.- cop. <sub>1</sub>							sp.-cop. <sub>1</sub>			
<i>Pleurozium schreberi</i>		sp.	sp.	sp.		sp.	sol.-sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	
<i>Hylocomium splendens</i>		sp.	sp.	cop. <sub>1</sub>	sol.-sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sol.	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>2</sub>	
<i>Aulacomnium turgidum</i>		гИМЕ		sp.- cop. <sub>1</sub>								
<i>Dicranum bonjeanii</i>	ГИГ					sp.- cop. <sub>1</sub>			cop. <sub>1</sub>			
<i>Sphagnum sp.</i>							sol.-sp.					
<i>Dicranum angustum</i>					sol.-sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>		
<i>Bryum spp.</i>					sol.-sp.							
<i>Aulacomnium palustre</i>				cop. <sub>1</sub>		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>		sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Sanionia uncinata</i>				sp.	sol.-sp.	sp.	sol.-sp.	sol.	sp.			
<i>Tomentypnum nitens</i>							sol.-sp.		sp.	sp.	sp.	
<i>Brachythecium spp.</i>					sol.-sp.							
<i>Ptilidium ciliare</i>			sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.		sp.		sp.	sp.	sp.	



Показатели	Экологические группы	Местообитания								
		влажные						с проточным увлажнением		сырое
Номер выдела		5	9	15	17	18	19	22	23	3
ОПП, %		80–90	90	90	80	90	70–80	90	90	90
<b>Кустарниковый ярус:</b>										
<b>сомкнутость</b>		0,1–0,3	0,2–0,3	0,2–0,4	0,2–0,4	0,2–0,4	0,2–0,4	0,2–0,5	0,3–0,5	0,2
<b>высота, м</b>		0,5–0,7	0,4–0,6	0,5–0,8	0,3–0,8	0,3–0,8	0,5–0,8	0,5–0,8	0,7–1	30
<i>Betula nana</i>	ЭВ	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>2</sub>	cop. <sub>1</sub>
<i>Salix spp.</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<b>Травяно-кустарничковый ярус:</b>										
<b>ПП, %</b>		30–80	50–80	50–70	50–70	60–80	30–70	30–70	50–70	50–70
<b>высота, см</b>		10–20	20–25	10–15	10–15	20	20	20	20	20–50
<i>Thalictrum alpinum</i>	ЭВ	sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>		sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	
<i>Valeriana capitata</i>		sp.							sp.	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>				sp.- cop. <sub>1</sub>		sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>			
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	ксМЕ	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Calamagrostis lapponica</i>								cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Festuca ovina</i>			sp.		sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Poa alpigena</i>								cop. <sub>1</sub>		sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Carex arctisibirica</i>		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.			sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Vaccinium uliginosum</i>		cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	cop. <sub>1</sub>
<i>Veratrum misae</i>		sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>			sp.	sp.	
<i>Bistorta major</i>	МЕ	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Sanguisorba polygama</i>		sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>					sp.		
<i>Geranium albiflorum</i>								sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Solidago lapponica</i>		sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Equisetum arvense</i>								sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Carex sabyensis</i>	гиМЕ	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Saussurea alpina</i>		sp.		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>			sp.- cop. <sub>1</sub>		sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Andromeda polifolia</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Carex redowskiana</i>	меГИ	sp.	sp.							sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Rubus chamaemorus</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Lagotis minor</i>		sol.-sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	
<i>Calamagrostis neglecta</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Carex aquatilis</i>										cop. <sub>1</sub>
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	ГИГ									sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Comarum palustre</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<b>Мхи: ПП, %</b>										
<b>высота, см</b>		50	50	50	30	80	60	5–10	10–30	70–80
		2	2	2	2	3	2	1–2	2–4	3
<i>Dicranum spadiceum</i>	МЕ			cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.		
<i>Pleurozium schreberi</i>		sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.	
<i>Hylacomium splendens</i>		cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>
<i>Dicranum maju</i>	гиМЕ	sp.- cop. <sub>1</sub>								
<i>D. bergeri</i>	меГИ								sp.	
<i>D. bonjeanii</i>						cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>			
<i>Sphagnum spp.</i>		sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Dicranum angustum</i>			cop. <sub>1</sub>							
<i>Bryum spp.</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Aulacomnium palustre</i>		cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1,2</sub>	cop. <sub>1</sub>	sp.	sp.- cop. <sub>1</sub>	cop. <sub>1</sub>
<i>Calliergon spp.</i>	ГИГ									sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Sanionia uncinata</i>					sp.			sp.		
<i>Tomentypnum nitens</i>		sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.			cop. <sub>1</sub>
<i>Brachythecium spp.</i>										sp.- cop. <sub>1</sub>
<i>Ptilidium ciliare</i>		sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	

За последние 40 лет граница выдела 2-а сдвинулась на 1–3 м в сторону выдела 1. Изменения проявились только в структуре покрова травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие которого снизилось с 65 до 10–40%. Сохранились преобладающие виды кустарничков (мезофиты – *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala* и ксеромезофит *Empetrum hermaphroditum*). Но значительно реже представлены травянистые растения, причем в начале 1960-х гг. наиболее часто встречались осоки (sp. – *Carex arctisibirica*, *C. melanocarpa*) и некоторые виды разнотравья (sp. – *Pedicularis* spp., *Hedysarum arcticum*, *Bistorta major*). В сезон 2002 г. наиболее заметными (sp.) были осока *Carex arctisibirica* и злак *Festuca ovina* (остальные виды имели обилие sol., в том числе вновь появившиеся в нижней части выдела побеги *Calamagrostis lapponica*, *Carex sabynensis*, *Pachypleurum alpinum*, *Thalictrum alpinum*).

На других участках с переменным увлажнением (выделы 7, 8, 11, 20, 21) зимой накапливается более мощный слой снега (от 2 до 5 м), что значительно сокращает вегетационный сезон. Среди сосудистых растений хорошо представлены мезофиты и переходные к ним группы, причем наряду с кустарничками (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) заметны злаки, осоки и разнотравье (табл. 2). В лиственничном лесу ерничково-травяно-кустарничково-моховом (выдел 7) фрагментарный живой напочвенный покров сложен в основном мезофитами (*Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*) и гигрофитами (*Aulacomnium palustre*). В тундре ерничково-травяно-кустарничково-моховой (выдел 11), а также в сообществах сильно каменистых местообитаний с незначительным количеством мелкозема (выделы 8, 20, 21) в маломощном фрагментарном живом напочвенном покрове преобладают гигрофильные мхи.

За последние 40 лет в травяно-кустарничковом ярусе тундры (выдел 11) возросло обилие *Empetrum hermaphroditum* (от sp.-сор.<sub>1</sub> до сор.<sub>1</sub>), а среди травянистых растений наряду с преобладавшими ранее видами (sp.-сор.<sub>1</sub> – *Festuca ovina*, *Carex sabynensis*, *C. quasivaginata*) более заметными стали осока

арктосибирская (sp.-сор.<sub>1</sub> – *Carex arctisibirica*) и группа разнотравья (sp. – *Bistorta major*, *Sanguisorba polygama*, *Saussurea alpina*).

В структуре покрова тундры ерничково-кустарничково-травяной с мхами и лишайниками (выдел 8) наиболее динамична группа травянистых растений. Так, в вегетационный сезон 1962 г. относительно обильными (sp.-сор.) были *Festuca ovina* и *Sanguisorba polygama*, в сезон 2002 г. кроме указанных видов – также *Bistorta major*, *Saussurea alpina* и *Carex sabynensis*, в то же время некоторые другие виды (sp. – *Carex melanocarpa*, *Juncus trifidus*, *Lagotis minor*) стали встречаться реже (sol.).

На выделе 20 (тундра ерничково-травяно-кустарничковая со мхами и лишайниками), где за последние 40 лет мощность снегового покрова снизилась с 3–4 до 2–2,5 м, также проявились изменения в структуре травяно-кустарничкового яруса. Если раньше здесь преобладали травянистые растения, то в настоящее время доминируют кустарнички – *Vaccinium uliginosum* (покрытие возросло с 10 до 40%) с заметным участием *Empetrum hermaphroditum*, по-прежнему наиболее часто встречаются sp.-сор.<sub>1</sub> – *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Sanguisorba polygama*, а также рассеяно (sp.) *Lagotis minor*, некоторые же виды (*Thalictrum alpinum*, *Carex quasivaginata*) стали очень редкими.

На выделе 21, где мощность снегового покрова местами достигает 4–5 м, в 1960-е гг. была представлена разнотравная нивальная лужайка. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 40%) преобладали виды разнотравья (сор.<sub>1</sub> – *Sanguisorba polygama*, sp. – *Pachypleurum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Lagotis minor*), осоки (sp. – *Carex sabynensis*,) и злаки (sp. – *Festuca ovina*). Изредка встречались стелющиеся кусты ерника (*Betula nana*) и можжевельника (*Juniperus sibirica*), присутствовали кустарнички (sol. – *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*), а также мхи и лишайники (ПП 8%).

В настоящее время этот выдел крайне неоднородный по почвенно-грунтовым условиям и растительности. На многоснежных участках по-прежнему встречается разнотравная ни-

вальная лужайка (ОПП 50%), где преобладают (сор.<sub>1</sub>) *Veratrum misae* и *Lagotis minor*. Там, где мощность снега не превышает 2-3 м, произрастает травяно-кустарничковая группировка (ОПП 70%). Нередки группировки с непостоянным набором видов. В целом на выделе за последние 40 лет более обильными стали кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) и лишайники.

**Умеренно влажные и влажные местообитания** покрыты листовничными редколесьями и лесами, реже — тундрами. Повсеместно развит ерниково-травяно-кустарничково-моховой покров.

**В умеренно влажных местообитаниях** (мощность снегового покрова 1-2 м) наблюдается явное доминирование мезофитов — *Vaccinium uliginosum* в травяно-кустарничковом ярусе и *Hylocomium splendens* в моховом покрове (ПП 60-80%).

За последние 40 лет в редколесье (выдел 4) более обильными (sp.-сор.<sub>1</sub>) стали *Empetrum hermaphroditum* и *Carex arctisibirica*. На выделах 12 и 13 (редколесье и лес) изменения обнаружены только в соотношении травянистых растений — уменьшилось обилие (от sp. до sol.) у одних видов осок (*Carex melanocarpa*, *C. quasivaginata*) и увеличилось (от sp. до sp.-сор.<sub>1</sub>) у других (*Carex arctisibirica*).

**Влажные местообитания** (выделы 5, 9, 15, 17), где мощность снегового покрова варьирует от 1,5 до 3 м, занимают пологие понижения рельефа, по которым происходит сток поверхностных и грунтовых вод. В первой половине вегетационного сезона увлажнение почвы проточное и обильное, а во второй — устойчиво влажное. В травяно-кустарничковом ярусе более широко (по сравнению с умеренно влажными местообитаниями) представлена группа мезофитов (табл. 2). Кроме того, здесь выражена приуроченность отдельных видов растений к элементам микрорельефа — кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*), осока *Carex arctisibirica* и злак *Festuca ovina* более обильны на повышениях, а разнотравье (*Veratrum misae*, *Bistorta major*, *Sanguisorba polygama*, *Solidago lapponica*, *Lagotis minor*, *Saussurea alpina*,) и

осока *Carex sabyensis* — в понижениях рельефа. Кустарнички и травянистые растения находятся приблизительно в равных соотношениях, при этом живой напочвенный покров фрагментарный (ПП не превышает 50%). На некоторых же сильно обдуваемых ветрами участках леса (выделы 18 и 19), где повышения микрорельефа занимают до 70-80% поверхности, в целом преобладают кустарнички (*Vaccinium uliginosum*) и хорошо развиты мхи (ПП 60-80%). Однако, несмотря на эти различия, все влажные местообитания характеризуются сходной структурой мохового покрова — заметно участие как мезофитов (*Hylocomium splendens*, *Dicranum spadicum*), так и гигрофитов (*Aulacomnium palustre*), причем наряду с зелеными мхами произрастают (обычно в понижениях рельефа) сфагны (табл. 2).

За последние 40 лет практически не изменилась структура покрова тундрового сообщества (выдел 9). В листовничном редколесье (выдел 5) более заметными стали некоторые виды разнотравья (sp. — *Veratrum misae*, *Bistorta major*, *Solidago lapponica*, *Thalictrum alpinum*, *Saussurea alpina*). На расположенном ниже участке редколесья (выдел 17) 40 лет тому назад преобладали травянистые растения (сор.<sub>1</sub> — *Sanguisorba polygama*, sp.-сор.<sub>1</sub> — *Carex arctisibirica*, *Lagotis minor*, sp. — *Festuca ovina*, *Carex redowskiana*, *C. quasivaginata*, *Thalictrum alpinum*). В настоящее же время кустарнички (покрытие *Vaccinium uliginosum* увеличилось с 15 до 30-40%) и травы находятся приблизительно в равном соотношении, причем наиболее обильны виды разнотравья (sp.-сор.<sub>1</sub> — *Veratrum misae*, *Bistorta major*, *Solidago lapponica*, *Saussurea alpina*, *Lagotis minor*), а мезогигрофильные осоки встречаются редко (sol.); кроме того, местами на повышениях микрорельефа заметно увеличилось покрытие лишайников (*Peltigera aphthosa*, *Cladonia macroceras*). В структуре покрова листовничного леса (выдел 18) также возросло обилие (от sp. до sp.-сор.<sub>1</sub>) некоторых видов разнотравья (*Bistorta major*, *Solidago lapponica*) и уменьшилось обилие (до sol.) указанных выше мезогигрофильных осок.

**Местообитания с обильным проточным**

увлажнением приурочены к нижней части высотного профиля, где зимой местами накапливается достаточно мощный слой снега и произрастают лиственничные леса и редколесья с богатым травяным покровом. Лиственничный лес ерничково-кустарничково-травяной (выдел 22) расположен ниже вездеходной дороги, которая была проложена в 1970-е гг., в результате чего на участок стало поступать меньшее количество поверхностных и грунтовых вод.

В начале 1960-х гг. в лиственничном лесу был слабо выражен кустарниковый ярус (сомкнутость 0,15, высота 0,3-0,4 м), но хорошо развит травяно-кустарничковый ярус (ПП 60%, высота 20-30 см), в котором господствовала голубика и встречались многие виды травянистых растений; в живом напочвенном покрове (ПП 35%) преобладали мхи (*Hylocomium splendens* — на повышениях рельефа, *Tomentypnum nitens* — в понижениях).

В настоящее время данное местообитание можно охарактеризовать как устойчиво влажное. Хорошо развит кустарниковый ярус (сомкнутость 0,2-0,5, местами 0,7; высота 0,5-0,8 м, изредка до 1,2 м). В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 30-70%, высота 20 см) доминируют травянистые растения, кустарнички обильны только местами. Лишайники и мхи (*Dicranum spadicum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) приурочены к основаниям деревьев и повышениям рельефа, по всему участку встречается печеночник *Ptilidium ciliare*.

За период исследований уменьшилось обилие (от сор.<sub>2</sub> до sp.-сор.<sub>1</sub>) *Vaccinium uliginosum* и увеличилось обилие (от sp. до sp.-сор.<sub>1</sub>) мезофильных (*Solidago lapponica*, *Equisetum arvense*) и более влаголюбивых (*Carex sabynensis*, *Saussurea alpina*, *Lagotis minor*) травянистых растений. Не обнаружена произраставшая ранее (по мелким стокам вод) осока *Carex redowskiana*, выявлены только единичные побеги осоки *Carex quasivaginata*, в то же время отмечены новые виды злаков (*Alopecurus alpestris*, *Anthoxanthum alpinum*), разнотравья (*Ranunculus borealis*, *Geranium albi-florum*, *Trollius apertus*) и полукустарничек *Pyrola minor*. Как видно, на данном участке произошла смена доминантов и частично изменился видовой

состав нижних ярусов. Условия среды (по-видимому, в результате воздействия техногенного фактора и общего изменения климата) стали оптимальными как для травянистых, так и для древесных растений.

**В сыром местообитании** (выдел 3) — широкой ложбине, по которой происходит сток дождевых и талых вод и где в течение большей части летнего периода наблюдается полужастойное и обильное увлажнение — мощность снегового покрова варьирует от 0,25-3,0 м (в верхней части выдела) до 0,25-1,5 м (в нижней части).

Как и 40 лет тому назад, живой напочвенный покров сформирован зелеными (большой частью гипновыми) мхами при заметном участии видов рода *Sphagnum*. Значительные изменения обнаружены только в составе сосудистых растений. В начале 1960-х гг. доминировали гигрофильные осоки (сор.<sub>2</sub> — *Carex aquatilis*) с заметным участием кустарничков (sp.-сор.<sub>1</sub> — *Salix lanata*, *S. glauca*, *Betula nana*) высотой до 30 см и некоторых видов травянистых растений (sp. — *Rubus chamaemorus*, *Comarum palustre*, *Eriophorum scheuchzeri*).

В настоящее время на повышенных элементах микрорельефа в первом ярусе (высота 20-30 см) ерник содоминирует с голубикой, заметны ивы, осоки (*Carex arctisibirica*, *C. redowskiana*), злаки (*Calamagrostis neglecta*, *Festuca ovina*, *Poa alpigena*). Во втором ярусе (высота 10-15 см) наиболее часто встречаются *Rubus chamaemorus*, *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*. В понижениях рельефа обычны *Carex aquatilis* и *Eriophorum scheuchzeri* (высота 30-50 см).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование пробных площадей размером 20x20 м позволило оценить соотношения между основными видами сосудистых растений и мхов и выявить изменения в структуре сообществ за последние 40 лет. Состояние кустарничкового яруса и живого напочвенного покрова (проективное покрытие, основной видовой состав) в ненарушенных местообитаниях можно охарактеризовать как относительно устойчивое. Однако структура



травяно-кустарничкового яруса оказалась весьма динамичной.

В местообитаниях с переменным увлажнением, незначительным количеством мелкозема и слабо развитым живым напочвенным покровом заметно возросло обилие кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) и лишайников, изменилось также соотношение между травянистыми растениями. Так как местами наблюдается замещение одних биоморф (жизненных форм) другими, можно говорить о наличии локальных сукцессионных изменений.

В структуре сообществ умеренно влажных и влажных местообитаний в основном возросло обилие некоторых гигро- и мезофильных видов разнотравья (*Saussurea alpina*, *Lagotis minor* и *Veratrum misae*, *Bistorta major*, *Solidago lapponica*) и уменьшилось обилие мезогигрофильных осок (*Carex redowskiana*, *C. quasivaginata*). Локально повысилось обилие упомянутых выше кустарничков. Так как в данных экотопах, в основном, имеет место замещаемость видов травянистых растений, можно допустить наличие хорошо выраженной динамики древесного яруса (Шиятов, Мазепа, 2002) на фоне флуктуационных изменений в покрове нижних ярусов.

В сообществе ложбины стока основной видовой состав сосудистых растений увеличился вдвое, и наряду с господствовавшими ранее гигрофильными осоками (*Carex aquatilis*) стало значительным участие кустарничков и кустарничков. Сообщество находится на иной, чем 40 лет тому назад, стадии заболачивания (тундра травяно-моховая с ивой и ерником трансформировалась в ивово-ерниково-кустарничково-травяно-моховую).

Полученные наблюдения, а также сам факт разрастания злаков (*Anthoxanthum alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis lapponica*, *Poa*

*alpigena*) по высотному профилю указывают в целом на изменения условий среды в сторону уменьшения влажности.

## ЛИТЕРАТУРА

Дьяченко А.П. 2006. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та: 159-256.

Железнова Г.В. 1994. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб: Наука: 1-149.

Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК: 1-129.

Шиятов С.Г. 1965. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал) // География и динамика растительного покрова. Материалы по изучению флоры и растительности Урала, II. Свердловск: УФАН СССР: 81-96.

Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровых экосистем в горах Полярного Урала // Экологические проблемы горных территорий. Материалы международной научной конференции, 18-20 июня 2002 г. Екатеринбург: Академкнига: 41-45.

Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андреяшкина Н.И. 2006. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район г. Черной) // Экология растений и животных севера Западной Сибири. Научный вестник, вып. №6 (1) (43). Салехард: 43-58.

Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин И.И. 2005. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология, №2: 83-90.



**АНАЛИЗ ВСТРЕЧАЕМОСТИ СОЧЕТАНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ГОРНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

*Н.В. Пешкова, Н.И. Андреяшкина*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: nell-a@yandex.ru*

Фитоиндикация экотопических условий по флористическому составу сообщества позволяет ранжировать экотопы по степени увлажнения (гидроиндикаторы – экологические группы) и теплообеспеченности (термоиндикаторы – географические группы). В этом случае анализу подлежит полный флористический состав сообщества в его естественных границах или на достаточно большой пробной площади, а оценка носит общий характер.

При переходе к более детальным исследованиям – от экотопа в целом к слагающим его микроэкотопам – целесообразно использовать учетные площадки в 1 м<sup>2</sup> и для каждого вида учитывать встречаемость. Необходимо пояснить, почему для данного анализа важно учитывать факт присутствия всех видов (встречаемость) независимо от их обилия. Еще Л.Г. Раменский подверг сомнению индикационную роль доминантов, отметив, что доминируют в сообществе обычно виды с широкой экологической амплитудой, тогда как уточнение условий местообитания «дадут показательные растения – детерминанты, иногда образующие лишь единичную примесь к фону массовых растений» (Раменский, 1971, с. 150). Вообще же для видов-индикаторов типично низкое обилие (Миркин и др., 1989). Чтобы присутствующие на каждой учетной площадке доминанты все-таки могли рассматриваться и как индикаторы, у всех видов, независимо от их ценотической значимости, берется в расчет только встречаемость. Тогда виды внутри каждой экологической или географической группы – это только представители данной группы, части ее как целого, и индикатором будет именно вся группа, а не отдельные виды, входящие в ее состав.

Следует отметить также, что распространенные в настоящее время в Субарктике виды сосудистых растений сформировались

в разных климатических условиях: арктические и арктоальпийские – в высоких широтах, гипоарктические и бореальные – на севере лесной зоны (Григорьев, 1970). Об относительной теплообеспеченности того или иного экотопа можно судить по преобладающей географической группе видов: в ряду бореальные – гипоарктические – арктические – арктоальпийские, в котором возрастает морозоустойчивость.

Площадки в 1 м<sup>2</sup> нередко охватывают несколько элементов микроэкотопической мозаики, поэтому могут присутствовать виды растений с неодинаковыми требованиями к режиму тепла и влаги. По тому, какие сочетания экологических и географических групп видов встречаются чаще, можно определить, являются ли более сухие (или более сырые) микроэкотопы более теплыми (или более холодными). Такие сравнения особенно показательны при работе с комплексными градиентами, к числу которых относится высотный.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

На высотном профиле I в окрестностях горы Черной (Андреяшкина, 2005) проанализирована встречаемость сочетаний экологических и географических групп видов травяно-кустарничкового яруса по сериям учетных площадок в 1 м<sup>2</sup> (n=287). В анализ включены данные по следующим сообществам: тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и единичными деревьями лиственницы сибирской, ерничково-травяно-кустарничково-моховые лиственничные редколесье и лес.

В тундре (298-300 м над уровнем моря) растительность подвергается воздействию сильных ветров. Увлажнение почвы в течение

вегетационного периода происходит за счет атмосферных осадков. До 10-30% поверхности приходится на каменные россыпи. Ерник (*Betula nana*) формирует стелющиеся побеги высотой 5-20 см. В травяно-кустарничковом ярусе высотой 5-15 см (проективное покрытие ПП=10-40%) преобладает *Vaccinium uliginosum*. В напочвенном покрове (ПП=40-85%) доминируют лишайники (*Cladina arbuscula* с заметным участием *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*), из мхов значительное развитие приобретает *Racomitrium lanuginosum*, а местами – печёночник *Ptilidium ciliare* с примесью видов рода *Dicranum*.

В лиственничном редколесье (219-223 м над уровнем моря) изредка встречаются каменные окна и выходы горных пород. Поверхность неровная, бугристая. Почва влажная в течение вегетационного сезона. На открытых, обдуваемых сильными ветрами участках кустарниковый ярус (*Betula nana* с примесью *Salix phylicifolia* и *Rosa acicularis*) выражен слабо, и ерник чаще формирует стелющиеся побеги высотой до 0,3 м. В местах с более значительным скоплением снега ерник с примесью *Salix phylicifolia*, *S. lanata* и *Juniperus sibirica* образует ярус высотой 0,3-0,8 м и сомкнутостью 0,1-0,5. Травяно-кустарничковый ярус неравномерный (ПП=15-60%, высота 3-15 см). Живой напочвенный покров фрагментарный (ПП в среднем составляет 30%), преобладают зелёные мхи (*Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum* spp.), встречаются сфагны и пятна лишайников.

Лиственничный лес (182-185 м над уровнем моря) по нижним ярусам типологически идентичен редколесью. Покрытые растительной дерниной крупные камни образуют бугристый рельеф. В первой половине вегетационного сезона почва сырая, а во второй половине – устойчиво влажная. Кустарниковый ярус высотой 0,3-1 м и сомкнутостью 0,1-0,7 формирует *Betula nana* с примесью видов рода *Salix*, *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП=10-40%, высота 10-20 см) преобладает *Vaccinium uliginosum*. Моховой покров практически сомкнутый, доминирует *Hylocomium splendens* с заметным

участием *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *Tomentypnum nitens*, встречаются сфагны. Присутствие лишайников незначительно.

Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Принадлежность видов к географическим группам определяли по сводке О.В. Ребристой (1977), к экологическим группам – по Н.А. Секретаревой (2004). Статистическую обработку данных проводили в соответствии с руководствами П.Ф. Рокицкого (1967), Е.К. Меркурьевой (1970), Б.А. Доспехова (1968).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В составе травяно-кустарничкового яруса трех сообществ (тундра, редколесье, лес) в пределах высотного профиля ведущей географической группой следует считать арктоальпийскую, а из экологических – группу мезофитов (табл. 1). Несмотря на довольно большое число видов в этих группах для профиля в целом, “сквозными“ для него являются только 8 арктоальпийских видов и 6 видов мезофитов. Одни и те же группы меняют свой состав по высотному градиенту и под влиянием ценологических факторов, что, тем не менее, не отражается на индикационных свойствах каждой группы. Независимо от состава, гипоарктическая и бореальная группы указывают на относительно более теплые, арктическая и арктоальпийская – более холодные микроэкоотопы, а экологические группы индицируют влажность.

На основе серий учетных площадок по 1 м<sup>2</sup> в трех сообществах (тундра, редколесье, лес) в составе травяно-кустарничкового яруса зарегистрировано 66 видов сосудистых растений. Распределение числа видов по экологическим и географическим группам весьма неравномерное (табл. 1). Полным набором экологических групп представлены только арктоальпийские и гипоарктические виды, а географических групп – ксеромезофиты, мезофиты и мезогигрофиты. Это относится к высотному профилю в целом, тогда как в отдельных сообществах наблюдаются собственные закономерности. Чтобы их охарак-

теризовать, предварительно проанализируем видовой состав травяно-кустарничкового яруса, дав привязку каждого вида к сообществу, экологической и географической группе. Такая тройная привязка отражает реакцию вида на ценоотическую обстановку, увлажненность и теплообеспеченность экотопа.

Эвритопы (виды с широкой экологической амплитудой, способные расти в местообитаниях с разным увлажнением) в исследованных сообществах немногочисленны и представлены двумя географическими группами. Арктоальпийские виды – *Bistorta vivipara*, *Thalictrum alpinum* (тундра, редколесье, лес), *Carex ledebouriana*, *Silene acaulis* (тундра, редколесье). Гипоарктические эвритопы – *Ledum decumbens* (тундра, редколесье) и *Valeriana capitata* (редколесье, лес).

Остальные экологические группы рассмотрим в порядке, соответствующем возрастающим требованиям растений к степени увлажнения экотопов – от засухоустойчивых видов к влаголюбивым.

Мезоксерофиты представлены только в тундре и относятся к двум географическим группам – арктоальпийской (*Carex rupestris*, *Thymus paucifolius*) и гипоарктической (*Dianthus repens*).

Ксеромезофиты арктической группы – только один вид, встречающийся в тундре (*Koeleria asiatica*). К арктоальпийской группе относятся *Minuartia arctica* (тундра), *Carex melanocarpa* (тундра, редколесье), *Arctous alpina* (тундра, редколесье, лес). Гипоарктическую группу представляют *Calamagrostis lapponica*,

*Vaccinium vitis-idaea* (редколесье, лес), *Empetrum hermaphroditum* (все три сообщества). Бореальные ксеромезофиты – *Festuca ovina*, *Campanula rotundifolia* (тундра, редколесье, лес), *Avenella flexuosa* (редколесье, лес), *Antennaria dioica* (лес).

Мезофиты – самая многочисленная экологическая группа, имеющая по 5-8 представителей в каждой географической группе. К арктической группе относятся присутствующие во всех трех сообществах *Poa alpigena* и *Carex arctisibirica*, а также *Hedysarum arcticum* и *Oxytropis sordida* (тундра, редколесье), *Alopecurus alpestris* (редколесье), *Huperzia arctica* и *Veratrum misae* (редколесье, лес). В состав арктоальпийской группы входят *Dryas octopetala* (тундра), *Lloydia serotina* (редколесье), *Solidago lapponica* (редколесье, лес), *Festuca richardsonii* (тундра, редколесье), *Sanguisorba polygama* и *Stellaria peduncularis* (тундра, редколесье, лес). Гипоарктические мезофиты – *Vaccinium uliginosum* (все три сообщества), *Lycopodium dubium*, *Anthoxanthum alpinum* (редколесье, лес), *Luzula frigida*, *Pedicularis labradorica* (лес). Среди бореальных мезофитов наибольшее число видов приурочено к лесному сообществу: *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Galium boreale*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*. Два вида (*Allium schoenoprasum*, *Pyrola minor*) встречаются не только в лесу, но и в редколесье, а один вид (*Bistorta major*) распространен во всех трех сообществах.

Гигромезофиты представлены в основном арктоальпийской географической группой: *Poa alpina*, *Eritrichium villosum* (редколесье),

Таблица 1

Представленность (число видов) экологических и географических групп в составе травяно-кустарничкового яруса трех сообществ в пределах высотного профиля

Экологические группы	Географические группы				Всего видов
	арктическая	арктоальпийская	Гипоарктическая	бореальная	
Эвритопы	0	4	2	0	6
Мезоксерофиты	0	2	1	0	3
Ксеромезофиты	1	3	3	4	11
Мезофиты	7	6	5	8	26
Гигромезофиты	0	5	1	2	8
Мезогигрофиты	1	4	3	2	10
Гигрофиты	0	1	1	0	2
Всего видов	9	25	16	16	66

*Viola biflora* (редколесье, лес), *Pachypleurum alpinum*, *Saussurea alpina* (тундра, редколесье, лес). В лесу и редколесье встречаются представители гипоарктической (*Geranium albi-florum*) и бореальной (*Carex saby-nensis*, *Trollius apertus*) географических групп.

**Мезогигрофиты** представлены во всех географических группах, но малым числом видов. В арктической группе – только один вид, встречающийся в редколесье (*Arctagrostis latifolia*), в бореальной – два вида (*Carex globularis* – редколесье, лес; *Andromeda polifolia* – все три сообщества). Арктоальпийские мезогигрофиты – *Pedicularis oederi* (тундра, редколесье), *P. sudetica* (редколесье), *Lagotis minor* (редколесье, лес), *Carex quasivaginata* (все три сообщества). К гипоарктической группе относятся *Pedicularis lapponica* (редколесье), *Selaginella selaginoides* (редколесье, лес), *Carex redowskiana* (тундра, редколесье, лес).

**Гигрофиты** – самая малочисленная группа, включающая всего два вида. Это арктоальпийский вид *Saxifraga hirculus* (редколесье) и гипоарктический вид *Ranunculus lapponicus* (редколесье, лес).

В исследованных сообществах встречается 8 видов рода *Carex*, из них 6 видов могут рассматриваться как хорошие термо- и гидроиндикаторы. Арктоальпийский мезоксерофит *C. rupestris* (тундра) и арктоальпийский ксеромезофит *C. melanocarpa* (тундра, редколесье) указывают на относительно холодные сухие микроэкотопы, арктоальпийский мезогигрофит *Carex quasivaginata* (тундра, редколесье, лес) – на микроэкотопы относительно холодные сырые. Также на сырые, но более теплые микроэкотопы указывают гипоарктический мезогигрофит *Carex redowskiana* (тундра, редколесье, лес) и встречающиеся в редколесье

и лесу бореальные виды – гигромезофит *C. saby-nensis* и мезогигрофит *C. globularis*.

Мезогигрофиты из рода *Pedicularis* встречаются в сырых микроэкотопах – как в относительно холодных (арктоальпийские виды *P. oederi* и *P. sudetica*), так и в более теплых (гипоарктический вид *P. lapponica*). Мезофильный гипоарктический вид *P. labradorica* указывает на умеренно влажные относительно теплые экотопы.

В пределах высотного профиля по числу видов преобладает арктоальпийская географическая группа (максимум – 21 вид – в редколесье), что является адекватным отражением влияния климата и рельефа на растительный покров. Из экологических групп самая представительная – мезофиты (с максимумом в лесу – 20 видов). Тем не менее, сочетание этих групп не является преобладающим (6 видов по сравнению с 5-8 видами мезофитов в остальных географических группах). В этом можно видеть отражение влияния температурного градиента: в тундре и отчасти в редколесье мезофиты относительно морозоустойчивы (по 4 арктических и арктоальпийских вида), тогда как в лесу и отчасти в редколесье – более теплолюбивы (5 видов гипоарктических и 8 видов бореальных мезофитов в лесу, по три представителя обеих географических групп – в редколесье).

Число видов мезофитов на 1 м<sup>2</sup> в тундровом сообществе варьирует от 2 до 7, в редколесье – от 1 до 8 и в лесу – от 1 до 9. В редколесье преобладают учетные площадки, на которых встречаются по 2-3 вида мезофитов, в тундре и в лесу – по 5-6 видов. Сравнение рядов распределения числа видов мезофитов на 1 м<sup>2</sup> выявило существенные различия по этому показателю между всеми

Таблица 2

**Оценка различий между рядами распределения числа видов (на 1 м<sup>2</sup>) ведущей географической и экологической группы**

Сравниваемые сообщества	Арктоальпийские виды		Мезофиты	
	$\chi^2$	<i>p</i>	$\chi^2$	<i>p</i>
Тундра – редколесье	9.21	0.10	59.53	0.01
Тундра – лес	25.51	0.01	11.41	0.025
Редколесье – лес	33.12	0.01	28.65	0.01

Примечание. Значимые величины  $\chi^2$  подчеркнуты.



три сообщества. По распределению числа видов самой многочисленной из географических групп (арктоальпийской) значимых различий между тундрой и редколесьем не обнаружено (табл. 2).

В тундровом сообществе полным спектром экологических групп представлены арктоальпийские виды, а полным спектром географических групп – мезофиты (табл. 3). Почти на каждой площадке в 1 м<sup>2</sup> соседствуют более и менее теплолюбивые мезофильные виды. Совместно с мезофитами встречаются растения, характеризующиеся ксероморфностью или гидроморфностью, поскольку даже на площади в 1 м<sup>2</sup> увлажнение неравномерное. По принадлежности этих видов к географическим группам (отражающим потребность в тепле) можно видеть, что ксероморфность чаще сочетается с морозоустойчивостью (арктоальпийские мезоксерофиты и ксеромезофиты), а гидроморфность – с относительной теплолюбивостью (гипоарктические и бореальные мезогигрофиты). Таким образом, более влажные микроэкоотопы (понижения рельефа) в горной

тундре индицируются как более теплые по сравнению с сухими (повышения рельефа) и вследствие этого как более благоприятные для развития травяно-кустарничкового яруса.

В редколесье полный набор экологических групп – у арктоальпийских и гипоарктических видов, а все географические группы представлены среди мезофитов, гигромезофитов и мезогигрофитов (табл. 3). Из мезофитов заметно чаще встречаются относительно теплолюбивые (гипоарктические и бореальные), эта же тенденция выражена у ксеромезофитов. Следовательно, в редколесье идет отбор более теплолюбивых видов. Влаголюбивые виды (гигромезофиты и мезогигрофиты) в условиях редколесья осваивают как относительно холодные (арктоальпийская группа), так и более теплые микроэкоотопы.

В травяно-кустарничковом ярусе лесного сообщества полным набором экологических групп представлены только гипоарктические виды (см. табл. 3). Как и в редколесье, здесь сравнительно более сухие микроэкоотопы являются относительно более теплыми (встре-

Таблица 3

**Встречаемость (%) сочетаний экологических и географических групп видов в травяно-кустарничковом ярусе трех сообществ**

Экологические группы	Географические группы			
	арктическая	арктоальпийская	гипоарктическая	бореальная
<i>Тундра</i>				
Эвритопы	0	66	41	0
Мезоксерофиты	0	61	47	0
Ксеромезофиты	5	91	34	54
Мезофиты	99	93	100	93
Гигромезофиты	0	28	0	0
Мезогигрофиты	0	16	42	79
<i>Редколесье</i>				
Эвритопы	0	88	10	0
Ксеромезофиты	0	17	95	90
Мезофиты	60	56	99	86
Гигромезофиты	2	85	33	88
Мезогигрофиты	2	54	50	42
Гигрофиты	0	1	2	0
<i>Лес</i>				
Эвритопы	0	41	58	0
Ксеромезофиты	0	1	99	94
Мезофиты	65	84	99	93
Гигромезофиты	0	88	76	83
Мезогигрофиты	0	33	16	26
Гигрофиты	0	0	25	0



чаемость гипоарктических и бореальных ксеромезофитов превышает 90%, арктоальпийских — низкая в редколесье и ничтожно малая в лесу). В отличие от тундры, но, как и в редколесье, в лесу влаголюбивые растения, судя по их встречаемости, не отдают предпочтения более или менее теплым микроэко-топам — для них, по-видимому, достаточна теплообеспеченность тех и других, чем и обусловлена неизбирательность их распределения относительно термического режима.

Экологические группы, в состав каждой из которых входит не менее 10 видов (табл. 1), будем рассматривать как основные для данного высотного профиля. Несмотря на то, что состав групп при переходе от одного сообщества к другому в той или иной степени изменяется (табл. 4), группа в целом сохраняет роль индикатора режима увлажнения. На примере основных экологических групп, представляющих 3 ступени градиента влажности, и общей характеристики увлажнения экотопов рассмотрим относительную надежность разных комплексных индикаторов.

Периодически сухой тундровый участок от устойчиво и местами обильно увлажненных экотопов, занятых сообществами редколесья и леса, отличается присутствием мезоксерофитов и отсутствием гигрофитов. Наибольшей встречаемостью характеризуются арктоальпийские (морозоустойчивые) мезоксерофиты и ксеромезофиты, т.е. среди более сухих микроэко-топов преобладают холодные. В редколесье и в лесу, напротив, относительно более сухие микроэко-топы индицируются как теплые. Ксеромезофиты, таким образом, хорошо улавливают различия в теплообеспеченности более сухих микроэко-топов и для данного высотного профиля могут служить достаточно надежным термоиндикатором. По-видимому, определенное преимущество

этой группы обусловлено и наиболее высокой степенью сходства ее состава в разных сообществах по сравнению с другими группами (табл. 4).

Индикаторная роль мезофитов в тундре не выражена — они почти равномерно распределены по всем географическим группам. В редколесье и в лесу, однако, заметно выше встречаемость относительно теплолюбивых мезофитов, что свидетельствует о преобладании среди умеренно влажных микроэко-топов более теплых. Группа мезогигрофитов в качестве термоиндикатора надежно проявила себя только в тундре, указав на переувлажненные микроэко-топы как на наиболее теплые (табл. 3). Встречаемость гигрофитов, при минимальном числе видов (2 — в редколесье, 1 — в лесу), позволила выявить различия между участками: переувлажненных микроэко-топов больше в лесу (что согласуется с общей оценкой режима влажности), причем они, как и в тундре (где высока встречаемость бореальных мезогигрофитов), могут рассматриваться как более теплые.

Мезофиты — это растения, обитающие в условиях среднего (Быков, 1967) или умеренного (Гродзинский и др., 1991) увлажнения. Судя по высокой встречаемости этой группы и по ее видовому разнообразию, микроэко-топов с таким увлажнением немало как на периодически сухом участке (тундра), так и на участках с обильным увлажнением (редколесье, лес). Сложная микроэко-топическая мозаика (увлажнение, температура поверхности почвы и приземного слоя воздуха) в условиях горной тундры формируется в основном под влиянием микрорельефа, который характеризуется большим разнообразием элементов, и незначительной мощности снежного покрова, о величине которой можно судить по высоте живых побегов кустарников (Горчаковский,

Таблица 4

**Сходство видового состава (коэффициент Сьеренсена, %) основных экологических групп**

Сравниваемые сообщества	Экологические группы		
	Ксеромезофиты	Мезофиты	Мезогигрофиты
Тундра – редколесье	67	64	57
Тундра – лес	88	68	75
Редколесье – лес	53	40	43

Шиятов, 1985). Возможно, именно это обстоятельство объясняет практически одинаковую встречаемость мезофитов разных географических групп, отличающихся требованиями к температурному режиму.

Неэффективность использования оценок встречаемости географических групп мезофитов при анализе тундрового сообщества побудила нас испытать другой показатель — число видов морозоустойчивых (арктические + арктоальпийские) и относительно теплолюбивых (гипоарктические + бореальные) мезофитов. Соотношение средних значений (на 1 м<sup>2</sup>) оказалось тем показателем, который четко отразил изменение термического режима умеренно влажных микроэкотопов по высотному профилю — 3:2 в тундре, 2:2 в редколесье, 2:3 в лесу. Таким образом, микроэкотопы данной градации влажности в лесу теплей, чем в тундре.

К подобному выводу можно прийти и на основе анализа соотношения числа видов морозоустойчивых и относительно теплолюбивых мезофитов в общем флористическом составе травяно-кустарничкового яруса. Это соотношение в тундре составило 8:2, в редколесье — 12:6, в лесу — 7:13. Относительно редколесья сравнение соотношений среднего числа видов на 1 м<sup>2</sup> и числа видов в общем списке дало противоречивые результаты. При том, что по числу видов в травяно-кустарничковом ярусе преобладают морозоустойчивые мезофиты (в чем редколесье похоже на тундру), это различие нивелируется при переходе от общего числа видов к среднему числу видов на 1 м<sup>2</sup>, когда в расчет принимается встречаемость и один и тот же вид служит учетной единицей многократно.

Если иметь в виду, что число видов на 1 м<sup>2</sup> (называемое видовой насыщенностью — Воронов, 1973) характеризует структуру сообщества, а общее число видов — его состав, можно увидеть соответствие (тундра, лес) или несоответствие (редколесье) между характеристиками разных уровней. Именно несоответствие указывает на ценотическую регуляцию размещения растений по площади, занятой сообществом. В случае же соответствия ведущая роль

принадлежит экотопической регуляции, когда представители одной и той же экологической группы (со сходными потребностями во влаге) закрепляются в более теплых или холодных микроэкотопах (дифференциация на основе отношения к термическому режиму).

Анализ числа видов мезофитов (общего и на 1 м<sup>2</sup>) по принадлежности их к географическим группам показал, что размещение растений — мезофитов (компонентов травяно-кустарничкового яруса) в редколесье имеет скорей ценотическую, чем экотопическую обусловленность. Проведенный ранее на этих же сериях учетных площадок по 1 м<sup>2</sup> анализ межвидовых сопряженностей показал, что в редколесье по сравнению с лесом число сопряженностей и в целом, и на один вид больше (Пешкова, Андрешкина, 2007). По числу связей между видами оценивают сложность структуры фитоценоза (Миркин и др., 1989). В структурном плане травяно-кустарничковый ярус редколесья, таким образом, сложнее, чем в лесном сообществе. Наши данные подтверждают справедливость утверждения Н.А. Миняева (1963) относительно редколесья как особой стадии усложнения лесного типа растительности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неравномерное распределение снежного покрова и сложный микрорельеф обуславливают большую изменчивость гидротермических условий на участках, занятых горной растительностью. На это указывают результаты анализа встречаемости сочетаний экологических и географических групп видов травяно-кустарничкового яруса. Наибольшая разрешающая способность в плане термоиндикации — у экологических групп, приуроченных к противоположным концам градиента влажности. К сожалению, эти группы представлены не на всем высотном градиенте (мезоксерофиты — только в тундре, гигрофиты — в основном в лесу). Анализ самых близких к ним групп показал ограниченные возможности термоиндикаторов — мезогигрофитов (только в тундре они указали

на более влажные микроэкоотопы как на более теплые) и эффективность использования ксеромезофитов в качестве термоиндикаторов во всех трех сообществах. Группа мезофитов проявила себя в качестве термоиндикатора только в редколесье и в лесу, где достаточный снежный покров и устойчивое увлажнение в летний период.

Предложенный подход к оценке встречаемости сочетаний экологических и географических групп видов травяно-кустарничкового яруса, который выражен и в тундре, и в редколесье, и в лесу, может быть использован для целей индикации гидротермических условий среды.

### ЛИТЕРАТУРА

- Андреяшкина Н.И. 2005. Структура растительного покрова на верхней границе распространения лиственницы сибирской (Полярный Урал) // Научный Вестник. Вып. 1 (32). Салехард: 81–87.
- Быков Б.А. 1967. Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука КазССР: 1–168.
- Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М.: Высш. шк.: 1–384.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. 1985. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука: 1–208.
- Григорьев А.А. 1970. Типы географической среды (избранные теоретические работы). М.: Мысль: 1–468.
- Гродзинский А.М., Злобин Ю.А., Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1991. Словарь-справочник по агрофитоценологии и луговедению. Киев: Наукова Думка: 1–135.
- Доспехов Б.А. 1968. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос: 1–136.
- Меркурьева Е.К. 1970. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос: 1–424.
- Миняев Н.А. 1963. Структура растительных ассоциаций. М.–Л.: Изд. АН СССР: 1–262.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука: 1–223.
- Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И. 2007. Анализ межвидовых сопряженностей в лиственничных лесах и редколесьях Полярного Урала // Бот. журн. т. 92 (2): 275–284.
- Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука: 1–334.
- Ребристая О.В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука: 1–334.
- Рокицкий П.Ф. 1967. Биологическая статистика. Изд. 2-е, испр. Минск: 1–328.
- Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК: 1–129.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: 1–992.



**РАЗЛИЧИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ  
ЛИШАЙНИКОВ ЛИСТВЕННИЦЫ В ДОЛИННЫХ ЛЕСАХ  
И РЕДКОЛЕСЬЯХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА**

*Н.Ю. Рябицева*

*Экологический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН, ул. Зеленая горка, 21,  
г. Лабитнанги Ямало-Ненецкого авт. округа, 629400. E-mail: ecostation@lbt.salekhard.ru*

Эпифитные лишайники – признанные объекты экологического мониторинга. В последнее время ведутся исследования, призванные оценить чувствительность лишайников к условиям среды и климатическим изменениям (Бязров, 2002; Insarov et. all, 2002). Для выявления этой чувствительности важно выяснить, как изменяются характеристики эпифитных лишайниковых сообществ в различных лесорастительных условиях.

Задачей нашего исследования является сравнение видового состава, структуры эпифитных сообществ (видового разнообразия, встречаемости, покрытия), распределения лишайников на стволах в долинных древостоях горно-лесного пояса восточного макросклона Полярного Урала с разными величинами соприкосновения крон, обуславливающих различия условий среды.

**РАЙОН И МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЙ**

Материал собран в 1999–2002 гг. на территории Ямало-Ненецкого автономного округа Тюменской области. Район исследований расположен на границе лесотундры и северной тайги (Горчаковский, 1975; Ильина и др., 1985). Исследования проводили в горах восточного макросклона Полярного Урала.

В горах Полярного Урала исследования проводили в бассейне реки Собь (на отрезке ж/д 117 км–144 км г. Воркута (67°30' с.ш., 64° в.д.) – г. Лабитнанги (66°40' с.ш., 66°22' в.д.) на высоте около 80 м н.у.м. Описания эпифитных сообществ лишайников проводили в долинных редколесьях (фото 1) и долинных лесах (фото 2) горно-лесного пояса.

*Фото 1.*

**Долинные редколесья на берегу р. Собь (Полярный Урал)**



Исследовали:

*лиственничные редколесья* кустарничково-лишайниково-моховые с ерником на высоких хорошо дренированных берегах;

лиственничные редколесья кустарничково-лишайниково-моховые на высоких берегах, на склонах высоких пойменных террас;

лиственничные редколесья ерниковые кустарничково-моховые, лиственничные редколесья с примесью березы извилистой ерниковые кустарничково-травяно-моховые на пологих берегах рек;

лиственничные редколесья травяно-моховые на приречных участках со значительным уклоном;

лиственничные редколесья ерниковые травяно-моховые в приречных плохо дренированных депрессиях.

Исследовали:

*долинные леса* березово-лиственнично-еловые ерниковые травяно-моховые на пологих берегах рек;

лиственничные леса, лиственничные леса с примесью ели и березы, березово-елово-лиственничные, лиственнично-елово-березовые, елово-лиственнично-березовые ерниковые кустарничково-травяно-моховые и травяно-хвощево-моховые на берегах рек со значительным уклоном.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования лишайникового покрова проводили на пробных площадях размером 50x50 м для редколесий и 20x20 м для лесов, в разреженных древостоях – с сомкнутостью крон 0,1-0,3, в лесах – с сомкнутостью 0,5-0,6. Всего описано 19 пробных площадей.

Изучение состава и структуры сообществ эпифитных лишайников проводили на лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ldb.), широко распространенной в различных условиях среды на верхней и северной границе леса на Полярном Урале в районе исследования

Фото 2.

### Долинные леса на р. Кердыманшор (Полярный Урал)





и образующей разнообразные по составу и по экологическим связям ассоциации (Горчаковский, 1966, 1975; Игошина, 1964, 1966; Горчаковский, Шиятов, 1985; Морозова, 2002).

На каждой пробной площади отбирались модельные деревья — 10-20 прямостоящих неугнетенных, без признаков патологии листовенниц с диаметром ствола 10-15 см. Подбирались наиболее однообразные по морфологии модельные деревья. Исследовано более 180 деревьев 75-150 лет.

Описания лишеносинузий проводили на учетных площадках, площадью 100 см<sup>2</sup>, представляющих собой рамку длиной 20 см при ширине 5 см, с ячейками 1x1 см. Эпифитные сообщества исследовали на основании стволов и на высоте 1,3 м со стороны максимального эпифитного покрытия.

Анализировали видовой состав, видовое разнообразие, встречаемость лишайников, проективное покрытие, доминантов лишеносинузий и особенности размещения видов на стволах. Видовое разнообразие эпифитных лишайников определяли: 1) общим числом видов лишайников (видовым богатством), зарегистрированных на всех учетных площадках в данном фитоценозе; 2) числом видов эпифитов на пробной площади; 3) числом видов на одну учетную площадку (видовой насыщенностью). Встречаемость лишайников оценивали как: 1) общую встречаемость лишайников (процент учетных площадок, на которых обнаружены лишайники, от общего количества площадок), в том числе определяли встречаемость кустистых, листоватых и накипных видов; 2) встречаемость видов на пробной площади (как процент учетных площадок с присутствием вида от общего количества площадок). Данные по величинам встречаемости видов использовали для расчетов степени сходства сообществ (Василевич, 1996). Покрытие эпифитных лишайников оценивали как: 1) общее проективное покрытие лишайников на учетной площадке; 2) проективное покрытие на учетной площадке отдельных видов; 3) долю участия отдельных видов (как процент покрытия вида

от общего покрытия). Определяли частоту доминирования (как процент учетных площадок с доминированием вида).

Определяли нижнюю и верхнюю границу распространения по стволу для пяти приуроченных к основанию стволов видов лишайников: *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Biatora helvola* и для представителей рода *Cladonia* и мхов, используя сантиметровую мерную ленту длиной 2 м. Для приуроченных к кроне видов: *Lecanora hagenii* и *Melanelia olivacea* с помощью мерной ленты определяли только нижнюю границу распространения по стволу. Верхнюю границу на стволе для *Melanelia olivacea*, хорошо заметной высоко в кроне листовенниц, определяли с помощью бинокля.

Названия лишайников в тексте приведены в соответствии с «Checklist...» (Andreev et. al, 1996) и «Определитель лишайников России» (1996—2003). Таксономический, географический, экологический и морфологический анализ проведен по общепринятым методикам (Седельникова, 1990; Хермансон и др., 1998).

Гербарные образцы и полевые материалы хранятся в Экологическом научно-исследовательском стационаре ИЭРиЖ УрО РАН (г. Лабытнанги).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Различие видового состава

Видовой состав лишайников листовенницы долинных сообществ Полярного Урала и его предгорий по сравнению с другими группами лесов и редколесий наиболее беден, несмотря на приуроченность лесных фитоценозов на северном пределе их распространения к долинам рек (Рябицева, 2004, 2006 а, 2006 б).

В долинных редколесьях горно-лесного пояса Полярного Урала обнаружено 40 видов лишайников, принадлежащих 26 родам и 11 семействам лишайников. В долинных лесах найдено 44 вида из 31 рода и 10 семейств лишайников (табл. 1). Девять семейств общие: *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae*, *Alectoriaceae*, *Lecideaceae*, *Pertusariaceae*, *Bacidiaceae*,

Таксономический анализ лишайников лиственницы долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса

Показатели	Число видов	
	Редколесья долинные	Леса долинные
	<b>всего</b>	
Семейств	11	10
одновидовых семейств	5	3
Родов	26	31
одновидовых родов	18	25
Видов:	40	44
кустистых	14	16
листоватых	11	10
накипных	15	18
	<b>на высоте 1,3 м</b>	
Семейств	5	7
одновидовых семейств	3	4
Родов	13	20
одновидовых родов	11	17
Видов	18	25
	<b>на основании стволов</b>	
Семейств	11	10
одновидовых семейств	5	4
Родов	26	25
одновидовых родов	18	19
Видов	40	37

*Physciaceae*, *Mycoblastaceae*. В долинных лесах найдено больше видов в семействах *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Alectoriaceae*, *Physciaceae*, *Lecideaceae*. Виды семейств *Coniocybaceae* и *Sphaerophoraceae* найдены только в долинных редколесьях. Только в долинных лесах представлено семейство *Teloschistaceae*. В долинных редколесьях и лесах обнаружено 24 общих рода. Виды родов *Chanoteca* и *Sphaerophorus* найдены только в долинных редколесьях, только в долинных лесах найдены виды восьми родов: *Arctoparmelia*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Catillaria*, *Cladina*, *Flavocetraria*, *Hypocenomice*, *Rinodina* (табл. 5, 6).

#### Кустистые виды

На основании стволов кустистые лишайники в долинных редколесьях относятся к семействам: *Cladoniaceae* – 6 видов, *Parmeliaceae* – 4 вида, *Alectoriaceae* – 3 вида, *Sphaerophoraceae* – 1 вид. Только в долинных редколесьях на основании стволов найдены *Bryoria* sp.1., *Cladonia fimbriata*, *C. subulata*, *Sphaerophorus globosus*. В долинных лесах на основании стволов кустистые лишайники от-

носятся к семействам: *Cladoniaceae* – 7 видов, *Parmeliaceae* – 4 вида, *Alectoriaceae* – 3 вида. Только в долинных лесах на основании стволов найдена *Bryoria fremontii*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia chlorophaea*, *C. deformis*, *Flavocetraria nivalis*.

На высоте 1,3 м кустистые лишайники в долинных редколесьях относятся к семействам: *Alectoriaceae* и *Parmeliaceae* – по 1 виду. В долинных лесах на высоте 1,3 м кустистые виды относятся к трем семействам: *Parmeliaceae* – 3 вида, *Alectoriaceae* – 1 вид (табл. 5, 6).

#### Листоватые виды

Все листоватые лишайники на основании стволов и высоте 1,3 м в долинных редколесьях и лесах относятся к сем. *Parmeliaceae*. Только в долинных редколесьях на основании стволов лиственниц найдены *Parmelia omphalodes* и *Tuckermannopsis ciliaris* (табл.5, 6)

#### Накипные виды

Обнаруженные на основании стволов накипные лишайники в долинных редколесьях принадлежат к семи семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Bacidiaceae* (2 вида),

*Lecideaceae* (2 вида), *Coniocybaseae*, *Mycoblastaceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae* (по 1 виду). Только в долинных редколесьях на основании стволов найдена *Chaenotheca chrysocephala*. В долинных лесах на основании стволов накипные лишайники принадлежат к семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Lecideaceae* (3 вида), *Bacidiaceae* (2 вида), *Mycoblastaceae*, *Pertusariaceae*, *Physciaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). Только в долинных лесах на основании стволов найден *Hypocenomyce scalaris*.

На высоте 1,3 м накипные лишайники в долинных редколесьях относятся к семействам: *Lecanoraceae* (6 видов), *Bacidiaceae*, *Physciaceae* (по 1 виду). В долинных лесах на высоте 1,3 м накипные лишайники относятся к семействам: *Lecanoraceae* (5 видов), *Physciaceae* (3 вида), *Bacidiaceae*, *Mycoblastaceae*, *Teloschistaceae* (по 1 виду). Только в долинных лесах на высоте 1,3 м обнаружены *Buellia schaeereri* и *Rinodina archaea* (табл. 5,6).

В долинных редколесьях и лесах преобладают бореальные виды. Доля бореальных видов на основании стволов и на уровне 1,3 м высока и охватывает половину и более видового состава (табл. 2).

Преобладают мезофиты. Ксерофиты, псих-

рофиты и криофиты (все виды с небольшим обилием) встречаются в долинных редколесьях и лесах в основном при основании стволов лишайниц (табл. 2).

К облигатным эпифитам на основании стволов относятся от 59% видов в долинных лесах до 70% видов лишайников в долинных редколесьях. Из видов, чаще встречающихся на почве, на основании стволов в долинных редколесьях найдены виды рода *Cladonia*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria isladica*, *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*, *Sphaerophorus globosus*. В долинных лесах – виды рода *Cladina*, *Cladonia*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria isladica*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Ochrolechia frigida*. Из эпиксильных видов в долинных редколесьях здесь найдены *Cladonia fimbriata*, в долинных лесах – *Hypocenomyce scalaris*. На высоте 1,3 м облигатные эпифиты составляют 88% видов в долинных лесах и 94% видов – в долинных редколесьях. Эпиксильная *Lecanora symmicta* обнаружена в долинных редколесьях и лесах и на основании стволов и на уровне 1,3 м. В долинных лесах на уровне 1,3 м найдена эпигейная *Flavocetraria cucullata* и эпилитная *Arctoparmelia centrifuga* (табл. 2, 5, 6)

Таблица 2

**Анализ видового состава лишайников лишайниц долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса**

Показатели	Редколесья долинные		Леса долинные	
	на основании стволов	на высоте 1,3 м	на основании стволов	на высоте 1,3 м
<b>Географический анализ, число видов:</b>				
арктоальпийские	6	1	6	2
гипоарктомонтанные	5	2	4	3
монтанные	1		-	-
бореальные	22	11	19	16
мультирегиональные	6	4	8	4
<b>Экологические группы по отношению к режиму увлажнения, число видов:</b>				
ксерофиты	1	-	2	1
ксеромезофиты	-	-	-	1
мезофиты	35	18	32	23
криофиты	1	-	1	-
психрофиты	3	-	2	-
<b>Экологические группы по отношению к субстрату, число видов:</b>				
эпифиты	28	17	22	22
эпиксилы	2	1	2	1
эпигей	10	-	13	1
эпилиты	-	-	-	1

**Различие видового разнообразия**

*Общее число видов*

В долинных лесах обнаружено несколько больше видов лишайников (44 вида), чем в долинных редколесьях (40 видов). 34 вида лишайников общие. Число кустистых и накипных видов в долинных лесах выше, чем в долинных редколесьях (табл. 1).

На основании стволов число видов в долинных редколесьях немного больше, чем в долинных лесах. Найден 31 общий вид лишайников. Сходство лишенофлор, с учетом встречаемости видов (по: Василевич, 1969) 83%. Одиннадцать видов лишайников найдено на основании стволов только в долинных редколесьях, восемь видов – только в долинных лесах. По числу видов преобладают накипные и кустистые лишайники (табл. 3, 5).

Видовой состав лишайников лиственницы на высоте 1,3 м в долинных лесах разнообразнее, чем в долинных редколесьях. Найдено 17 общих видов лишайников. Сходство, с учетом встречаемости видов, 83%. Один вид обнаружен на уровне 1,3 м только в долинных редколесьях, только в долинных лесах найдено восемь видов. По числу видов преобладают накипные и листоватые лишайники. Число

кустистых видов в долинных редколесьях и лесах на уровне 1,3 м мало (табл. 4, 6).

В долинных редколесьях разница в видовом составе основания стволов и уровня 1,3 м (100% и 45% видов, сходство, с учетом встречаемости видов, 31%) более выражена, чем в долинных лесах (80% и 63% видов, сходство 33%). В долинных редколесьях представители тринадцати родов (*Alectoria*, *Bacidea*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Chanoteca*, *Cladonia*, *Imshaugia*, *Lecidea*, *Lepraria*, *Mycoblastus*, *Ochrolechia*, *Sphaerophorus*, *Usnea*) найдены только на основании стволов. В долинных лесах только на основании стволов найдены виды одиннадцати родов лишайников (*Alectoria*, *Bacidea*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Cladonia*, *Hypocenomice*, *Lecidea*, *Lecidella*, *Lepraria*, *Ochrolechia*). На уровне 1,3 м в долинных лесах видовой состав богаче, чем в долинных редколесьях. Ряд лишайников, селящихся в долинных редколесьях только на основаниях стволов (таких как *Imshaugia aleurites*, *Mycoblastus alpinus*, *Usnea hirta*), или видов, характерных для почвы или камней (*Flavocetraria cucullata*, *Arctoparmelia centrifuga*), встречаются в условиях долинных лесов и на уровне 1,3 м.

Таблица 3

**Структура сообществ лишайников лиственницы долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса на основании стволов**

Древостои долинные в горах	Ценогические показатели			
	всего	кустистых	листоватых	накипных
<b>Общее число видов:</b>				
редколесья	40	14	11	15
леса	37	14	7	16
<b>Число видов на пробной площади:</b>				
редколесья	15	3	6	6
леса	15	2	5	7
<b>Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность):</b>				
редколесья	6,7±0,3	0,7±0,1	3,8±0,1	2,1±0,1
леса	6,1±0,1	0,3±0,0	3,6±0,1	2,2±0,1
<b>Встречаемость лишайников, %:</b>				
редколесья	99	40	99	97
леса	100	24	99	99
<b>Проективное покрытие, %:</b>				
редколесья	36,4±2,8	1,0±0,1	18,9±1,7	16,5±1,8
леса	47,1±1,5	0,3±0,0	21,4±1,6	26,5±1,4
<b>Доля лишайников в покрытии, %:</b>				
редколесья	-	3	52	45
леса	-	1	44	55

*Число видов на пробной площади*

На основании стволов в долинных редколесьях на пробных площадях найдено 8-26 видов лишайников (15 видов в среднем), в долинных лесах – 7-18 видов (15 видов в среднем). Преобладают по числу видов в редколесьях накипные и листоватые лишайники, в лесах – накипные. Различий (по *U*-критерию для малых выборок, Биометрия, 1990) между долинными редколесьями и лесами по общему числу видов на пробной площади, по числу видов кустистых, листоватых и накипных лишайников нет (табл. 3).

На высоте 1,3 м в долинных редколесьях на пробных площадях найдено от 3 до 15 видов (11 видов в среднем), в долинных лесах – 10-18 видов (14 видов в среднем). Преобладают по числу видов в редколесьях накипные лишайники, в лесах – листоватые. При сравнении (по *U*-критерию) групп данных по количеству видов на пробной площади в долинных редколесьях и лесах не выявилась достоверность их различий. Разница между числом видов на пробной площади оказалась достоверной только для листоватых лишайников ( $U_{\text{ф}}=8 < U_{\text{ст}}=15$ ,  $P < 0,01$ ) (табл. 4).

*Видовая насыщенность*

На основании стволов в долинных редколесьях на учетных площадках встречается 0-14 видов лишайников (7 видов в среднем, коэф. вар. 39%), в долинных лесах – 3-10 видов (6 видов в среднем, коэф. вар. 24%). По видовой насыщенности эпифитных сообществ в редколесьях и лесах преобладают листоватые лишайники. Выявлена достоверная разница по видовой насыщенности эпифитных сообществ кустистыми ( $t=4,00$ ,  $P < 0,01$ ) видами (табл. 3).

На высоте 1,3 м в долинных редколесьях на учетных площадках найдено 0-11 видов лишайников (4 вида в среднем, коэф. вар. 81%), в долинных лесах – 0-12 видов (6 видов в среднем, коэф. вар. 53%). По видовой насыщенности в долинных редколесьях и лесах преобладают листоватые виды. Различия в числе видов на учетной площадке в редколесьях и лесах достоверны и велики ( $t=5,42$ ). Достоверно различаются эпифитные сообщества по видовой насыщенности листоватыми ( $t=4,60$ ), накипными ( $t=4,02$ ) и кустистыми ( $t=3,00$ ) ( $P < 0,01$ ) видами (табл. 4).

Таблица 4

**Структура сообществ лишайников лиственницы долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса на высоте 1,3 м**

Древостои долинные в горах	Ценоотические показатели			
	всего	кустистых	листоватых	накипных
<b>Общее число видов:</b>				
редколесья	18	2	8	8
леса	25	4	10	11
<b>Число видов на пробной площади:</b>				
редколесья	11	1	4	5
леса	14	2	7	5
<b>Число видов на учетной площадке (видовая насыщенность):</b>				
редколесья	3,6±0,3	0,4±0,0	1,6±0,2	1,5±0,2
леса	5,9±0,3	0,7±0,1	2,9±0,2	2,4±0,1
<b>Встречаемость лишайников, %:</b>				
редколесья	82	35	79	63
леса	97	51	97	90
<b>Проективное покрытие, %:</b>				
редколесья	15,4±1,9	0,3±0,0	10,9±1,5	4,2±0,6
леса	37,5±2,4	0,7±0,1	23,9±2,1	16,8±1,7
<b>Доля лишайников в покрытии, %:</b>				
редколесья	-	3	68	29
леса	-	2	58	40



## Различие встречаемости лишайников

### Общая встречаемость лишайников

Встречаемость лишайников на основании стволов и на уровне 1,3 м выше в долинных лесах. В редколесьях и лесах высока встречаемость листоватых и накипных видов. Встречаемость кустистых в два-четыре раза меньше. Особенно низка встречаемость кустистых видов на основании стволов в долинных лесах, вследствие низкой встречаемости видов кладоний и бриорий. Также, например, такие кустистые виды, как *Evernia mesomorpha*, *Usnea hirta* на основании стволов в долинных лесах не обнаружены и встречаются на стволах лиственниц только выше (табл. 3, 4, 5, 6).

### Встречаемость видов на пробной площади

#### На основании стволов

Наиболее распространены (с высокой встречаемостью,  $p \geq 50\%$  или постоянные виды) на основании стволов в долинных редколесьях четыре вида лишайников: *Vulpicida pinastri*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. В долинных лесах к вышеперечисленным видам добавляется еще *Tuckermannopsis sepincola*.

К нередким видам (с  $26\% \leq p \leq 50\%$ ) на основании стволов лиственниц в долинных редколесьях можно отнести только *Tuckermannopsis sepincola*, в долинных лесах — *Lecidea nylanderi*.

К спорадически встречающимся видам (с  $10\% \leq p \leq 25\%$ ) на основании стволов в долинных редколесьях можно отнести пять видов лишайников: *Hypogymnia physodes*, *Bryoria simplicior*, *Lepraria neglecta*, *Melanelia olivacea*, *Lecanora pulicaris*. В долинных лесах таких видов нет.

Редко встречающимися (с  $p < 10\%$ ) на основании стволов в долинных редколесьях явились 30 видов лишайников (или 75% видов), из них 13 видов (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria isladica*, *Cetrariella delisei*, *Chrysothrix chlorina*, *Cladonia chlorophaea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. subulata*, *Bacidia beckhausii*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Usnea hirta*) обнаружены единично. В долинных лесах к редко встречающимся можно отнести 31 вид (84% видов) лишайников,

14 видов (*Alectoria ochroleuca*, *Bryoria fremontii*, *B. simplicior*, *Cetraria isladica*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia chlorophaea*, *C. deformis*, *C. ochrochlora*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Hypocenomyce scalaris*, *Japewia tornoënsis*, *Lecanora symmicta*, *Lecidella euphorea*,) найдены лишь один раз (табл. 5).

Из 31 вида лишайников, найденных на основании стволов лиственниц и в редколесьях и в лесах, для четырех видов выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Lecidea nylanderi* ( $t_{\phi} = 4,21$ ), *Bryoria simplicior* ( $t_{\phi} = 4,18$ ); с вероятностью 0,95: *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi} = 2,25$ ), *Japewia tornoënsis* ( $t_{\phi} = 2,01$ ). Из ряда среагировавших видов лишайников 1 листоватый, 1 кустистый и 2 накипных (табл. 5).

#### На высоте 1,3 м

Наиболее распространена (с  $p \geq 50\%$ ) на высоте 1,3 м в долинных редколесьях только *Melanelia olivacea*. В долинных лесах наиболее распространенными явились два вида лишайников — *Melanelia olivacea* и *Lecanora hagenii*.

К нередким видам (с  $26\% \leq p \leq 50\%$ ) на высоте 1,3 м в долинных редколесьях можно отнести *Lecanora hagenii* и *Parmelia sulcata*. В долинных лесах таких видов семь: *Parmelia sulcata*, *Vulpicida pinastri*, *Bryoria simplicior*, *Amandinea punctata*, *Biatora helvola*, *Lecanora symmicta*, *Parmeliopsis ambigua*.

К спорадически встречающимся видам (с  $10\% \leq p \leq 25\%$ ) на высоте 1,3 м в долинных редколесьях отнести семь видов лишайников: *Amandinea punctata*, *Lecanora symmicta*, *Lecanora* sp., *Bryoria simplicior*, *Biatora helvola*, *Vulpicida pinastri*, *Evernia mesomorpha*, в долинных лесах четыре вида: *Hypogymnia physodes*, *Evernia mesomorpha*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Lecanora* sp.

Редких видов на высоте 1,3 м в долинных редколесьях (с  $p < 10\%$ ) девять, два из них: *Tuckermannopsis sepincola* и *Hypogymnia bitteri* — единичные находки. В долинных лесах редких видов 12, четыре их них: *Arctoparmelia centrifuga*, *Caloplaca holocarpa*, *Flavocetraria cucullata*, *Mycoblastus alpinus*, найдены лишь один раз (табл. 6).

**Встречаемость, покрытие и доля участия в покрытии видов лишайников лиственницы долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса на основании стволов**

Виды	Встречаемость*, %:		Покрытие**, %:		Доля вида в покрытии, %:	
	редколесья	леса	редколесья	леса	редколесья	леса
	долинные	долинные	долинные	долинные	долинные	долинные
<i>Vulpicida pinastri</i>	96 (88-99)	95 (90-99)	4,2±0,7	6,4±0,6	13,0	10,8
<i>Biatora helvola</i>	92 (83-96)	98 (94-100)	11,8±1,8	28,6±1,5	36,3	48,3
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	92 (83-96)	88 (81-93)	4,6±1,0	5,3±0,6	14,2	8,9
<i>P. hyperopta</i>	88 (78-93)	92 (85-96)	6,3±1,1	13,2±1,2	19,4	22,3
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	51 (43-60)	60 (50-70)	0,9±0,3	0,9±0,1	2,9	1,5
<i>Lecanora pulicaris</i>	17 (10-27)	8 (4-15)	0,1±0,1	0,1±0,0	0,4	0,1
<i>Melanelia olivacea</i>	18 (11-28)	13 (8-21)	0,2±0,1	0,3±0,1	0,6	0,4
<i>Lecidea meiocarpa</i>	4 (1-12)	13 (8-21)	0,1±0,0	0,1±0,1	0,1	0,2
<i>Hypogymnia physodes</i>	21 (13-32)	8 (4-15)	0,5±0,3	0,2±0,1	1,4	0,3
<i>Bryoria simplicior</i>	21 (13-32)	1 (0-5)	0,2±0,1	+	0,7	+
<i>Cladonia spp.</i>	19 (12-30)	11 (6-18)	0,3±0,1	0,2±0,1	0,8	0,4
<i>Parmelia sulcata</i>	7 (3-15)	4 (2-10)	+	0,1±0,1	0,1	0,1
<i>Lecidea nylanderii</i>	11 (6-20)	36 (26-46)	0,8±0,5	1,5±0,4	2,4	2,5
<i>Lecanora hagenii</i>	11 (6-20)	9 (5-16)	0,2±0,2	0,2±0,1	0,6	0,3
<i>Lepraria neglecta</i>	19 (12-30)	13 (8-21)	1,1±0,3	0,5±0,2	3,3	0,8
<i>Japewia tornöensis</i>	7 (3-15)	1 (0-5)	+	+	0,1	+
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Ochrolechia spp.</i>	14 (8-24)	6 (3-12)	0,3±0,1	0,1±0,0	0,9	0,1
<i>Mycoblastus spp.</i>	7 (3-15)	6 (3-12)	0,2±0,1	0,1±0,0	0,5	0,1
<i>Amandinea punctata</i>	7 (3-15)	3 (1-8)	+	+	0,1	+
<i>Evernia mesomorpha</i>	3 (1-10)	-	+	-	+	-
<i>Ochrolechia frigida</i>	10 (5-19)	3 (1-8)	0,1±0,1	+	0,3	+
<i>Cetraria isladica</i>	1 (0-7)	1 (0-5)	+	+	0,1	+
<i>Bacidia beckhausii</i>	1 (0-7)	8 (4-15)	+	0,7±0,3	+	1,1
<i>Bryoria fremontii</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Lecanora symmicta</i>	4 (1-12)	1 (0-5)	+	+	0,1	+
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1 (0-7)	1 (0-5)	+	+	0,1	+
<i>Bryoria sp. 1</i>	3 (1-10)	-	+	-	0,1	-
<i>Lecanora sp.</i>	6 (2-13)	4 (2-10)	+	0,7±0,4	+	1,2
<i>Cladonia ecmocyna</i>	6 (2-13)	4 (2-10)	+	+	0,1	0,1
<i>Bryoria spp.</i>	1 (0-7)	2 (0-6)	+	+	+	+
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Usnea hirta</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>Cladonia pleurota</i>	3 (1-10)	2 (0-6)	+	+	0,1	0,1
<i>C. cornuta</i>	1 (0-7)	2 (0-6)	+	+	0,1	+
<i>Hypogymnia bitteri</i>	3 (1-10)	-	0,1±0,1	-	0,2	-
<i>Cetrariella delisei</i>	1 (0-7)	2 (0-6)	+	+	+	+
<i>Flavocetraria nivalis</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Imshaugia aleurites</i>	3 (1-10)	-	0,1±0,1	-	0,3	-
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1 (0-7)	1 (0-5)	+	+	+	+
<i>Mycoblastus alpinus</i>	1 (0-7)	1 (0-5)	+	+	+	+
<i>Cladonia ochrochlora</i>	3 (1-10)	1 (0-5)	0,1±0,1	+	0,2	+
<i>Parmelia omphaiodes</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>Caloplaca holocarpa</i>	-	4 (2-10)	-	+	-	+
<i>Lecidella euphorea</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Chrysothrix chlorina</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>Cladonia fimbriata</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>C. subulata</i>	1 (0-7)	-	0,1±0,1	-	0,3	-
<i>Sphaerophorus globosus</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>Tuckermannopsis ciliaris</i>	1 (0-7)	-	+	-	+	-
<i>Cladina arbuscula</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+
<i>Cladonia deformis</i>	-	1 (0-5)	-	+	-	+

\* – в скобках нижняя и верхняя доверительные границы; значения границ соответствуют доверительной вероятности 0,95; \*\* – средняя арифметическая, сопровождаемая ошибкой; «-» – отсутствие вида; «+» – покрытие и доля участия вида менее 0,1%

**Встречаемость, покрытие и доля участия в покрытии видов лишайников лиственницы долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса на высоте 1,3 м**

Виды	Встречаемость*, %:		Покрытие**, %:		Доля вида в покрытии, %:	
	редколесья долинные	леса долинные	редколесья долинные	леса долинные	редколесья долинные	леса долинные
<i>Melanelia olivacea</i>	78 (67-86)	90 (82-94)	11,7±1,5	20,8±1,9	66,2	49,4
<i>Lecanora hagenii</i>	40 (32-48)	79 (70-86)	1,8±0,7	9,5±1,1	10,4	22,6
<i>Vulpicida pinastri</i>	19 (12-30)	45 (36-55)	0,2±0,1	0,4±0,1	1,0	1,0
<i>Parmelia sulcata</i>	34 (26-41)	55 (45-64)	0,4±0,1	1,9±0,3	2,5	4,5
<i>Amandinea punctata</i>	28 (21-35)	38 (29-48)	0,3±0,1	0,7±0,1	1,8	1,6
<i>Biatora helvola</i>	19 (12-30)	37 (28-46)	0,5±0,2	1,8±0,6	3,0	4,4
<i>Bryoria simplicior</i>	21 (13-32)	38 (29-48)	0,2±0,1	0,4±0,1	1,2	0,9
<i>Lecanora symmicta</i>	24 (15-35)	36 (27-45)	0,3±0,1	0,3±0,0	1,5	0,7
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	9 (4-18)	35 (26-44)	0,1±0,1	0,4±0,1	0,6	0,9
<i>Evernia mesomorpha</i>	18 (10-28)	24 (16-33)	0,1±0,0	0,3±0,1	0,7	0,6
<i>Japewia tornoënsis</i>	12 (6-22)	12 (7-20)	0,2±0,1	0,1±0,1	1,2	0,3
<i>Lecanora sp.</i>	22 (14-33)	22 (15-31)	1,6±0,5	4,6±1,2	8,8	10,9
<i>Hypogymnia physodes</i>	4 (2-12)	31 (22-40)	+	0,5±0,1	0,2	1,2
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	9 (4-18)	23 (15-32)	0,1±0,0	0,2±0,1	0,3	0,5
<i>Lecanora pulicaris</i>	3(1-10)	3 (1-9)	+	+	0,1	+
<i>Bryoria spp.</i>	3 (1-10)	3 (1-9)	+	+	0,2	0,1
<i>Lecidella euphorea</i>	7 (3-16)	-	+	-	0,2	-
<i>Flavocetraria cucullata</i>	-	1 (0-6)	-	+	-	+
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	1 (0-8)	6 (3-13)	+	0,1±0,0	+	0,1
<i>Usnea hirta</i>	-	3 (1-9)	-	+	-	+
<i>Hypogymnia bitteri</i>	1 (0-8)	4 (2-10)	+	0,1±0,0	+	0,1
<i>Mycoblastus alpinus</i>	-	1 (0-6)	-	+	-	+
<i>Imshaugia aleurites</i>	-	2 (1-7)	-	+	-	+
<i>Rinodina archaea</i>	-	2 (1-7)	-	+	-	+
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	-	1 (0-6)	-	+	-	+
<i>Caloplaca holocarpa</i>	-	1 (0-6)	-	+	-	+
<i>Buellia schaereri</i>	-	2 (1-7)	-	+	-	+

\* – в скобках нижняя и верхняя доверительные границы; значения границ соответствуют доверительной вероятности 0,95; \*\* – средняя арифметическая, сопровождаемая ошибкой; «-» – отсутствие вида; «+» – покрытие и доля участия вида менее 0,1%

Из 17 видов лишайников, найденных на лиственнице на уровне 1,3 м и в редколесьях и в лесах, для девяти видов выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площади, с вероятностью 0,99: *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=5,50$ ), *Hypogymnia physodes* ( $t_{\phi}=4,32$ ), *Parmeliopsis ambigua* ( $t_{\phi}=3,99$ ), *Vulpicida pinastri* ( $t_{\phi}=3,78$ ), *Parmelia sulcata* ( $t_{\phi}=2,72$ ), *Biatora helvola* ( $t_{\phi}=2,63$ ); с вероятностью 0,98: *Bryoria simplicior* ( $t_{\phi}=2,52$ ), *Parmeliopsis hyperopta* ( $t_{\phi}=2,41$ ); с вероятностью 0,95: *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=2,14$ ). Из ряда среагировавших видов лишайников 1 кустистый вид, 6 листоватых и 2 накипных (табл. 6).

### Различие покрытия лишайников

#### Общее покрытие

Общее покрытие лишайников на основании стволов лиственниц в долинных редколесьях по разным пробным площадям находится в пределах 15-48% (в среднем 36%, коэфф. вар. 60%), в долинных лесах – в пределах 28-59% (в среднем 47%, коэфф. вар. 31%). Разница в общем покрытии достоверна ( $t=3,37$ ,  $P<0,01$ ) (табл. 3).

Общее покрытие лишайников на высоте 1,3 м в долинных редколесьях по разным пробным площадям изменяется от 1 до 34% (в среднем 15%, коэфф. вар. 98%), в долинных лесах – от 7 до 57% (в среднем 37%, коэфф.

вар. 63%). Разница в общем покрытии достоверна и высока ( $t=7,22$ ,  $P<0,01$ ) (табл. 4).

#### *Покрытие морфологических групп*

На основании стволов листовенниц покрытие листоватых видов, которое складывается в основном за счет *Parmeliopsis hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, и накипных видов за счет, в основном, *Biatora helvola*, выше в долинных лесах. Покрытие кустистых видов мало, но в долинных редколесьях втрое выше. Достоверна разница в покрытии кустистых ( $t=7,00$ ) и накипных ( $t=4,39$ ) видов ( $P<0,01$ ) (табл. 3).

На высоте 1,3 м покрытие кустистых, листоватых (в основном за счет покрытия *Melanelia olivacea*) и накипных лишайников (за счет *Lecanora hagenii*, *Lecanora* sp., *Biatora helvola*) выше в долинных лесах. Покрытие кустистых видов также мало, но вдвое выше в долинных лесах. Достоверна разница в покрытии накипных ( $t=6,99$ ), листоватых ( $t=5,04$ ) и кустистых ( $t=4,00$ ) видов ( $P<0,01$ ) (табл. 4).

#### *Покрытие видов*

##### На основании стволов

К видам с относительно высоким покрытием (5% и более) на учетных площадках на основании стволов листовенниц в долинных редколесьях можно отнести только три вида: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*. В долинных лесах – четыре вида: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*.

Невысокое покрытие (0,1-5%) на основании стволов в долинных редколесьях имеют 15 видов лишайников, в долинных лесах – 11 видов. Покрытие 22 видов в долинных редколесьях и 22 видов в долинных лесах менее 0,1%.

Достоверной разницы между долями участия видов в покрытии на основании стволов в долинных редколесьях и лесах нет (табл. 5).

##### На высоте 1,3 м

К видам с относительно высоким покрытием на высоте 1,3 м в долинных редколесьях можно отнести только *Melanelia olivacea*. В долинных лесах таких видов три: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii* и *Lecanora* sp.

Невысокое покрытие на уровне 1,3 м в долинных редколесьях имеют 12 видов лишай-

ников, в долинных лесах – 13 видов. Покрытие 5 видов в долинных редколесьях и 9 видов в долинных лесах менее 0,1%.

Достоверная разница между долями участия видов в покрытии на высоте 1,3 м выявлена для двух видов лишайников, с вероятностью 0,95: *Melanelia olivacea* ( $t_{\phi}=2,20$ ), *Lecanora hagenii* ( $t_{\phi}=2,08$ ) (табл. 6).

#### *Доминирование видов*

Чаще доминируют (на >5% учетных площадок) на основании стволов листовенниц в эпифитных синузиях долинных редколесий четыре вида лишайников: *Biatora helvola* (частота доминирования 43%), *Parmeliopsis hyperopta* (11%), *Vulpicida pinastri* (11%), *Parmeliopsis ambigua* (9%). В долинных лесах чаще доминируют два вида: *Biatora helvola* (68%) и *Parmeliopsis hyperopta* (17%).

На высоте 1,3 м чаще доминирует в эпифитных синузиях долинных редколесий только *Melanelia olivacea* (частота доминирования 71%). В долинных лесах чаще доминируют три вида: *Melanelia olivacea* (62%), *Lecanora hagenii* (20%) и *Lecanora* sp. (9%).

#### **Распределение видов лишайников по стволу**

##### Нижняя часть ствола

Разница в расположении нижней границы на стволе в долинных редколесьях и лесах существенно отличается для двух приуроченных к основанию видов лишайников: *Parmeliopsis ambigua* ( $t=4,63$   $P<0,01$ ) и *Tuckermannopsis septincola* ( $t=2,34$ ,  $P<0,02$ ) (табл. 7).

Достоверная разница в расположении верхней границы видов на стволе листовенниц обнаружена для трех приуроченных к основанию видов лишайников, с вероятностью 0,99: *Parmeliopsis hyperopta* ( $t=3,18$ ), *P. ambigua* ( $t=3,24$ ), *Vulpicida pinastri* ( $t=2,87$ ) и видов мхов ( $t=3,16$ ) (табл. 7).

##### Средняя и верхняя часть ствола

Разница в расположении нижней границы в долинных редколесьях и лесах для приуроченных к кроне видов *Melanelia olivacea* и *Lecanora hagenii* не выявлена (табл. 8).

Для *Melanelia olivacea* есть достоверная разница в расположении верхней границы на стволе листовенниц ( $t=3,75$ ,  $P<0,01$ ) (табл. 8).



Таблица 7

**Изменение высоты поднятия по стволу приуроченных к основанию видов в долинных редколесьях и лесах горно-лесного пояса**

Виды лишайников	Высота поднятия лишайников, см	
	Редколесья долинные	Леса долинные
<b>Верхняя граница на стволе</b>		
<i>Biatora helvola</i>	64,9±9,4	82,4±4,1
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	29,2±4,5	36,7±4,1
<i>Vulpicida pinastris</i>	33,8±5,1	53,9±4,8
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	25,2±3,5	40,3±3,2
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	30,8±4,7	51,9±4,5
<i>Cladonia spp.</i>	6,5±1,0	7,5±1,1
<b>мхи</b>	2,0±0,2	4,0±0,6
<b>Нижняя граница на стволе</b>		
<i>Tuckermannopsis sepincola</i>	11,1±1,7	17,6±2,2
<i>Biatora helvola</i>	9,2±1,4	12,3±1,1
<i>Vulpicida pinastris</i>	6,4±1,0	6,5±1,0
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	3,5±0,5	9,1±1,1
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	1,6±0,2	2,0±0,3
<i>Cladonia spp.</i>	0,0±0,0	0,7±0,1
<b>мхи</b>	0,0±0,0	0,0±0,0

Таблица 8

**Изменение высоты поднятия по стволу приуроченных к кроне видов в долинных редколесьях и лесах горно-лесного пояса**

Виды лишайников	Высота поднятия лишайников, см	
	Редколесья долинные	Леса долинные
<b>Верхняя граница на стволе</b>		
<i>Melanelia olivacea</i>	791,9±31,6	965,0±33,7
<b>Нижняя граница на стволе</b>		
<i>Melanelia olivacea</i>	140,5±9,7	129,6±13,1
<i>Lecanora hagenii</i>	122,5±17,9	98,7±6,3

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Проведен сравнительный анализ видового состава, распределения видов на стволах, структуры эпифитных лишайниковых сообществ долинных редколесий и лесов горно-лесного пояса Полярного Урала, находящихся на сходной высоте над уровнем моря.

1) На стволах лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) на восточном макросклоне Полярного Урала в долинных редколесьях эпифитные сообщества формируют 40 видов лишайников из 26 родов и 11 семейств. В до-

линных лесах найдено 44 вида из 31 рода и 10 семейств лишайников.

В долинных лесах найдено больше видов в семействах *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Alectoriaceae*, *Physciaceae*, *Lecideaceae*. Только в долинных лесах найдены виды восьми родов: *Arctoparmelia*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Catillaria*, *Cladina*, *Flavocetraria*, *Hypocenomice*, *Rinodina*. Только в долинных редколесьях найдены виды родов *Chanoteca* и *Sphaerophorus*.

На основании стволов лиственниц в долинных редколесьях найдено 40 видов лишайников, в долинных лесах – 37 видов. Семь видов лишайников: *Bryoria* sp.1., *Chaenotheca chrysocephala*, *Cladonia fimbriata*, *C. subulata*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus*, *Tuckermannopsis ciliaris*, найдены на основании стволов лиственниц только в долинных редколесьях. Шесть видов встретились на основании стволов только в долинных лесах: *Bryoria fremontii*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia chlorophaea*, *C. deformis*, *Flavocetraria nivalis*, *Hypocenomyce scalaris*.

На уровне 1,3 м в долинных лесах видовой состав богаче (25 видов), чем в долинных редколесьях (18 видов). Два вида лишайников встретились на 1,3 м только в долинных лесах: *Buellia schaereri* и *Rinodina archaea*.

Преобладают по числу видов в долинных редколесьях и лесах на основании стволов накипные и кустистые лишайники, на уровне 1,3 м – накипные и листоватые.

Доля бореальных видов в долинных редколесьях и лесах на основании стволов и на уровне 1,3 м высока и охватывает половину и более видового состава. Преобладают мезофиты. Ксерофиты, психрофиты и криофиты (все с небольшим обилием) встречаются в основном при основании столов. К облигатным эпифитам на основании стволов относятся от 59% видов в долинных лесах до 70% видов лишайников в долинных редколесьях. На высоте 1,3 м облигатные эпифиты составляют 88% видов в долинных лесах и 94% видов – в долинных редколесьях.

2) Число видов на пробную площадь на основании стволов равно 15 видам в среднем в долинных редколесьях и лесах. На высоте



1,3 м на пробных площадях в редколесьях найдено 11 видов лишайников, в лесах — 14 видов в среднем. Преобладают на основании стволов в редколесьях накипные и листоватые лишайники, в лесах — накипные. На высоте 1,3 м в редколесьях преобладают накипные лишайники, в лесах — листоватые. Выявлена достоверная разница в лесах и редколесьях на уровне 1,3 м между числом видов листоватых лишайников.

Видовая насыщенность эпифитных лишайников на основаниях стволов листовенниц в долинных редколесьях составляет 7 видов, в лесах — 6 видов в среднем. Преобладают листоватые лишайники. Достоверна разница по числу кустистых видов. Видовая насыщенность на высоте 1,3 м — 4 вида в долинных редколесьях и 6 видов лишайников в среднем в долинных лесах, выявлены достоверные отличия. Существенно различаются эпифитные сообщества по видовой насыщенности листоватыми, накипными и кустистыми видами.

3) Встречаемость лишайников на основании стволов и на уровне 1,3 м выше в долинных лесах. В редколесьях и лесах высока встречаемость листоватых и накипных видов, встречаемость кустистых в два-четыре раза меньше. Особенно низка встречаемость кустистых видов на основании стволов в долинных лесах, вследствие низкой встречаемости видов кладоний и бриорий.

Наиболее распространены на основании стволов в долинных редколесьях четыре вида лишайников: *Vulpicida pinastri*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. В долинных лесах — пять видов: *Vulpicida pinastri*, *Biatora helvola*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Tuckermannopsis sepincola*. На уровне 1,3 м наиболее распространенными в долинных лесах явились два вида лишайников: *Melanelia olivacea* и *Lecanora hagenii*, в долинных редколесьях — только *Melanelia olivacea*.

Для 4 видов лишайников, найденных на листовеннице на основании стволов в долинных лесах и редколесьях: *Lecidea nylanderii*, *Bryoria simplicior*, *Hypogymnia physodes*, *Japewia tornöensis*, выявлена достоверная разница по значениям встречаемости на пробной площа-

ди. На высоте 1,3 м достоверная разница по значениям встречаемости обнаружена для 9 видов: *Lecanora hagenii*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastri*, *Parmelia sulcata*, *Biatora helvola*, *Bryoria simplicior*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Melanelia olivacea*.

4) Общее покрытие лишайников на основании стволов листовенниц в долинных редколесьях в среднем 36%, в долинных лесах — 47%. В долинных редколесьях выше покрытие листоватых видов, в долинных лесах — накипных. Выявлена достоверная разница в общем покрытии на основании стволов, в покрытии кустистых и накипных видов.

Общее покрытие на высоте 1,3 м в долинных редколесьях 15% в среднем, в горных лесах — 41%. В долинных редколесьях и лесах выше покрытие листоватых видов. Существенна разница в общем покрытии, в покрытии накипных, листоватых и кустистых видов.

К видам с относительно высоким покрытием на основании стволов листовенницы в редколесьях можно отнести три вида лишайников: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*. В лесах — четыре вида: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*. На высоте 1,3 м к видам с относительно высоким покрытием в редколесьях можно отнести только *Melanelia olivacea*. В лесах таких видов три: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii* и *Lecanora* sp. Достоверной разницы между долями участия видов в покрытии на основании стволов в долинных редколесьях и лесах нет. На высоте 1,3 м достоверна разница для *Melanelia olivacea* и *Lecanora hagenii*.

Чаще доминируют в лишайниковых синузиях на основании стволов в долинных редколесьях четыре вида лишайников: *Biatora helvola*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*. В долинных лесах — два вида: *Biatora helvola* и *Parmeliopsis hyperopta*. На высоте 1,3 м чаще доминирует на листовеннице в эпифитных синузиях долинных редколесий только *Melanelia olivacea*. В долинных лесах чаще доминируют три вида: *Melanelia olivacea*, *Lecanora hagenii*, *Lecanora* sp.

5) Для двух приуроченных к основанию

стволов видов: *Parmeliopsis ambigua* и *Tuckermanniopsis sepicola*, в долинных редколесьях и лесах выявлена существенная разница в расположении нижней границы на стволе. Разница в расположении верхней границы обнаружена для трех видов: *Parmeliopsis hypoptera*, *P. ambigua*, *Vulpicida pinastri*. Для приуроченных к кроне видов есть достоверные различия в расположении верхней границы на стволе для *Melanelia olivacea*.

Исследование распределения лишайников на стволах, видового состава и количественных показателей приводит к выводу о наличии значимых различий, свидетельствующих о чувствительности эпифитных лишайников к комплексу условий среды, формирующих специфику долинных редколесий и лесов Полярного Урала.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Биометрия: 1990. Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк.: 1-352.
- Бязров Л.Г. 2002. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир: 1-336.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука: 1-232.
- Горчаковский П.Л. 1966. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 48. Свердловск: Изд. УФАН СССР: 1-270.
- Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука: 1-283.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. 1985. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука: 1-208.
- Игошина К.Н. 1966. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.-Л.: 135-223.
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. и др. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука: 1- 251.
- Морозова Л.М. 2002. Современное состояние растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 10. Салехард: 78-89.
- Определитель лишайников России / Под ред. Н.С. Голубковой. СПб. 1996. Вып. 6: 1-203; 1998. Вып. 7: 1-166; 2003. Вып. 8: 1-277.
- Рябицева Н.Ю. 2004. Видовое разнообразие лишайников лиственницы сибирской в лесах Полярного Урала // Научный вестник. Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 3 (29). Салехард: 23-29.
- Рябицева Н.Ю. 2006 а. Видовое разнообразие эпифитных лишайников лиственницы сибирской в редколесьях Полярного Урала // Научный вестник. Вып. 1 (38). Салехард: 17-26.
- Рябицева Н.Ю. 2006 б. Видовое разнообразие лишайников на лиственнице в лесах и редколесьях Полярного Урала и его предгорий // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения Всеволода Павловича Савича. СПб: 204-209.
- Седельникова Н.В. 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск: 1-175.
- Хермансон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И. 1998. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар: 1-136.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. 1996. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist 99(2): 137-169.
- Insarov G. & B. Schroeter. 2002. Lichen monitoring and climate change. Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens: 183-201.

СОСТАВ И СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА  
ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА Р. ТАЗ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

*М.И. Ярушина*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук.  
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: nvl@ipae.uran.ru*

В связи с интенсивным освоением севера Западной Сибири возрастает степень антропогенной нагрузки на все компоненты природных ландшафтов, значительно ускоряются процессы деградации природных комплексов. Экологическая ситуация во многих районах уже вызывает серьезные опасения за сохранность присущего им биологического разнообразия.

Одним из районов перспективного освоения нефтегазовых месторождений является территория бассейна р. Таз, которая до настоящего момента была в меньшей степени затронута антропогенным воздействием. В ее недрах сконцентрированы огромные запасы углеводородного сырья.

При оценке степени антропогенного воздействия на биоценозы водных экосистем высоких широт фоновые данные практически отсутствуют. В связи с этим представляет интерес изучение высококачественных компонентов биоты водных экосистем, не затронутых хозяйственной деятельностью. Состав водорослей, развивающихся в том или ином водоеме, является интегральным показателем совокупного воздействия факторов среды на его биоту и на сообщества первичных продуцентов, характеризует изменения состояния водоема, уровень трофии и степень загрязнения вод (Охапкин, 1998).

В основу настоящей работы положены результаты изучения фитопланктона р. Таз и его притоков с целью выявления структуры фитоценозов и особенностей их временной и пространственной динамики.

Сведения об альгофлоре водоемов бассейна р. Таз единичны (Миронова, Покровская, 1967, 1972; Скабичевский, 1967). Первые, далеко не полные данные о водорослях фитопланктона р. Таз имеются в работе А.П. Скабичевского (1967), где на основании проб фитопланктона, собранных в июле 1965 г. в

Тазовской губе у пос. Находка и в низовьях реки на створах у пос. Тазовский и в устье реки, приведен сводный список обнаруженных видов. Всего выявлено 75 таксонов рангом ниже рода, из них синезеленые составляют 18 таксонов, диатомовые – 20, золотистые – 3, зеленые – 32, эвгленовые – 2. Автором указано, что видовой состав фитопланктона на всех створах сравнительно сходен. Основная роль в формировании биомассы принадлежала диатомовым водорослям, особенно представителям рода мелозира, хотя количественные данные не указаны.

Первые единичные данные о количественном развитии фитопланктона в р. Таз упоминаются в работе Н.Я. Мироновой и Т.Н. Покровской (1972). По результатам исследований в июле 1966 г. численность фитопланктона в р. Таз близ пос. Часелька составляла 13,9 млн. кл/л, а биомасса – 8 мг/л (цит. по А.П. Матковскому, 2006). По численности и биомассе доминировали синезеленые (70,6% и 60,8%, соответственно) и диатомовые (28,7% и 38,6%) водоросли. Наиболее полно авторами изучено количественное развитие фитопланктона в 9 разнотипных озерах в бассейне среднего течения р. Таз (Миронова, Покровская, 1967, 1972), расположенных в основном в левобережье р. Таза, и в нескольких озерах в надпойменной террасе правого берега Таза, расположенных в междуречье рр. Ундылькы и Кыпаки. За период исследования в июле и августе 1966 г. в планктоне озер было выявлено 43 видовых и внутривидовых таксона. Наибольшим видовым обилием отличались зеленые – 22 (из них 11 – десмидиевые, а 9 – хлорококковые) и синезеленые водоросли – 15 видовых и внутривидовых таксона. Однако в отдельных озерах количество выявленных видов колебалось от 3 до 17 таксонов. В количественном отношении почти во всех озерах преобладали синезеле-

ные водоросли и лишь в отдельных – зеленые. Диатомовые водоросли малочисленны. Наибольшего развития фитопланктон имел в пойменных озерах, где в августе наблюдалось цветение синезеленых. Максимальные величины численности и биомассы составляли соответственно 111,3 млн. кл/л и 55,4 мг/л. При этом максимальные суточные величины фотосинтеза достигали 3,9-5,89 мг O<sub>2</sub> л/сут. Процессы продуцирования органического вещества в несколько раз превышали деструкцию, что свидетельствует о поступлении в водоем аллохтонного органического вещества (Миронова, Покровская, 1967, 1972). Другие типы озер отличались не только бедностью видового состава фитопланктона, но и низкой продуктивностью, что характерно для водных экосистем высоких широт (Грезе, 1957; Щур, 2006). Таким образом, в 1960-е годы в озерах бассейна р. Таз, Тазовской губе и нижнем течении р. Таз выявлено 100 таксонов водорослей, из которых 17 идентифицированы до рода.

## РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Таз – одна из крупных рек России, вместе со своими притоками имеет большое значение в естественном воспроизводстве ценных сиговых рыб. Территория бассейна Таза, площадью 150 тыс. км<sup>2</sup>, занимает обширный район северо-восточной части Западно-Сибирской равнины между 62° и 68° северной широты и 78°-86° восточной долготы и представляет собой плоскую, пологоволнистую, местами холмистую равнину с абсолютными высотами, не превышающими 250-285 м. На севере она граничит с бассейном Мессояхи, на востоке – с бассейном Енисея, на юге – с Обским бассейном, на западе – с бассейном Пура. Свое начало р. Таз берет в пределах Верхнетазовской возвышенности из двух небольших озер Тыньль-ту и Кулы-ту, расположенных вблизи водораздела с р. Елогуй в зоне таежных лесов (Шухов, 1915). На своем протяжении река пересекает также зону лесотундры и тундры и впадает в Тазовскую губу несколькими протоками и рукавами. Длина водотока составляет 1401 км.

Основным гидрографическим объектом бассейна являются реки. Особенно их много в верхнем и среднем участках бассейна. В р. Таз впадает 356 притоков первого порядка. Большинство водотоков (89%) имеют длину менее 10 км, рек с длиной более 100 км – 52.

Бассейн Таза изобилует мелкими и крупными озерами (свыше 35 тысяч). Из указанного количества 4638 озер являются пойменными. Подавляющее большинство водоемов расположено среди болот, которые занимают около 38% территории. Свыше 98% водоемов имеют площадь менее 1 км<sup>2</sup>. Озер площадью до 10 км<sup>2</sup> насчитывается около 650, их суммарная площадь – 1340 км<sup>2</sup>. В пойме многочисленны озера-старицы, заливаемые в половодье (Ресурсы..., 1973).

Основная часть озер и озерных групп сосредоточена на пониженной левобережной части бассейна. Самая большая из них по занимаемой площади – система Чертовых озер. Наиболее крупные в этой озерной системе оз. Чертово – его площадь 111 км<sup>2</sup> и Верхнее Чертово – 29,5 км<sup>2</sup>. К группе средних озер, площадью до 100 км<sup>2</sup>, относятся 17 водоемов. В большинстве своем озера мелководны – до 2-3 м, и лишь у некоторых глубина достигает 20-25 м.

Озера разнообразны по своему происхождению, размерам, минерализации и химическому составу, водному и ледовому режиму, ресурсам. Наиболее часто встречаются озера термокарстового происхождения (Миронова и др., 1967, 1972).

В среднем и нижнем течении русло р. Таз извилистое, изобилует протоками, достигающими нескольких десятков километров, наиболее крупные из них – Пеляжья и Малый Таз. Равнинность территории обуславливает повышенную извилистость рек и слабое их течение. Коэффициент извилистости для реки Таз – 1,62. Ширина реки в верхнем течении около 80 м, в среднем – порядка 400 м, а в нижнем течении – до 1 км.

Таз является сравнительно мелководной рекой. Глубина изменяется от 0,8 до 3 м в верхнем течении, и до 10-15 м – в низовьях. В межень в верховьях Таза средняя скорость



течения не превышает 0,7 м/с, в низовьях — 0,3-0,4 м/с, что способствует отложению наносов в русле и образованию песчаных кос и отмелей. Долина р. Таз широкая — до 20 км, ее правый склон более крутой, с выраженной прирусловой террасой. Пойма реки двусторонняя, в левобережной части ее ширина достигает до 4 км, в правобережной — около 16 км (Ресурсы..., 1973).

По характеру водного режима река относится к группе рек с весенним половодьем, низкой зимней меженью и осенними паводками. От верховьев к низовьям поверхностный сток с площади водосбора увеличивается, подземный сток уменьшается. Общий объем весеннего речного стока составляет от 56 до 77% от годового. Он играет важную роль в переносе и переотложении речных наносов, изменяя морфологию русла.

Температура воды постепенно снижается вниз по течению и сильно изменяется по годам: у пос. Сидоровск в июне колеблется от 3,7 до 11,4°C, а у пос. Тазовский — от 0,2 до 9,2°C. Максимальные температуры воды наблюдаются в середине — конце июля, так, у пос. Сидоровск отмечена температура +25,4°C (Ресурсы..., 1973).

Один из крупных правых притоков р. Таз, р. Худосей, имеющий важное рыбохозяйственное значение, впадает в р. Таз на 412 км от устья. Длина р. Худосей — 409 км, площадь бассейна — 11,2 тыс. км<sup>2</sup>. Истоки реки находятся в южной части Нижнеенисейской возвышенности. Бассейн расположен в лесотаежной зоне. В бассейне реки — свыше 630 водотоков, почти 570 из них имеют длину менее 10 км (к последним относится р. Карсавинская), и пять притоков — более 100 км, в том числе правобережный приток р. Покалькы. Площадь ее водосбора составляет 1760 км<sup>2</sup>. В нее впадает 22 притока длиной менее 10 км.

Питание рек в бассейне Таза — преимущественно снеговое. По химическому составу, согласно классификации О.А. Алекина (1970), воды рек бассейна Таза мало-минерализованные (с минерализацией до 300 мг/дм<sup>3</sup> в период летней межени),

гидрокарбонатного класса, в среднем и нижнем течении кальциево-магниево-натриевой группы, а в верховьях — натриевой группы. Малая минерализация речных вод напрямую связана с климатом (обилие осадков, малое испарение, низкие температуры воздуха) и наличием многолетнемерзлых пород, ограничивающих поступление в реки более минерализованных грунтовых вод. Активная реакция среды в рр. Таз и Худосей близка к нейтральной, и изменяется от слабокислой (в период весеннего паводка) до слабощелочной к осени. Величины окисляемости отражают наличие повышенного содержания органического вещества в воде, в основном гумусовых соединений. (Государственный..., 1984).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исходным материалом для наших исследований послужили сборы фитопланктона в августе — октябре 2001 г. и июне — августе 2005 г. в р. Таз на створах: верхнее течение (выше пос. Толькы — створ I); среднее — створы II, III, IV — выше, в самом пос. Красноселькуп и ниже его; нижнее течение — севернее урочища Надо-Марра, а также в правобережных притоках: реках Худосей, Карсавинская, Покалькы (рис. 1).

Количественные пробы фитопланктона отбирались из поверхностного слоя воды. Фиксировали и обрабатывали пробы в соответствии с общепринятыми методами (Кузьмин, 1975; Водоросли, 1989). Для идентификации диатомовых водорослей изготавливали постоянные препараты (Балонов, 1975). Водоросли изучали с помощью светового микроскопа «Ergaval» Karl Zeiss Jena с увеличением от х640 до х1600. При определении водорослей использовался ряд определителей, атласов и монографий отечественных и зарубежных специалистов: Определитель пресноводных водорослей СССР (1951-1982); Bacillariophyceae (2/1-2/4) (Süßwasserflora von Mitteleuropa) (1986-1991); Флора споровых растений СССР, т. 5 (1960); Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР (1990).



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

За период исследования фитопланктон водотоков бассейна р. Таз был представлен 346 видовыми и внутривидовыми таксонами водорослей из 99 родов, 7 отделов: синезеленые – 41, эвгленовые – 20, динофитовые – 3, хризофитовые – 26, диатомовые – 153, желтозеленые – 6, зеленые – 97 таксонов. Из них впервые для бассейна Таза отмечен 301 таксон рангом ниже рода. Наибольшим видовым разнообразием отличались диатомовые водоросли – 114 видов (153 вида с разновидностями) из 34 родов, что составляет 44,2% от общего числа видов водорослей. Основную роль в видовом обилии играют пеннатные водоросли – 139 видов с разновидностями из 28 родов. Наибольшее число видов принадлежит родам *Navicula* Borg – 17 видов (28 с учетом разновидностей) и *Cymbella* Ag. – 10 видов (11 с разновидностями). Второе место по обилию видов занимают зеленые водоросли – 89 видов (97 видов, разновидностей и форм), составляющих 28%. Среди них более разнообразны роды *Scenedesmus* – 16 (22) и *Closterium* – 9 (10) видов. Остальные роды содержат от одного до трех видов. Флористическое богатство отдела синезеленых значительно ниже – 31 вид (41 с внутривидовыми таксонами) (11,8%) и определяется видами родов *Anabaena* Borg – 8 (10) видов, *Oscillatoria* Vauch. – 6 (7) видов и *Microcystis* (Kütz.) Elenk. – 3 (7) вида, имеющих существенную ценологическую значимость. Следует отметить довольно высокую представительность отдела золотистых водорослей – 26 видовых и внутривидовых таксона из 7 родов и отдела эвгленовых – 20 видов с разновидностями из 3 родов. Вклад представителей остальных отделов в формировании видового состава не превышал 2%. Сопоставление с литературными данными (Алексюк и др., 2001; Семенова, Науменко, 2002; Ярушина, 2007а, б) показало, что флора водорослей планктона бассейна р. Таз в настоящий момент является самой богатой для сибирских рек, впадающих в Тазовскую губу.

## ФИТОПЛАНКТОН Р. ТАЗ

При изучении пространственной и временной динамики фитопланктона в р. Таз было установлено, что флористическое обилие водорослей планктона в реке высокое и включает 265 видов, разновидностей и форм из 7 отделов, что почти в два раза превышает видовой состав водорослей планктона р. Пур, впадающей в Тазовскую губу (Алексюк и др., 2001). Оба года в р. Таз основу (72-77%) флористического списка составляли диатомовые и зеленые водоросли (табл. 1). Различия в видовом составе разных лет, коэффициент сходства Сёренсена равен 0,52, помимо гидрологических и климатических факторов обусловлены разными сроками и биотопическими точками отбора альгологического материала.

Особенностью пространственного распределения видов является снижение видового обилия фитопланктона от створов верхнего течения к нижнему. Причем в 2001 г. на этом фоне особенно существенное снижение наблюдалось на створах III – в районе пос. Красноселькуп и IV – ниже его (табл. 2).

Таблица 1

Таксономическая структура флоры водорослей р. Таз в разные годы исследований

Таксон	2001	2005	Всего
Cyanophyta	17	18	28
Bacillariophyta	75	71	104
Chlorophyta	51	67	87
Chrysophyta	11	16	22
Dinophyta	1	3	3
Euglenophyta	7	11	15
Xanthophyta	2	6	6
Итого	164	192	265

Таблица 2

Пространственные изменения таксономической структуры фитопланктона в р. Таз в 2001 г.

Отдел	Створ I	Створ II	Створ III	Створ IV	Створ V
Cyanophyta	8	11	4	-	7
Bacillariophyta	37	51	26	21	29
Chlorophyta	34	38	10	-	23
Chrysophyta	8	9	4	3	6
Dinophyta	-	1	-	-	-
Euglenophyta	3	6	1	-	2
Xanthophyta	-	2	-	-	-
Всего	90	118	45	24	67

Однако в 2005 г. видовое разнообразие водорослей планктона на этих створах сохранялось высоким в течение всего летнего периода, а максимальные величины были характерны для июля (табл. 3). Позднелетнее снижение температуры воды привело к снижению видовой обилия за счет выпадения из планктона представителей всех групп водорослей.

За период исследований сезонная динамика продукционных показателей фитопланктона р. Таз на всех створах характеризовалась одно-

вершинным ходом кривой численности и биомассы с пиком в июле – августе (табл. 4).

Межгодовые различия проявились в структуре доминирующих комплексов по численности. Так в 2001 г. в летне-осенний период на всех створах по численности и биомассе господствующее положение занимали диатомовые водоросли, в основном виды рода *Aulacosira* (67-85% общей биомассы) и наннопланктонные виды рода *Stephanodiscus* (рис. 1, 2).

Рис. 1.

Роль отдельных групп водорослей (%) в формировании численности фитоценозов на различных створах р. Таз в 2001 г.

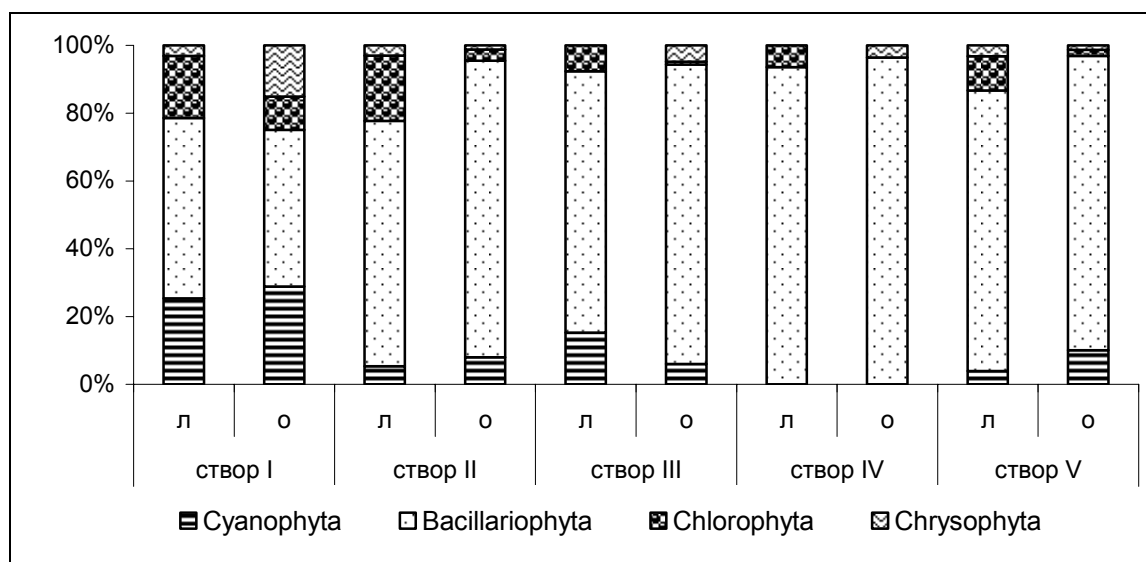


Таблица 3

Сезонные изменения таксономического состава фитопланктона в р. Таз в 2005 г.

Отдел	Створ II			Створ IV		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Cyanophyta	3	7	9	1	8	7
Bacillariophyta	15	27	18	34	21	20
Chlorophyta	20	20	26	18	38	30
Chrysophyta	9	7	3	10	7	2
Dinophyta	1	1	1	1	1	-
Euglenophyta	1	4	3	1	1	6
Xanthophyta	1	2	-	1	-	-
Всего	50	68	59	66	76	65

Таблица 5

Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона р. Таз в 2005 г.

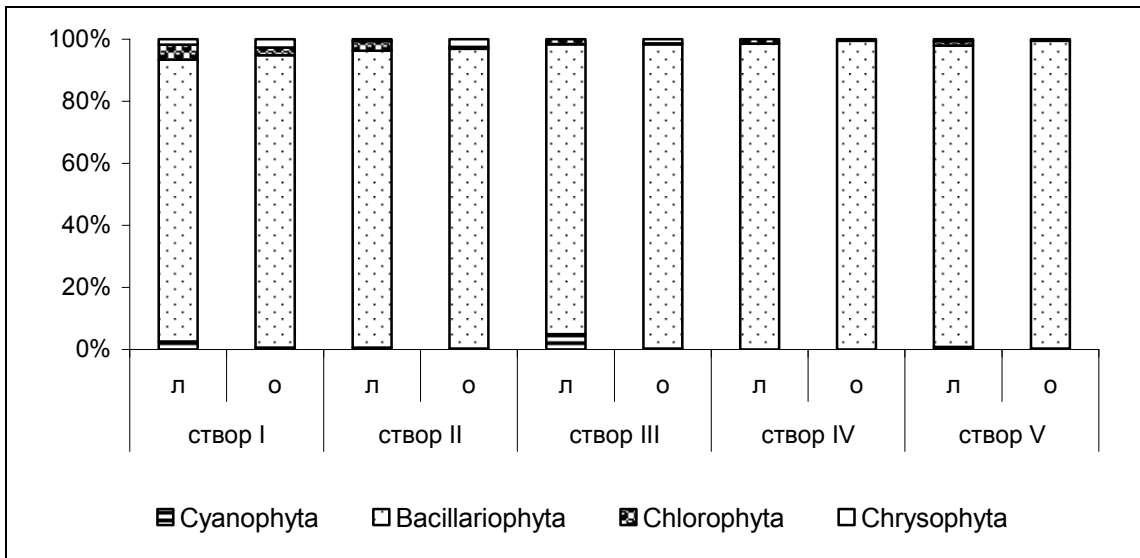
Показатели	Створ II			Створ IV		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Общая численность, млн. кл/л	1,45	16,04	11,79	0,89	20,89	24,37
Общая биомасса, мг/л	0,42	0,95	0,71	0,40	2,06	1,77

Таблица 4

Динамика общей численности и биомассы фитопланктона р. Таз в 2001 г.

Показатели	Створ I		Створ II		Створ III		Створ IV		Створ V	
	л	о	л	о	л	о	л	о	л	о
Общая численность, млн. кл/л	3,31	1,36	7,20	3,03	5,56	0,88	0,95	0,42	5,82	1,25
Общая биомасса, мг/л	0,95	0,71	3,38	1,37	2,51	0,46	0,50	0,22	2,29	0,59

Пространственная и временная динамика структуры биомассы (%) фитоценозов р. Таз в 2001 г.



Но в летний период 2005 г. по численности преобладали синезеленые водоросли, составляя от 70% в июле до 88% в августе. Лидирующее положение по численности занимали наннопланктонные виды *Microcystis pulverea* et f. *holsatica*, et f. *incerta* и *Aphanothece clathrata* W et G. S. West, что, по всей вероятности, связано с увеличением поверхностного стока (рис. 3А, табл. 5).

Однако по биомассе они уступали первенство диатомовым водорослям, типичным представителям летнего планктона *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim. и *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. (рис. 3Б, табл. 5).

Кроме того, на створе IV, ниже пос. Красноселькуп, в отличие от 2001 г., прослеживаются не только изменения как на уровне таксонов высшего ранга, так и видовых таксонов, но и возрастает уровень развития фитопланктона, особенно это заметно в июле – августе. Хотя для летней динамики фитопланктона сохраняется одновершинный ход кривой биомассы с максимумом в июле, а численности – в августе (рис. 3, табл. 5).

Таким образом, на основании полученных материалов можно сказать, что для р. Таз характерно высокое видовое богатство фитопланктона и уровень его развития. Средние за сезон величины численности и биомассы фи-

топланктона на створах верхнего, среднего и нижнего течения реки сопоставимы с таковыми одной из крупнейших рек не только Сибири, но планеты – р. Енисей (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

### ФИТОПЛАНКТОН ПРИТОКОВ Р. ТАЗ

Альгологические исследования на притоках р. Таз проведены впервые (Ярушина, 2006б). Видовое богатство водорослей планктонных сообществ изученной системы водотоков, расположенных в лесотаежной зоне, сравнительно высокое. Сводный список водорослей насчитывает 186 видов или 228 видов и внутривидовых таксонов из 7 отделов. Наиболее крупный по числу видов отдел Bacillariophyta включает 50,9% видового состава, затем следуют Chlorophyta – 24,1%, Cyanophyta – 11%, Chrysophyta – 7,9%, Euglenophyta – 4,8%, Dinophyta – 0,9%, Xanthophyta – 0,4%. В отдельно взятой реке количество видов, разновидностей и форм колебалось от 94 до 146.

**Река Худосей, правобережный приток первого порядка.** Флористическое богатство водорослей в реке не очень высокое и включает 140 видов, разновидностей и форм из 5 отделов, расположенных следующим образом: синезеленые – 10, диатомовые – 74, зеленые – 39, золотистые – 11, эвгленовые – 6 таксонов.

Наибольшее видовое обилие диатомовых, 56-64% общего состава фитопланктона, характерно для всего обследованного участка реки (табл. 6). Представители других отделов им существенно уступали.

Уровень развития фитопланктона на обоих створах реки Худосей был сравнительно высоким и нарастал к концу лета (рис. 4, табл. 7). Состав доминирующих комплексов на различных створах практически сходен. Более заметные различия прослеживаются в июне, когда в устье преобладали по численности наннопланктонные золотистые водоросли из

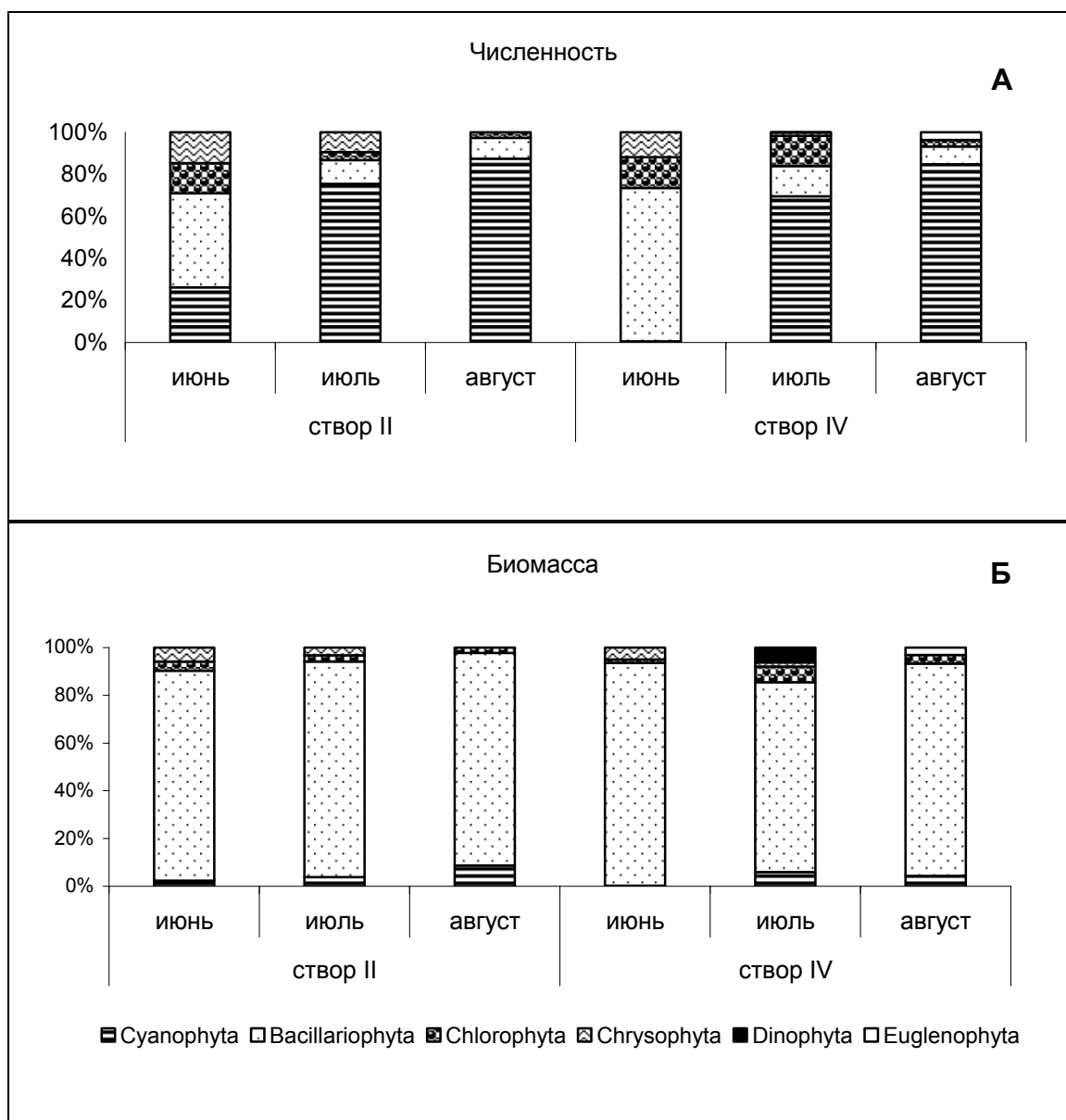
Таблица 6

Динамика таксономического состава фитопланктона р. Худосей в 2005 г.

Отдел	Створ выше р. Покалькы			Створ – устье		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Cyanophyta	-	4	4	1	6	1
Bacillariophyta	20	27	33	17	24	23
Chlorophyta	9	15	14	13	20	14
Chrysophyta	2	2	3	8	2	3
Euglenophyta	-	-	1	2	1	2
Всего	31	48	55	41	53	43

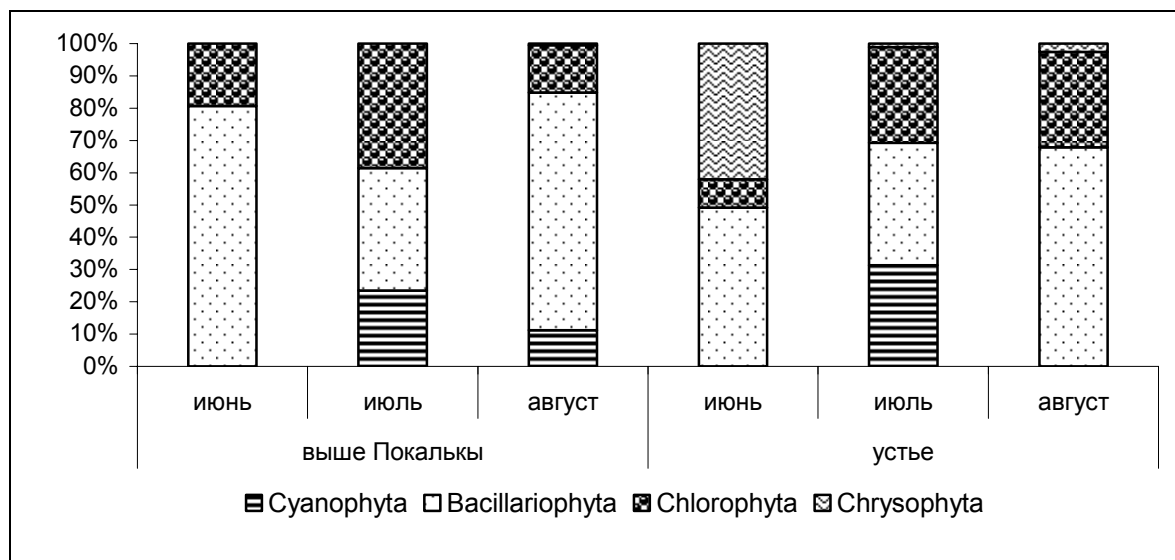
Рис. 3.

Сезонные изменения относительной роли (%) отдельных групп водорослей в формировании численности и биомассы фитоценозов р. Таз в 2005 г.

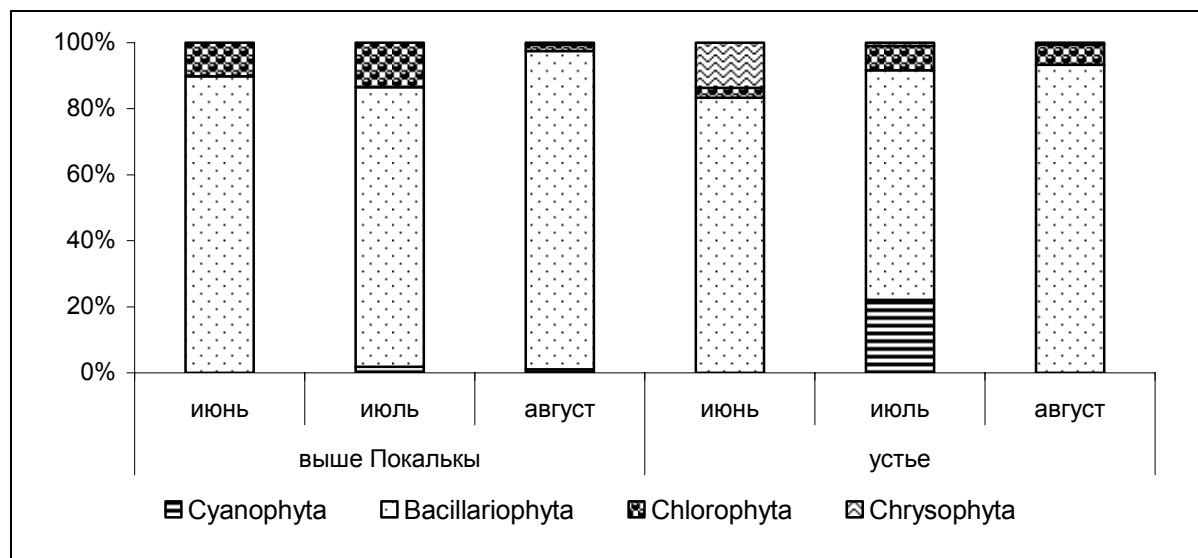




Структура численности фитопланктона и ее динамика в р. Худосей, 2005 г.



Структура биомассы фитопланктона и ее динамика в р. Худосей, 2005 г.



родов *Chrysococcus*, *Kephyrion*. На створе выше р. Покалькы в это время основу численности (67%) составляли планктонные диатомеи *Nitzschia acicularis* W. Sm. и *Stephanodiscus binderanus*.

Последний уже с июля стал монодоминантом и по численности и по биомассе, обусловив на всем обследованном участке реки от 48 до 77% общей биомассы (рис. 5, табл. 6).

Таблица 7

Сезонная динамика общей численности и биомассы фитопланктона в р. Худосей в 2005 г.

Показатели	Створ выше р. Покалькы			Створ – устье		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Общая численность, млн. кл./л	0,45	6,90	9,78	1,06	6,18	4,37
Общая биомасса, мг/л	0,23	1,40	4,22	0,33	1,69	1,71

Роль отдельных групп водорослей в формировании фитопланктона р. Покалькы в 2005 г.

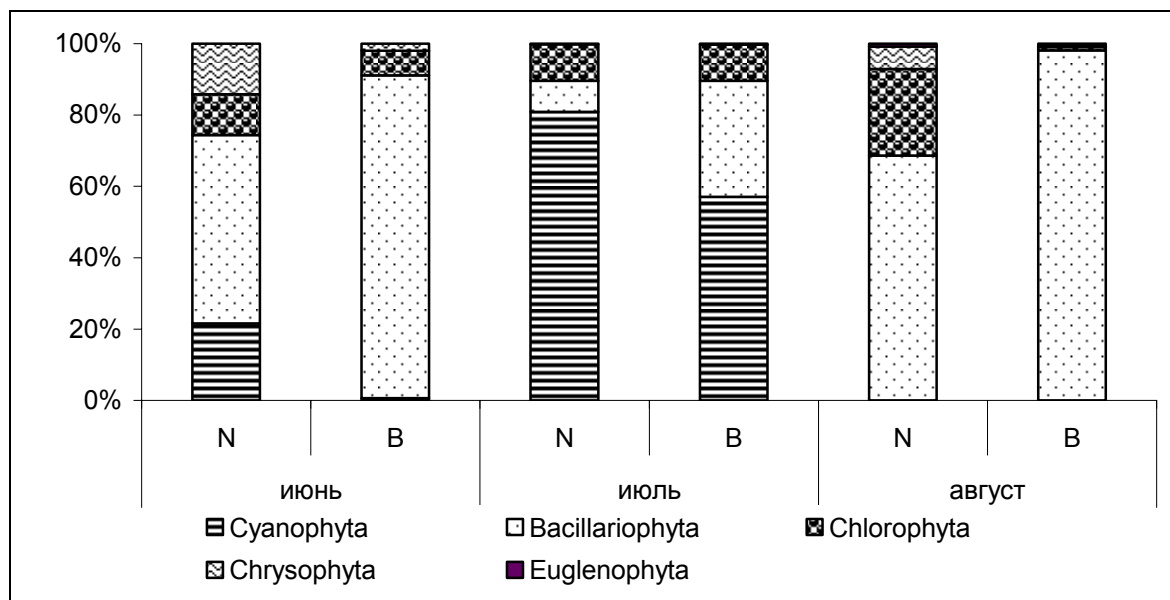


Таблица 8

Таксономический состав фитопланктона р. Покалькы в 2005 г.

Отдел	июнь	июль	август	итого
Cyanophyta	5	10	3	16
Bacillariophyta	53	12	42	76
Chlorophyta	16	20	13	36
Chrysophyta	7	1	3	9
Dinophyta	-	1	-	1
Euglenophyta	6	1	1	7
Xanthophyta	-	-	1	1
Всего	87	45	63	146

Таблица 9

Сезонная динамика общей численности и биомассы фитопланктона в р. Покалькы в 2005 г.

Показатели	июнь	июль	август
Общая численность, млн. кл/л	1,06	39,88	0,73
Общая биомасса, мг/л	1,67	4,78	1,82

Таблица 10

Таксономический состав фитопланктона р. Карсавинская, 2005 г.

Отдел	июнь	июль	август	всего
Cyanophyta	1	3	2	5
Bacillariophyta	12	33	27	50
Chlorophyta	10	14	3	20
Chrysophyta	10	6	2	12
Dinophyta	-	1	-	1
Euglenophyta	1	3	2	5
Xanthophyta	-	-	1	1
Всего	34	60	37	94

Несмотря на некоторые общие черты, в целом в устье реки величины численности и биомассы фитопланктона всех групп водорослей ниже. Так, максимальные величины численности не превышали 6,18 млн. кл/л, а биомассы – 1,71 мг/л (табл. 7).

**Река Покалькы, правобережный приток р. Худосей.** Альгологическое обследование реки проведено нами впервые (Ярушина, 2006б). Флористическое обилие водорослей относительно высокое и включает 146 видовых и внутривидовых таксонов из 7 отделов (табл. 8).

Наибольшим богатством видов в начале и конце лета отличаются диатомовые водоросли. В разгар лета увеличивается разнообразие зеленых и синезеленых водорослей. При этом синезеленые водоросли в конце июля преобладают не только по численности, но и по биомассе (рис. 6, табл. 9), чему способствовала высокая прогреваемость воды.

Интенсивного развития достигли виды рода *Anabaena*, среди них по биомассе доминировали *A. spiroides* et var. *minima*, *A. flos-aquae* (Lyngb.) Vreb., составляя соответственно 23 и 19% общей биомассы. По численности преобладали *Oscillatoria agardhii* Gom., *O. amphibia* Ag., свидетельствующие о повышенном содержании органических веществ. Но уже к концу августа температура вновь

снизилась до +13°C, поэтому вегетация синезеленых резко снизилась, уменьшилось их видовое обилие. Доминирующее положение в планктоне заняли виды диатомовых водорослей – *Melosira varians* Ag. (63,1%), *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. (23,3% общей биомассы), предпочитающие для своего развития воды с повышенным содержанием органических веществ (рис. 6, табл. 8).

**Река Карсавинская, левобережный приток р. Худосей.** Облик фитопланктона значительно отличается от такового р. Покалькы, что, прежде всего, связано с заболоченностью водосбора. Флористическое обилие водорослей несколько ниже и включает 94 вида, разновидности и формы из 7 отделов (табл. 10).

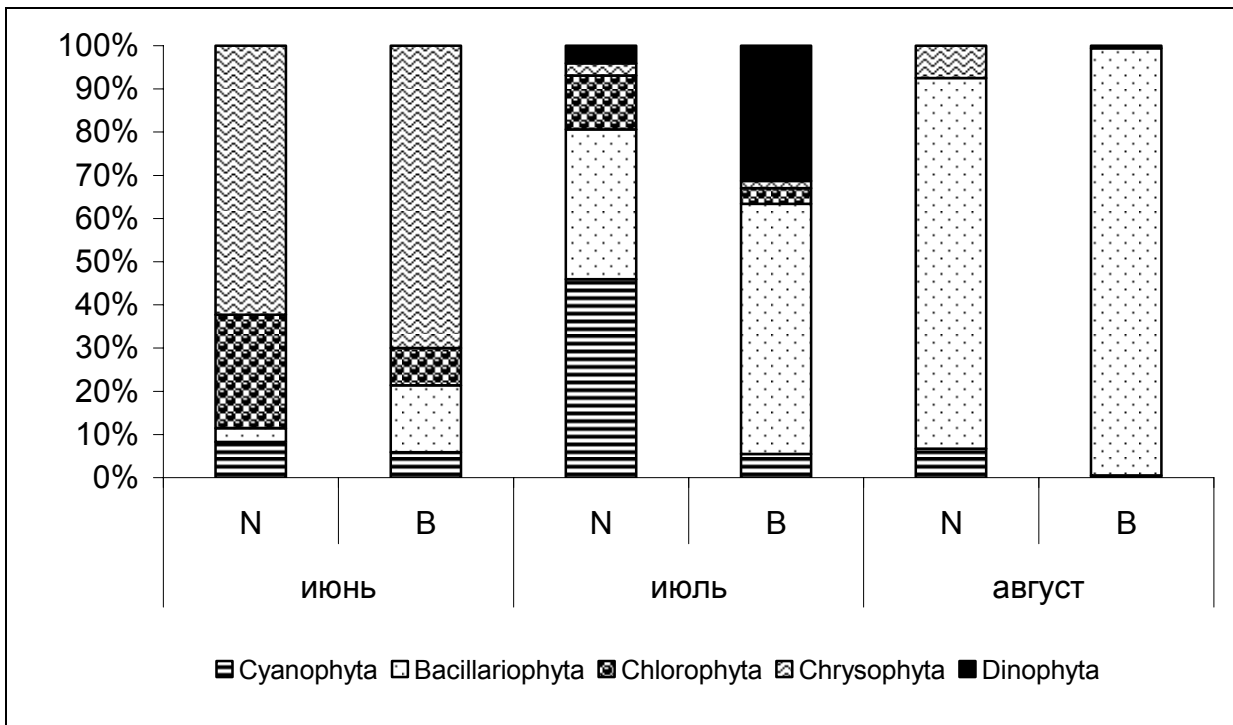
К отличительным чертам альгофлоры можно отнести бедность видового состава особенно синезеленых водорослей, но более высокое разнообразие золотистых. Из таблицы видно, что летняя динамика состава характеризуется типичной одновершинной кривой, с максимумом в июле, обусловленным увеличением разнообразия всех групп водорослей, и представляет обратное отражение динамики общего состава фитопланктона р. Покалькы

(рис. 6, табл. 8). Кроме того уровень развития фитопланктона в р. Карсавинской в несколько раз ниже (рис. 7, табл. 11).

В июне отмечены самые низкие величины численности и биомассы фитопланктона, обусловленные развитием золотистых водорослей. Среди них по численности преобладали наннопланктонные виды *Chrysococcus biporus* Skuja и *Ch. rufescens* Klebs, составляя 32% общей численности. Высокой численности (18,2%) достигли виды рода *Dinobryon* Ehr. Но в состав доминирующего комплекса по биомассе вошли крупноклеточные золотистые *Mallomonas allorgei* (28,4%), *Synura sphagnicola* (13,8%), а также диатомея *Eunotia lunaris* (15% общей биомассы). Все эти виды водорослей предпочитают для своего развития заболоченные воды. В июле в связи со снижением уровня воды и высоким (до +20°C) прогреванием воды в планктоне возросла роль представителей дна и обрастаний. По численности золотистые водоросли уступили первенство синезеленой водоросли *Oscillatoria tenuis* Ag. (43,2%), а по биомассе диатомовой водоросли *Navicula radiosa* Kütz. (35,7%) и представителю динофитовых – *Peridinium* sp. (31,3%).

Рис. 7.

Роль отдельных групп фитопланктона в формировании фитопланктона р. Карсавинской в 2005 г.



В августе золотистые и синезеленые водоросли встречались в небольших количествах, среди зеленых отмечены единичные представители планктона. Основу численности (85,8%) и биомассы (98,9%) составляли диатомовые водоросли. Доминирующее положение сохранила *Navicula radiosa* (62,7% общей биомассы), ей сопутствовала планктонная диатомея *Aulacoseira granulata* (11,9%).

Таблица 11

**Сезонная динамика общей численности и биомассы фитопланктона в р. Карсавинской в 2005 г.**

Показатели	июнь	июль	август
Общая численность, млн. кл/л	0,432	2,258	1,060
Общая биомасса, мг/л	0,116	1,036	1,176

На основании полученных данных можно сказать, что фитопланктон р. Карсавинской носит диатомово-золотистый характер, ценотическая значимость синезеленых водорослей проявляется только в июле (рис. 7, табл. 10).

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Таким образом, изученная система водотоков бассейна р. Таз характеризуется сравнительно высоким флористическим разнообразием водорослей планктона. В настоящий момент флора водорослей бассейна р. Таз является самой богатой из сибирских рек, впадающих в Тазовскую губу и включает 346 видовых и внутривидовых таксонов из 7 отделов: синезеленые – 41, эвгленовые – 20, динофитовые – 3, хризофитовые – 26, диатомовые – 153, желтозеленые – 6, зеленые – 97 таксонов. Из них впервые для бассейна Таза отмечен 301 таксон рангом ниже рода. Наибольшим видовым разнообразием во всех реках отличались диатомовые водоросли, составляя свыше 50% от общего числа видов водорослей. Основную роль в видовом обилии играют пеннатные водоросли, хотя ценотическая значимость центрических водорослей существенно выше. Пространственные изменения структуры сообществ от верхнего створа

к нижнему проявляются в нарастании общей численности и биомассы фитопланктона. В отдельные годы антропогенное воздействие вблизи пос. Красноселькуп может проявляться в изменении структуры доминирующих комплексов, снижении общего развития планктонных водорослей. Для сезонной динамики продукционных показателей р. Таз и ее притоков прослеживается одновершинный ход кривой численности и биомассы с пиком в июле, августе. Такая картина развития планктонных водорослей характерна для водоемов высоких широт.

**ЛИТЕРАТУРА**

Алекин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат: 1-444.

Алексюк В.А., Семенова Л.А., Степанова В.Б. 2001. Гидробиологические исследования водоемов бассейна реки Пур // Тез. докл. VIII съезда гидробиологического общества РАН. Т. 1. Калининград: 215-216.

Балонов И.М. 1975. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. Наука: 87-89.

Водоросли. 1989. Справочник. (Под ред. С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др.) Киев: Наукова думка: 1-606.

Государственный водный кадастр: Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1984. Т. 1, РСФСР, вып. 10. Л.: Гидрометеиздат: 1-430.

Косинская Е.К. 1960. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. V. Конъюгаты (2). М-Л.: 1-760.

Кузьмин Г.В. 1975. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М: Наука: 73-87.

Миронова Н.Я., Покровская Т.Н. 1967. Типологическая характеристика озер в бассейне р. Таз // Антропогенный фактор в развитии озер. М.: Наука: 109-141.

Миронова Н.Я., Покровская Т.Н. 1972. Озера // Природные условия освоения Тазовского нефтегазоносного района. М.: Наука: 114-133.



Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951, вып. 4. М.: 1-619; 1953, вып. 2. М.: 1-651; 1955, вып. 7. М.-Л.: 1-281; 1959, вып. 8. М.-Л.: 1-230; 1982, вып. 11 (2). Л.: 1-620.

Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. 1993 / А.Д. Приймаченко, Н.Г. Шевелева, Т.Н. Покатилова и др. Новосибирск: ВО Наука: 1-197.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Алтай и Западная Сибирь. Нижний Иртыш и Нижняя Обь. 1973. Т. 15. Вып. 3. Л.: Гидрометеиздат: 1-423.

Семенова Л.А., Науменко Ю.В. 2002. Видовой состав диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) реки Пур // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей: Тез. докл. VIII школы диатомологов России и стран СНГ. Борок, 16-19 сентября 2002 г. Борок: 28-29.

Скабичевский А.П. 1967. О летнем фитопланктоне нижнего течения реки Таза и Тазовской губы // Тр. Омского мед. ин-та им. М.И. Калинина, №77: 22-26.

Царенко П. М. 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наукова думка: 1-208.

Шухов И.Н. 1915. Общий обзор бассейна реки Таза. Ачинск: Типография К.Ф. Крестинкова: 1-45.

Щур Л.А. 2006. Современное состояние фитопланктона и микрофитобентоса северных водоемов Красноярского края // Изв. Самарского научн. центра РАН. Т. 8, №1: 163-175.

Ярушина М.И. 2006а. Биоиндикация состояния р. Таз по фитопланктону (Западная

Сибирь) // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Тез. докл. Международ. конф. (23-27 октября, Санкт-Петербург, 2006 г.). СПб: 171-172.

Ярушина М.И. 2006б. Фитопланктон водоемов бассейна р. Худосей (Западная Сибирь) // Тез. докл. IX съезда гидробиологического общества РАН. Т. II. Тольятти: 254.

Ярушина М.И. 2007а. Фитопланктон водоемов бассейна р. Мессояха (Гыданский полуостров) // Научный вестник. Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. Вып. 2 (46). Салехард: 19-31.

Ярушина М.И. 2007б. К изучению водорослей фитопланктона водоемов Тазовской Субарктики // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 6 (50). Ч. 1. Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард: 53-62.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. *Bacillariophyceae* 1. Teil: *Naviculaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/1: 1-875.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. *Bacillariophyceae* 2. Teil: *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/2: 1-596.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. *Bacillariophyceae* 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunociaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/3: 1-576.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. *Bacillariophyceae* 4. Teil: *Achnanthaceae*. *Kritische Ergänzungen zur Navicula (Lineolatae) und Gomphonema* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/3: 1-438.

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОЗ. ПИЛЬТАНЛОР (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)  
ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА**

*Е.Н. Богданова*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144*

**ВВЕДЕНИЕ**

Развитие Западно-Сибирского нефтегазового комплекса оказывает неблагоприятное воздействие на водоемы. Сложная экологическая ситуация складывается на водоемах правобережья средней Оби – основного района нефтедобычи. Здесь в результате загрязнения и иной неблагоприятной хозяйственной деятельности полностью утратили рыбохозяйственное значение многие водоемы. Еще в 1996 г. в список таких водоемов попало одно из самых крупных в Ханты-Мансийском округе озеро Пильтанлор (Крохалевский, 1996), поэтому в 2006 г. в нашу лабораторию поступило предложение дать оценку экологического и рыбохозяйственного состояния этого водоема по гидробиологическим критериям. Задачей нашего исследования было изучение качественного и количественного развития зоопланктона оз. Пильтанлор – основного корма планктофагов и одного из индикаторов экологического состояния экосистемы.

**РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ**

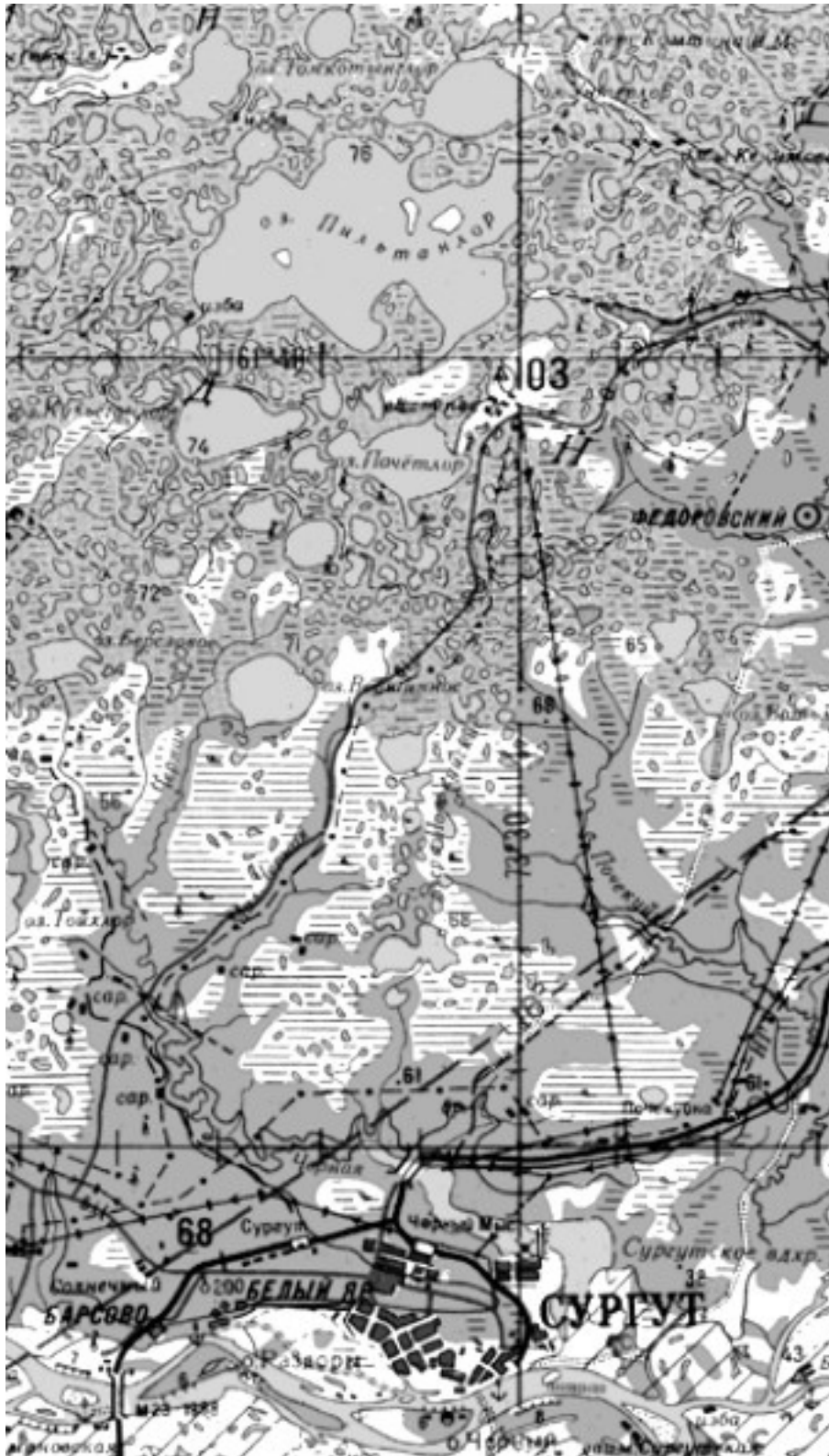
Оз. Пильтанлор расположено на заболоченном и заозеренном правобережье Оби, к северу от Сургута, в междуречье Пима и Тромъегана на территории Федоровского месторождения нефти (рис. 1). Ее гидрография представлена реками Моховой, Черной, Ультьягун, Ай-ультьягун и Меудекъяун, множеством ручьев, озер и болот. Реки и ручьи данной территории относятся к водотокам с весенне-летним половодьем и дождевыми паводками в теплое время года. Весенний подъем уровня начинается в конце апреля – начале мая и идет весьма интенсивно. Спад половодья на водотоках происходит медленнее, чем подъем, и заканчивается в основном в середине июля – начале августа. Климат на территории континенталь-

ный, влажный. Средняя годовая температура воздуха отрицательная ( $-3,1^{\circ}\text{C}$ ).

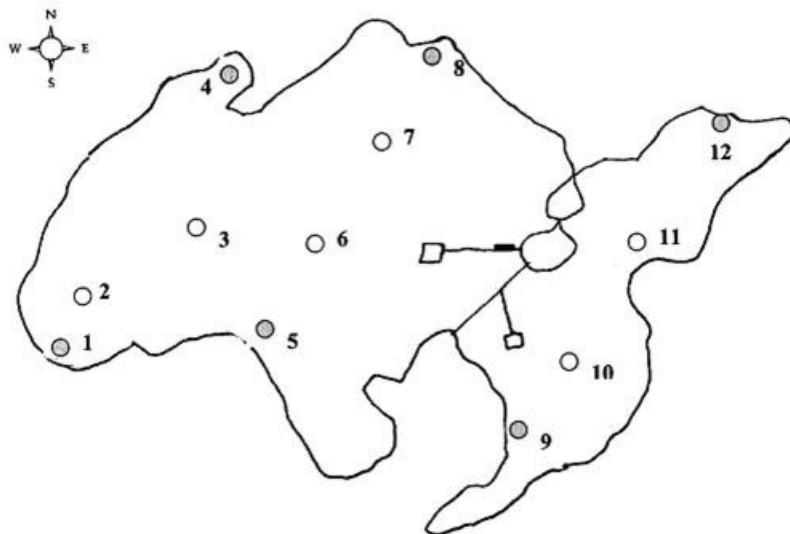
Оз. Пильтанлор – одно из самых крупных в Ханты-Мансийском округе Тюменской области, его площадь 98,8 км<sup>2</sup>. Имеющиеся в озере трассы линейных сооружений, кустовые площадки и дамба разделяют озеро на два участка (рис. 2). Озеро сточное, имеет связь с р. Обью через р. Минчимкина (Лезин, 1995). Берега озера торфяные, низкие, возвышаются над урезом воды на 0,2-0,5 м. Дно илистое, торфяное или подстилается растительными взвесями. Годовой ход уровня воды на озере относительно плавный с выраженным весенним максимумом в конце мая – начале июня. Средняя продолжительность подъема уровня – 1,5 месяца, пик подъема слабо выражен. Разлив паводочных вод никогда не выходит за область озерного ложа. Минимум уровня воды выражен слабо, как по величине, так и по времени. Особенность гидрологии оз. Пильтанлор – малые глубины на большей части акватории (1 м и менее). Суровые климатические условия способствуют раннему и продолжительному ледоставу. Период устойчивого ледостава около 7,5 месяцев, толщина льда к концу зимнего периода может достигать 120 см. В период ледостава большая часть озера промерзает до дна. Вскрытие озера происходит в середине – конце мая.

Вследствие малых глубин и интенсивного, почти постоянного, ветроволнового перемешивания водные массы достаточно хорошо прогреваются, и в отдельные теплые годы температура воды в июле достигает 25<sup>o</sup>C. Эти же факторы, а также земляные работы как непосредственно в озере, так и в водоохранной зоне определяют значительную мутность воды в водоеме. Согласно экологической классификации качества поверхностных вод суши (Оксиюк и др., 1993), вода оз. Пильтанлор по содержанию нефтепродуктов от-

Карта-схема района исследований



Карта-схема оз. Пильтанлор. Станции отбора гидробиологических проб:  
1, 4, 5, 8, 9, 12 – прибрежные; 2, 3, 6, 7, 10, 11 – «пелагические»



носится к умеренно загрязненной, СПАВ – слабозагрязненной, а по величине БПК<sub>5</sub> – к сильнозагрязненной, по величине рН – к кислотным (данные нашей лаборатории экологии рыб ИЭРиЖ УрО РАН).

Зоопланктон собирали в сентябре 2006 г. по определенной сетке станций процеживанием 100 л воды через планктонную сетку, выполненную из мельничного капронового сита №70 (рис. 2). Камеральную обработку проводили по общепринятым методикам (Кутикова, 1970; Методические рекомендации ..., 1982). Пользовались отечественными определителями (Рылов, 1948; Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Смирнов, 1971; 1976; Боруцкий, Степанова, Кос, 1991; Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1995; Рогозин, 1995). Количество организмов по видам просчитывали под микроскопом Олимпик в камере Богорова в двухкратной повторности. При расчете численности коловраток использовали коэффициенты, предложенные в литературе (Кутикова, 1970). Биомассу организмов зоопланктона рассчитывали по уравнениям пропорционального роста (Методические рекомендации..., 1984). Значимость видов в сообществе оценивали по индексу доминирования Броккой-Зенкевича (Методика ..., 1975), модернизированного Н.Н. Паньковым (Паньков, 2004).

Оценка сапробности вод выполнена по методике Пантле и Букка в модификации Сладечека (Унифицированные методы ..., 1977). Качество воды по зоопланктону оценивали по индексу сапробности (S). Класс чистоты вод определяли по таблице 1 (Руководство по методам..., 1983).

Следует отметить, что в нашей лаборатории имеются данные количественного развития зоопланктона в некоторых озерах Федоровского месторождения нефти (Пыхтанлор, Качнылор, Пачетлор, том числе в оз. Пильтанлор), полученными в результате разовых гидробиологических съемок 1993 и 2001 гг.

Таблица 1

**Шкала оценки качества вод по зоопланктону**

Класс чистоты	Степень загрязнения вод	Индекс сапробности по Пантле и Букку	Зона сапробности
I	Очень чистые	< 1,00	Ксеносапробная
II	Чистые	1,00 – 1,50	Олигосапробная
III	Умеренно загрязненные	1,51 – 2,50	Бетамезосапробная
IV	Загрязненные	2,51 – 3,50	Альфамезосапробная
V	Грязные	3,51 – 4,00	Полисапробная
VI	Очень грязные	> 4,00	Гиперсапробная



## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав зоопланктона оз. Пильтанлор

Набор видов и количество особей каждого вида, слагающих зоопланктонное сообщество, представляют собой видовую структуру этого сообщества, которая является очень важной экологической характеристикой (Левич, 1980).

В оз. Пильтанлор зарегистрировано 38 видов беспозвоночных животных, относящихся к трем основным группам, составляющих обычно зоопланктонные сообщества большинства пресноводных водоемов, — Cladocera (ветвистоусые рачки), Serepoda (веслоногие рачки) и Rotatoria (колесоворотки). Наибольшим разнообразием отличались ветвистоусые рачки — 23 вида (табл. 2). Наименьшим количеством видов (4) представлены веслоногие рачки, из них 2 вида принадлежат подотр. Cyclopoidea и по одному виду подотр. Calanoida и подотр. Harpacticoida. Треть всего списка зоопланктеров — представители сем. Chydoridae, относящихся к Cladocera.

В озере обитают зоопланктеры разных экологических свойств. Преобладают обитатели зарослей (*Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *A. exigua*, *Camptocercus rectirostris*, *Pseudochydorus globosus*, *Ophryoxus gracilis*, *Eucyclops dentuculatus*, *Microcyclops sp.*, *Trichocerca capucina*, *Lecane thalera*). Остальные экологические группы по разнообразию примерно равны: эврибионты — *Ceriodaphnia quadrangula*, *Diaphanosoma brachiurum*, *Bosmina longirostris*, *B. obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*; обитатели придонных горизонтов и грунтов водоемов — *Alona quadrangularis*, *Biapertura affinis*, *Disparalona rostrata*, *Monospilas dispar*, *Rhynchotalona falcata*, *Drepanothrix dentata*, Harpacticoida); пелагические виды — *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *Bythotrephes longimanus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Filinia longiseta*. Преобладание литорально-фитофильных форм — характерная черта зоопланктона мелких макрофитных озер (Баянов, 1997; Пидгайко, 1978). Теплолюбивый вид только

один — *Diaphanosoma brachiurum*. Нами не встречены виды-индикаторы кислотности, даже распространенный, по данным других исследователей (Бурдиян-Юхнева, 1971), в Пимско-Имнлорской озерной системе рачок *Holopedium gibberum*.

По обилию видов зоопланктона зоны оз. Пильтанлор различаются, но имеют высокую степень фаунистического сходства. Индекс фаунистического сходства по Сьеренсену (Одум, 1975) двух зон высокий — 0,75. Наиболее разнообразен зоопланктон в прибрежной зоне озера (в литорали) — 33 вида, из них 11 видов (29% от всего списка зоопланктеров в озере) встречены только здесь. На удаленных от берегов участках акватории (в «пелагиали») мы обнаружили меньше видов — всего 26, причем только в этой зоне найдено пять видов (13%). Большинство видов (58%) зарегистрированы в обеих зонах водоема. Именно в этот список попадают все виды, имеющие частоту встречаемости (отношение числа проб с данным видом к общему числу проб) больше 50%. К ним относятся рачки *Chydorus sphaericus* (частота встречаемости 100%), молодь циклопид (100%), *Bosmina longirostris* (83%), *Daphnia cristata* (75%), *Bosmina obtusirostris* (75%), *Rhynchotalona falcata* (67%), *Eudiaptomus gracilis* (67%) и колесоворотки *Asplanchna priodonta* (83%), *Keratella cochlearis* (75%), *Kellicottia longispina* (67%). В обеих зонах преобладали по встречаемости одни и те же виды, которые, кроме рачка *Rhynchotalona falcata*, можно назвать тривиальными для северных регионов страны.

Особый интерес представляет сравнение видового состава зоопланктона разных частей акватории оз. Пильтанлор. Расчет индекса общности показал, что зоопланктон отгороженного дамбой участка озера (восточный участок) по составу несколько отличается от зоопланктона основной части водоема (центральный и западный участок) (табл. 3). Обращает внимание не столько факт нахождения на этом участке видов, которые нам больше нигде не встретились (*Drepanothrix dentata*, *Bythotrephes longimanus*, *Lecane intrasinuata*), поскольку они встретились единично,

Таблица 2

Видовой состав зоопланктона оз. Пильтанлор, сентябрь 2006 г.

Название организма	Литораль						Пелагиаль					
	1	4	5	8	9	12	2	3	6	7	10	11
<b>CLADOCERA</b>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Daphnia cristata</i> Sars	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
<i>D. galeata</i> Sars	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
<i>Bosmina obtusirostris</i> Sars	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona quadangularis</i> (O.F. Müller)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alonella exigua exigua</i> (Lillieborg)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. nana</i> (Baird)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Biapertura affinis affinis</i> (Leydig)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schodler	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Monospilus dispar</i> Sars	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynchotalona falcate</i> Sars	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Drepanothrix dentata</i> (Euren)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	-	+		+	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>COPEPODA</b>	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Eucyclops denticulatus</i> (Graeter)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microcyclops sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<b>Haracticoida n. det.</b>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>ROTATORIA</b>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra sp.</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+
<i>Lecane (s. str.) intrasinuata</i> (Olofsson)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>L. (M.) thalera</i> (Harring et Myers)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. (M.) sp.</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichotria truncata truncata</i> (Whitelegge)	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Kellicottia longispina longispina</i> (Kellicott)	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-

скольким отсутствием видов, доминантных на остальной акватории водоема (*Kellicottia longispina*, *Bosmina obtusirostris*, *Eudiaptomus gracilis*) (табл. 2, 3).

Из таблицы 2 видно, что на разных станциях мы обнаружили разное количество видов как в литоральной, так и в «пелагической» зоне. В среднем на одной литоральной станции фиксировали 13 видов зоопланктонных организмов,

Таблица 3

Фаунистическое сходство зоопланктона разных частей акватории оз. Пильтанлор, индекс общности Сьеренсена (Одум, 1975)

Части акватории	Запад	Центр	Восток
Запад	-	0,65	0,56
Центр	0,70	-	0,45
Восток	0,51	0,51	-

Примечание: слева – литораль, справа – пелагиаль

на «пелагической» – меньше (11). Наиболее неравномерно распределено видовое богатство зоопланктона в литорали. Так, максимальное количество видов в этой зоне равно 19 (ст. 1 и ст. 8 основной части водоема), минимальное – 2 (ст. 12 отгороженного дамбой участка), которая расположена на участке, отгороженном дамбой. Разница между максимальным и минимальным значением показателя равна 9,5. Для «пелагиали» эти значения соответственно равны – 20 видов, 6 видов, разница 3,3. На западной стороне озера (ст. 1, 2, 3, 4) и по центральному разрезу (ст. 5, 6, 7, 8) в среднем обнаруживали по 13 видов зоопланктонных организмов, на восточной (отгороженной дамбой) – всего 7.

Таким образом, в период наблюдений на большей части оз. Пильтанлор зоопланктон был относительно богат видами и довольно однообразен. Качественной бедностью и составом отличался зоопланктон отгороженной дамбой части водоема.

#### Количественное развитие зоопланктонных организмов в оз. Пильтанлор

По численности виды зоопланктонных организмов, обнаруженные в оз. Пильтанлор, различаются значительно, что определило во многом и их неоднозначную встречаемость. Преобладали по этим показателям в озере коловратки *Keratella cochlearis* (12,816 тыс. экз./м<sup>3</sup>, встречаемость 75%) и *Kellicottia longispina* (6,300 тыс. экз./м<sup>3</sup>, встречаемость 67%). Особенно высокой численности они достигали в прибрежье на станциях 5 (соответственно, 102,400 и 33,600 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и 1 (соответственно, 23,200 и 22,400 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

Кроме них, сравнительно высокой численности в озере достигала молодь циклопид, представленная в основном особями копеподитных стадий развития, рачки родов *Bosmina* и *Daphnia*, коловратка *Asplanchna priodonta*. Стопроцентную встречаемость имели только босмины и молодь циклопидов. Состав руководящего комплекса зоопланктона озера довольно широк – молодь циклопидов, пять видов ветвистоусых рачков, 2 вида коловраток и 1 вид каланоидов (табл. 4). Остальные виды имеют низкую численность, а 10 видов встретились лишь в отдельных пробах и всего по 1 – 3 экз.

Таблица 4

Индексы доминирования (Id), численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (B, г/м<sup>3</sup>) видов руководящего комплекса зоопланктоценоза оз. Пильтанлор, 2006 г.

Название организмов	Id	N	B
Молодь Copepoda	4,6	3,483	0,022
<i>Chydorus sphaericus</i>	4,0	2,169	0,016
<i>Bosmina longirostris</i>	3,7	2,835	0,019
<i>Asplanchna priodonta</i>	3,5	1,800	0,018
<i>Daphnia cristata</i>	2,3	0,366	0,010
<i>Bosmina obtusirostris</i>	2,0	0,972	0,007
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	2,0	0,097	0,009
<i>Kellicottia longispina</i>	20	6,300	0,009
<i>Daphnia galeata</i>	1,5	0,663	0,014

Примечание: в качестве рубежа, отделяющего виды доминантного комплекса от второстепенных видов, принята величина Id равная единице (Паньков, 2004).

Средняя численность зоопланктонного сообщества оз. Пильтанлор в период наблюдений была равна 33,67 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Распределение плотности зоопланктонных организмов в озере характеризуется выраженной неоднородностью. Прежде всего, следует отметить, что «пелагиль» была населена зоопланктерами примерно в 2,5 раза беднее литорали – средняя численность литорального зоопланктона озера достигала 48,41 тыс. экз./м<sup>3</sup>, «пелагического» – 18,94 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Плотность зоопланктона распределена неравномерно и в зонах водоема, что наиболее ярко проявляется в литорали (табл. 5, 6). В этой зоне на ст. 5 мы зафиксировали максимальную численность зоопланктеров – 177,00 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Основу (76,8%) этой высокой численности создавали коловратки двух видов – *Keratella cochlearis* (102,40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Kellicottia longispina* (33,60 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Меньше всего численность зоопланктеров была на ст. 12 – всего 1,20 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Таким образом, отношение величин максимальной численности зоопланктеров к минимальной для литоральной зоны водоема равно 147. Для пелагической зоны это отношение значительно меньше – 10. Максимум количественного развития (56,51 тыс. экз./м<sup>3</sup>) на пелагической акватории мы зафиксировали, как и в прибре-

Таблица 5

Средние значения численности и биомассы литорального зоопланктона, оз. Пильтанлор, 2006 г.

Показатель	Станция					
	1	4	5	8	9	12
Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	69,40	9,71	177,00	11,69	21,47	1,20
Биомасса, г/м <sup>3</sup>	0,197	0,027	0,309	0,091	0,118	0,005

Таблица 6

Средние значения численности и биомассы «пелагического» зоопланктона, оз. Пильтанлор, 2006 г.

Показатель	Станция					
	2	3	6	7	10	11
Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	12,58	14,32	16,75	56,51	5,84	7,62
Биомасса, г/м <sup>3</sup>	0,094	0,115	0,136	0,299	0,120	0,171

жье, на центральном разрезе – на ст. 7. Преобладали те же виды коловраток, что и на прибрежной ст. 5, – *Keratella cochlearis* (14,40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Kellicottia longispina* (10,40 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

Отмечено неравномерное распределение численности зоопланктона и по гидробиологическим разрезам. Так, для западного разреза литорали численность зоопланктона равна 39,56 тыс. экз./м<sup>3</sup>, центрального – 94,35 тыс. экз./м<sup>3</sup>, восточного – 11,34 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Соответственно, данные численности по разрезам пелагиали равны 13,45, 36,63 и 6,73 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Таким образом, наименьшие значения численности зоопланктона характерны для восточной части водоема, отгороженной дамбой, причем это относится как к литорали, так и к «пелагиали», а наибольшие – для центрального разреза.

Одним из особо значимых показателей таксономической структуры организации зоопланктонного сообщества озерных экосистем считается соотношение численности и биомассы «основных» групп организмов, составляющих его, – ветвист-

Рис. 3. Доля отдельных групп планктонов в общей численности зоопланктона, оз. Пильтанлор, 2006 г.

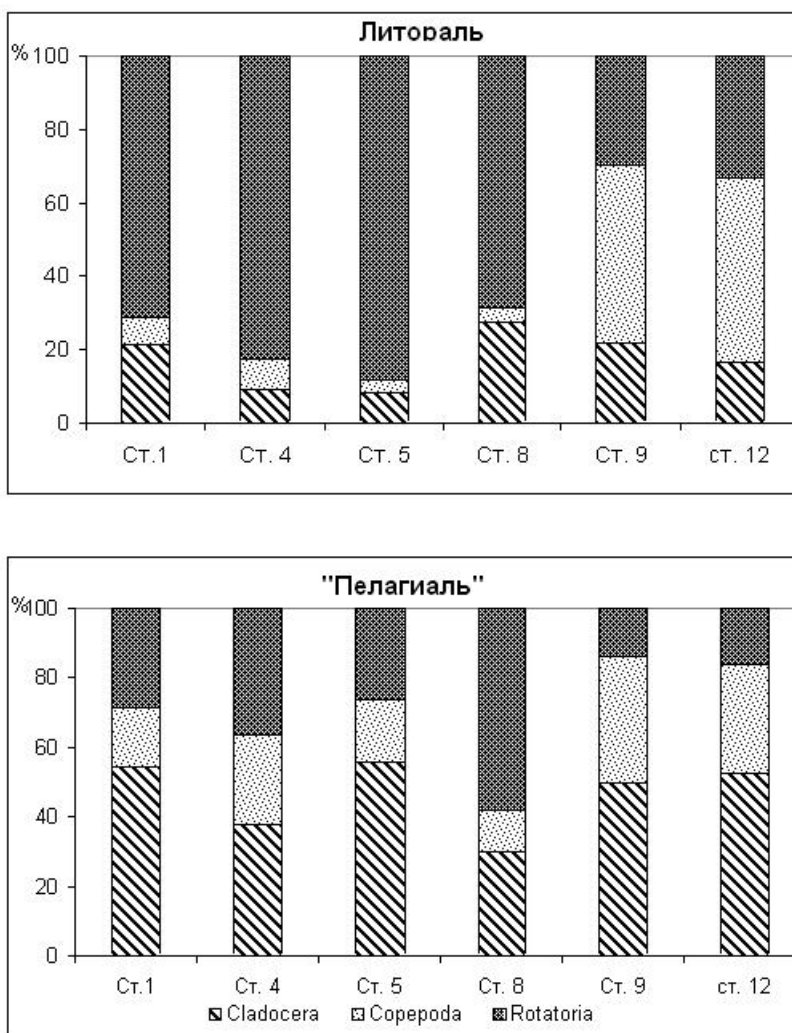




Таблица 7

Доля наиболее массовых видов зоопланктона на разных станциях оз. Пильтанлор, 2006 г., в %

Станция	По численности	%	По биомассе	%
1	<i>Keratella cochlearis</i>	33,4	<i>Chydorus sphaericus</i>	27,1
	<i>Kellicottia longispina</i>	32,3	<b>Молодь Cyclopoida</b>	16,9
	<i>Chydorus sphaericus</i>	11,0	<i>Bosmina longirostris</i>	16,8
			<i>Asplanchna priodonta</i>	16,3
2	<i>Bosmina longirostris</i>	27,0	<i>Kellicottia longispina</i>	11,4
	<i>Keratella cochlearis</i>	19,1	<i>Daphnia cristata</i>	29,8
	<b>Молодь Cyclopoida</b>	15,9	<i>Bosmina longirostris</i>	23,3
	<i>Chydorus sphaericus</i>	15,9	<i>Chydorus sphaericus</i>	17,0
3	<b>Молодь Cyclopoida</b>	23,7	<b>Молодь Cyclopoida</b>	19,0
	<i>Bosmina longirostris</i>	15,4	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	17,6
	<i>Asplanchna priodonta</i>	14,0	<i>Asplanchna priodonta</i>	17,4
			<i>Bosmina longirostris</i>	13,4
4	<i>Keratella cochlearis</i>	41,2	<i>Asplanchna priodonta</i>	29,7
	<i>Kellicottia longispina</i>	33,0	<b>Молодь Cyclopoida</b>	19,0
			<i>Bosmina longirostris</i>	15,6
			<i>Kellicottia longispina</i>	11,9
5	<i>Keratella cochlearis</i>	57,6	<i>Bosmina longirostris</i>	24,6
	<b>Kellicottia longispina</b>	19,0	<i>Bosmina obtusirostris</i>	24,3
			<i>Kellicottia longispina</i>	21,1
			<b>Молодь Cyclopoida</b>	13,3
6	<i>Bosmina longirostris</i>	26,3	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	27,2
	<i>Chydorus sphaericus</i>	14,3	<i>Bosmina longirostris</i>	22,6
7	<i>Keratella cochlearis</i>	25,5	<i>Asplanchna priodonta</i>	19,0
	<i>Kellicottia longispina</i>	18,4	<i>Chydorus sphaericus</i>	15,0
			<i>Daphnia cristata</i>	14,0
8	<i>Keratella cochlearis</i>	27,4	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	19,7
	<i>Kellicottia longispina</i>	24,0	<i>Daphnia galeata</i>	15,7
	<i>Bosmina longirostris</i>	10,3	<i>Daphnia cristata</i>	15,4
			<i>Bosmina longirostris</i>	15,7
9	<b>Молодь Cyclopoida</b>	48,4	<b>Молодь Cyclopoida</b>	48,4
	<i>Chydorus sphaericus</i>	20,5	<i>Chydorus sphaericus</i>	26,1
	<i>Keratella cochlearis</i>	14,9	<i>Daphnia cristata</i>	11,9
10	<b>Молодь Cyclopoida</b>	36,3	<i>Daphnia galeata</i>	83,3
	<i>Daphnia galeata</i>	34,2		
11	<i>Daphnia galeata</i>	36,7	<i>Daphnia galeata</i>	81,5
	<b>Молодь Cyclopoida</b>	31,5		
12	<b>Молодь Cyclopoida</b>	50,0	<b>Молодь Cyclopoida</b>	75,7

Примечание: массовыми видами считаем тех, численность или биомасса которых составляет более 10% от общей численности или биомассы зоопланктона.

тоусых рачков (*Cladocera*), веслоногих рачков (*Soropoda*) и коловраток (*Rotatoria*) (Крючкова, 1987; Андроникова, 1996). На большинстве литоральных станций наибольшую долю численности (68,6% и более) составляли коловратки, только на восточном разрезе их доля в общей численности зоопланктеров была ниже – 33,3% (рис. 3). В пелагиали мы наблюдали другую картину – на большинстве станций (кроме ст. 7) наиболее многочисленными зоопланктерами были рачки, в первую очередь, ветвистоусые (в основном дафнии и босмины) (рис. 4). Следует отметить, что на восточном разрезе доля коловраток меньше (не более 16,0%), чем на остальной акватории (не менее 26,2%). В среднем в прибрежной полосе озера коловратки составляли 63,4%, веслоногие рачки – 23,5%, ветвистоусые рачки – 13,3% общей численности литорального зоопланктона. Для пелагиали

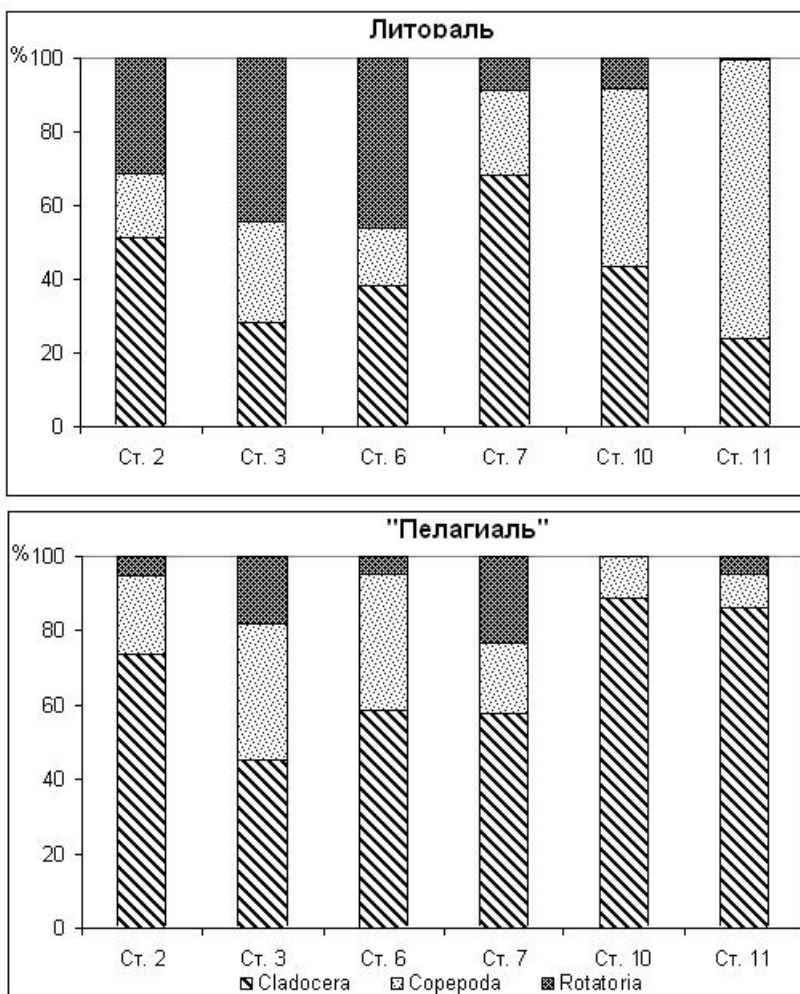
нами зоопланктерами были рачки, в первую очередь, ветвистоусые (в основном дафнии и босмины) (рис. 4). Следует отметить, что на восточном разрезе доля коловраток меньше (не более 16,0%), чем на остальной акватории (не менее 26,2%). В среднем в прибрежной полосе озера коловратки составляли 63,4%, веслоногие рачки – 23,5%, ветвистоусые рачки – 13,3% общей численности литорального зоопланктона. Для пелагиали

Доля отдельных групп планктеров в общей биомассе зоопланктона, оз. Пильтанлор, 2006 г.

эти значения следующие – 42,3; 17,6; 40,1%. В среднем в озере преобладали по численности коловратки – 57,5%, а обе группы рачков имели по этому показателю примерно равную значимость (ветвистоусые рачки – 20,7%, веслоногие рачки – 21,8%).

Основную часть биомассы создают рачки. Так, в литорали на их долю приходится 69,3% всей биомассы зоопланктона, в пелагиали еще больше – 88,2%. Наибольшая значимость рачков (91,8–99%) в создании биомассы зоопланктона отмечена для восточной части озера – на станциях 9-12 (рис. 3, 4). В комплекс руководящих видов, которые создают наибольшую биомассу (более 10%) на большинстве станций западного и центрального разрезов входит довольно большое количество видов (4–5), что составляет почти треть всего видового состава зоопланктона отдельных станций. Явных доминантов по этому признаку на этой части акватории не было – доля отдельного вида не превышала 30% (табл. 7). За дамбой при общей видовой бедности зоопланктонных организмов и их мало-численности выделяются явные доминанты по биомассе – наиболее «крупные» виды ветвистоусых рачков *Daphnia galeata* и *D. cristata*.

Преобладание по численности в зоопланктоне оз. Пильтанлор коловраток и некрупных рачков (босмин, хидорусов) определило его низкую биомассу на всех станциях (табл. 5 и 6). Средняя биомасса зоопланктонного сообщества водоема равна 0,140 г/м<sup>3</sup>. Литоральный и пелагический зоопланктон по этому показателю был близок – соответственно, 0,124 и 0,156 г/м<sup>3</sup>. На отдельных станциях как в литорали, так и в пелагиали биомасса зоопланктона была разной, но варьирование ее величины было значительно слабее, нежели численности. Так, максимальная величина биомассы литорального



зоопланктона 0,309 г/м<sup>3</sup>, отмеченная на ст. 5, в 61,8 раза меньше минимальной величины 0,005 г/м<sup>3</sup>, характерной для зоопланктона на ст. 12, а максимальная биомасса пелагического зоопланктона 0,299 г/м<sup>3</sup> (ст. 7) всего в 3 раза меньше минимальной 0,094 г/м<sup>3</sup> (ст. 2). Наибольшей биомассой обладал зоопланктон на центральном разрезе озера – 0,209 г/м<sup>3</sup>. На западной и восточной стороне озера биомасса зоопланктона примерно равная – соответственно 0,108 и 0,104 г/м<sup>3</sup>.

**Оценка экологического состояния оз. Пильтанлор по данным зоопланктона**

В оценке экологического состояния водоемов обычно выделяют три основных компонента – качество воды (сапробность),

эвтрофирование и кормность водоема (в нашем случае для рыб-планктофагов).

К сожалению, в литературе нет информации о состоянии зоопланктона оз. Пильтанлор до начала освоения месторождения нефти. Крайне ограниченные данные по количественному развитию зоопланктонного сообщества озера имеются в нашем распоряжении за 1993 и 2001 гг. Понимая, что материал, полученный нами в 2006 г., ограничен информационно по данному вопросу из-за отсутствия сезонных данных, даем оценку экологического состояния оз. Пильтанлор с некоторой долей условности.

Сравнительно богатый видовой состав зоопланктонных организмов в оз. Пильтанлор уже говорит об отсутствии экстремальных условий. В водоеме не только не получили широкого развития, но даже не были обнаружены (к сожалению, пробы взяты только в сентябре) виды-индикаторы кислотности, то есть процесс закисления водоема, по данным зоопланктона, не зашел слишком далеко.

Список зоопланктеров оз. Пильтанлор включает 21 вид-индикатор органического загрязнения (55% от общего списка видов), относящихся к нескольким сапробным зонам (от ксено-олигосапробной до бета-мезосапробной). Основная часть из них (95%) является обитателями чистых вод. Индекс сапробности по зоопланктону, рассчитанный по Пантле и Букку (Руководство по методам..., 1983), равен 1,42, что характеризует воды озера как чистые от органического загрязнения (2-й класс) (Оксиук и др., 1993), а озеро как олиготрофное с признаками мезотрофии (Восстановление экосистем..., 1994).

Информационный индекс таксономического разнообразия Шеннона-Уиверра (Shannon, Weaver, 1963) для зоопланктона оз. Пильтанлор довольно высокий – 2,9 бит. Для зоопланктона первого разреза (ст. 1, 2, 3, 4) он равен 2,85 бит (2,4-3,4), для второго (ст. 5, 6, 7, 8) – 3,5 бит (2,7-4,1). Такие значения данного показателя структуры зоопланктона характеризует основную часть оз. Пильтанлор как водоем низкой трофности (олиготрофный) (Андроникова, 1996).

Трофность выше на участке, отделенной дамбой. Для зоопланктона этого участка индекс Шеннона-Уиверра равен 2,17 бит (1,46-2,8). Такие показатели характерны для мезотрофных водоемов.

Поскольку отсутствуют данные сезонных изменений средних размеров особей популяций, слагающих зоопланктонное сообщество оз. Пильтанлор, для анализа использовали только интегральный показатель размерной структуры, отражающий всю совокупность экологических условий, – средний размер (масса) особи для сообщества. Значение этого показателя для зоопланктона оз. Пильтанлор низкое – 0,004 мг. Причем, зоопланктон на «пелагических» станциях был крупнее (средняя масса особи 0,008 мг), чем на прибрежных (средняя масса особи 0,003 мг), поскольку в прибрежье основной части озера преобладал коловраточный планктон, а ветвистоусые рачки больше держались на максимальной глубине водоема. Зоопланктон оз. Пильтанлор в июле 2001 г. был тоже «мелкий» – масса средней особи 0,002 мг. В других близлежащих крупных озерах средняя масса особи зоопланктонного общества в этот же период 2001 г. была выше. Так, в озерах Пыхтанлор и Качнылор – 0,004 мг, а в оз. Пачетлор – 0,071 мг. Для зоопланктона этих озер, и особенно для зоопланктона оз. Пачетлор, характерна более высокая, чем для зоопланктона оз. Пильтанлор, доля «крупных» видов ветвистоусых рачков, прежде всего хищного ветвистоусого рачка *Polyphemus pediculus* (табл. 8). Считаем, что в нашем случае низкие значения массы средней особи зоопланктона можно считать не признаком высокой трофии оз. Пильтанлор, а отражением влияния мутности на зоопланктеров, что, скорее всего, связано прямо и опосредованно с ветровым режимом. Волна и мутность вдоль береговой линии водоема лимитировали развитие ветвистоусых рачков, в первую очередь пелагических видов. Известно, что, например, среди ветвистоусых рачков у дафний постабдомен не может прочищать засоренный фильтрационный аппарат, а у хидорид может (Чуйков, 1981).

Показатели количественного развития зоопланктона больших озер междуречья Пима и Тромьегана, июль 2001 г.

Название озера	тыс. экз./м <sup>3</sup>	г/м <sup>3</sup>	Доля вида в общей численности		Доля вида в общей биомассе	
			Название организма	%	Название организма	%
Пыхтанлор	195,03	0,873	Молодь Copepoda	61,5	Молодь Copepoda	42,6
					<i>Sida crystallina</i>	28,6
Пильтанлор	171,24	0,291	<i>B. longirostris</i>	39,4	<i>B. longirostris</i>	35,2
			<i>B. obtusirostris</i>	30,7	<i>B. obtusirostris</i>	32,4
Качнылор	251,47	0,985	<i>P. major</i>	56,1	<i>P. pediculus</i>	48,2
					Молодь Copepoda	28,9
Пачетлор	85,02	6,051	Молодь Copepoda	36,5	<i>P. pediculus</i>	94,2
			<i>K. q. dispersa</i>	20,1		

В оз. Пильтанлор биомасса зоопланктонов в июле 1993 г. была равна 0,265 г/м<sup>3</sup>, а в 2001 г. – 0,291 г/м<sup>3</sup>. Условно можно принять биомассу в июле равную 0,278 г/м<sup>3</sup>. В середине августа 1993 г. биомасса была выше (0,496 г/м<sup>3</sup>), чем в июле этого же года и выше средней величины для этого месяца за два года. В сентябре 2006 г. биомасса зоопланктонов была низкой – 0,140 г/м<sup>3</sup>. Подобная динамика количественного развития озераго зоопланктона характерна для обского севера, о чем говорит наш собственный опыт (Добринская и др., 1990; Характеристика экосистемы..., 1990; Мониторинг биоты..., 1997). Величина среднесезонной биомассы зоопланктона оз. Пильтанлор не превысит 0,305 г/м<sup>3</sup> – (0,278 + 0,496 + 0,140) : 3.

По данным качественного и количественного развития зоопланктона, согласно существующей классификации (Пидгайко и др., 1968), оз. Пильтанлор относится к малокормным водоемам.

### ЛИТЕРАТУРА

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. С-Пб.: Наука: 1-189.  
 Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука: 1-503.  
 Восстановление экосистем малых озер. 1994. СПб: Наука: 1-144.  
 Добринская Л.А., Богданов В.Д., Ярушина М.И., Лугаськов А.В., Богданова Е.Н.,

Шишмарев В.М. 1990. Экологическая характеристика уральских притоков Нижней Оби в условиях изменения стока. Деп. ВИНТИ, № 2233-В90. Свердловск: 1-77.

Крохалевский В.Р. 1996. О необходимости защиты интересов рыбного хозяйства при освоении месторождений нефти и газа в Западной Сибири // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень: 67-69.

Крючкова Н.М. 1987. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: 184-198.

Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука: 1-744.

Левич А.П. 1980. Структура экологических сообществ. М.: 1-181.

Лезин В.А. 1995. Реки и озера Тюменской области (словарь-справочник). Тюмень: 1-298.

Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука: 1-327.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: 1-240.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1982. Л.: Ленуприздат: 1-33.

Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспортировки газа. 1997. Екатеринбург: УРЦ «Аэрокосмоэкология»: 1-191.



- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Изд-во «Мир»: 1-740.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журнал, т. 29, №4: 62-76.
- Определить пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. С.-Пб.: Наука: 1-628.
- Паньков Н.Н. 2004. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн р. Камы). Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та: 1-162.
- Пидгайко М.Л. 1978. Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон // Изв. ГосНИОРХ, т. 135: 1-109.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. 1968. Краткая биопродукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ, т. 67: 205-228.
- Рогозин А.Г. Коловратки (Rotifera) Челябинской области. Миасс: ИГЗ: 1-126.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат: 1-239.
- Рылов В.М. 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып. 3. Cyclopoidea пресных вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР: 1-319.
- Смирнов Н.Н. 1971. Фауна СССР. Ракообразные. Т. I, вып. 2. Chydoridae фауны мира. Л.: Наука: 1-330.
- Смирнов Н.Н. 1976. Фауна СССР. Ракообразные. Т. I, вып. 3. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Л.: Наука: 1-237.
- Унифицированные методы исследования качества вод. 1977. Ч. III. Методы биологического анализа вод. Приложение 1. Индикаторы сапробности. М.: Изд-во «Секретариат СЭВ»: 1-91.
- Чуйков Ю.С. 1981. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных // Экология, №3: 71-75.
- Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. 1990. Свердловск: УрО АН СССР: 1-252.
- Shannon C.E., Weaver W. 1963. The mathematical theory of communication. Urbana: 1-117.

**ВЫЖИВАНИЕ СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ  
НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА**

*В.Д. Богданов*

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,  
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: bogdanov@ipae.uran.ru*

Выявление степени воздействия того или иного фактора на выживаемость в ранние периоды жизни рыб, сравнительная их оценка и классификация по степени значимости важны для развития теории динамики стада рыб, оценки воспроизводства, прогнозирования запаса и реального управления рыбным хозяйством конкретного водоема (Дементьева, 1976; Рикер, 1979).

Оценку выживания сиговых рыб Нижней Оби на ранних стадиях онтогенеза проводили в уральских нерестовых притоках: в период эмбриогенеза (Богданов, 2007), в период вылупления и ската личинок (Богданов, 1987), в период нагула личинок в сорах поймы Оби (Богданов, 1992; Богданов, Богданова, 2001).

Выживание икры сиговых рыб Нижней Оби на нерестилищах, расположенных в уральских притоках, может изменяться от 0% до 93%. Основные факторы, определяющие гибель икры, — перемерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками, второстепенные — неполное оплодотворение, паразитарные заболевания (Богданов, 2007). Условия для высокого выживания икры формируются на участках рек со стабильным грунтовым питанием рек, обильными зажорными явлениями, незначительной скоростью нарастания льда, низкой численностью хищников. На уральских нерестовых притоках такие нерестилища находятся в предгорных участках рек. Полная гибель от перемерзания развивающейся икры возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах.

Выживание личинок в период покатной миграции на чистых реках определяется генетическими и механическими причинами. В районе нерестилищ от общей численности вылупившихся личинок погибает около 2-3% особей (Богданов, 1987). Гибель личинок осо-

бенно высока в периоды шугохода (до 28%). В процессе дальнейшей миграции с нерестилищ к местам нагула численность покатных личинок уменьшается в среднем на 1% за 10 км пути. Среди уральских нерестовых притоков наиболее высокое выживание икры и вылупившихся личинок наблюдается на нерестилищах в р. Манье (бассейн р. Северной Сосьвы).

В первую декаду нагула в пойменных водоемах гибнет большая часть молоди. Плотность личинок наиболее быстро уменьшается на участках, где преобладает навалный ветер. Обнаружена достоверная ( $P < 0,05$ ) отрицательная связь смертности личинок с повторяемостью ветров северного и западного направлений. Если эти ветры длительное время не меняются, то у подветренных берегов формируются благоприятные условия для нагула. После образования стай влияние ветров на выживание личинок ослабляется. Личинки отходят от навалного берега и концентрируются на затишных участках.

Установлено, что высокий паводок, когда вода выходит за пределы границ соров (основных нагульных водоемов) и затопливает окружающий лес, неблагоприятно сказывается на выживании личинок, тогда как при среднем и ниже среднего уровнях воды образуется много мелководных зон с травянистой луговой растительностью, где личинки оказываются наиболее защищенными от штормовых ветров. Очень низкий уровень воды сказывается на выживании личинок так же плохо, как и высокий, так как при очень низкой воде личинки больше погибают от штормов, а при очень высокой воде — от недостатка пищи.

Смертность личинок ниже, если их массовый заход в соры происходит спустя 20-25 суток от начала его затопления. Связь между периодом от залития сора до массового захода в него личинок и их смертностью отрицатель-

ная ( $r=-0,58$ ). Как правило, к этому времени устанавливается температура воды выше  $+10^{\circ}\text{C}$ , и отмечается резкий подъем численности зоопланктона (Богданова, 1992). Чем выше количество градусо-дней до массового захода личинок и за 10 суток нагула после их массового захода, тем ниже смертность ( $P<0,05$ ).

Выживание личинок в очень большой степени зависит от трофического фактора. Большинство генераций пеляди в условиях нагульных водоемов уральских нерестовых рек в большинстве случаев (лет) переходят на потребление экзогенной пищи при плотности кормовых организмов и температуре воды, показатели которых лежат в пределах пороговых концентраций стартового корма и температур (Богданов, Богданова, 2001). Успешному переходу на активное питание способствует наличие у части особей остатков эндогенных запасов пищи.

Однако в отдельные годы трофическая ситуация при переходе на потребление пищи из водоема складывается неблагоприятно, что приводит к снижению выживаемости личинок (Богданов, Богданова, 2001). Наименее успешно проходит данный этап в жизни пеляди в условиях нагульных водоемов р. Северной Сосьвы в год с поздним сроком весеннего половодья, ранним сроком массового ската личинок и с крайне высоким или крайне низким уровнем воды.

Связь выживаемости личинок пеляди и тугуна с активностью перехода их на экзогенную пищу и количеством кормовых организмов подтверждается математическими методами — получены высокие (для натуральных исследований) значения коэффициентов корреляции и построены линии регрессии (рис. 1, 2). В годы, когда личинки успешно переходили на потребление экзогенной пищи, их выживаемость была высокая и, наоборот, при незначительном успехе перехода выживаемость была низкая. Исключение составляют годы, отличающиеся очень неблагоприятными ветровыми режимами. Используя полученные регрессии, можно прогнозировать уровень смертности (выживаемости) личинок. От-

метим, что показатели нужно снимать для личинок массового захода в сор, которые в основном определяют выживаемость генераций.

Смертность личинок от выедания хищниками в сорах ограниченная. Личинки сиговых в сорах Нижней Оби не выедаются рыбами, однако наблюдается их выедание беспозвоночными хищниками (личинками веснянок и поденок), но лишь на непроточных участках, удаленных от русел рек и протоков, где концентрации хищников высокие.

Результаты проведенных исследований позволили дать схему связи численности поколений сиговых рыб Нижней Оби с условиями среды (рис. 3). Для выживания икры и покатных личинок определяющими всегда являются абиотические, а для выживания нагульных личинок либо абиотические, либо биотические факторы.

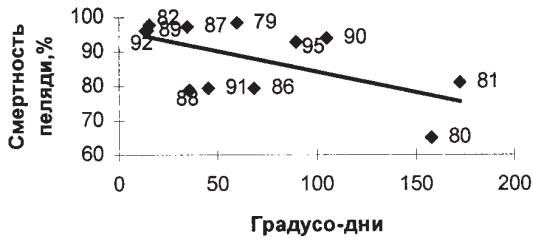
Установлено на многолетнем материале, что наиболее благоприятные условия нагула личинок пеляди и тугуна (массовые виды) в сорах поймы р. Северной Сосьвы возникают: в годы со средним уровнем залития сора или ниже его (многоводные и слишком маловодные годы неблагоприятны); при условии массового захода личинок через 20-25 суток после начала затопления сора; при значительном преобладании одного-двух направлений ветра, типичных для данной местности, или при штилевой погоде; при прогреве воды на мелководьях сора в период массового захода личинок выше  $+6^{\circ}\text{C}$ .

Благоприятными для выживания личинок были условия весны 1980, 1981, 1985, 1986, 1990, 1991, 1994, 1999, 2000 гг., менее благоприятными — 1983, 1984, 1988, 1995, 1997, 1998, 2001, 2003, 2004 гг., неблагоприятными — 1979, 1982, 1987, 1989, 1992, 1996, 2002, 2005, 2006, 2007 гг. Смертность личинок в благоприятные годы за первые десять дней нагула составляет от 65 до 84%, а в неблагоприятные годы — от 95 до 98%. В годы с высокой выживаемостью личинок наблюдался и хороший темп их роста (Богданов, 1992).

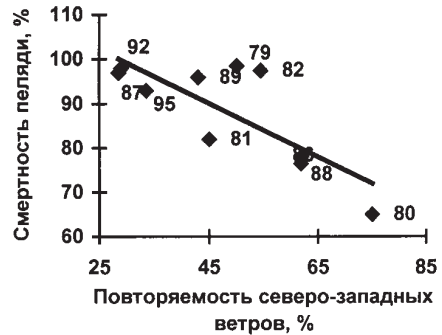
Считается, что для каждого вида рыб специфична не только общая величина смертности,

Зависимость смертности личинок пеляди от изменений факторов среды

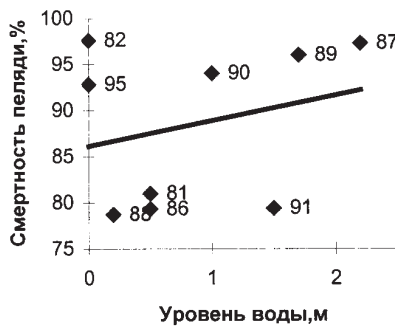
от суммы температур воды от заливия сора до массового захода личинок



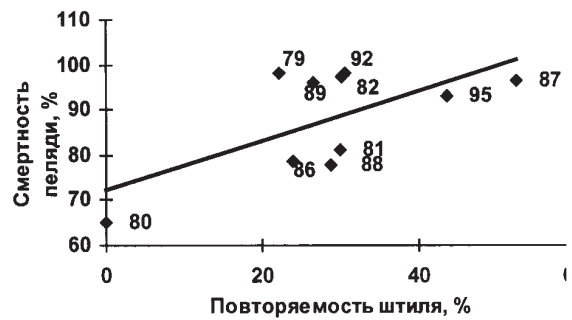
от повторяемости ветров северо-западного направления



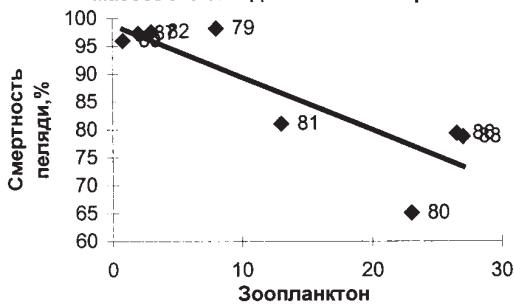
от уровня воды



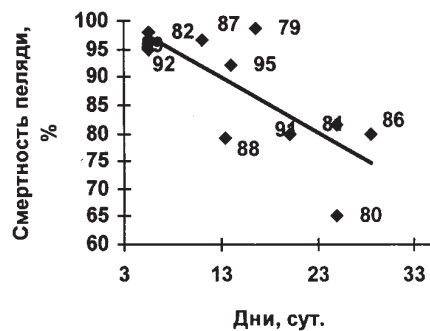
от повторяемости штилевых дней



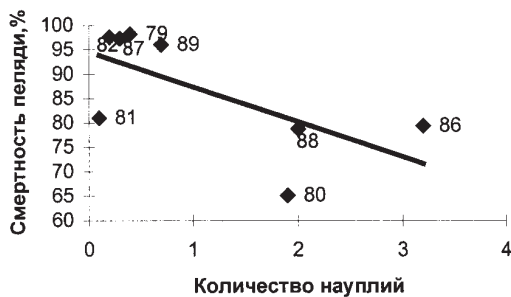
от количества зоопланктона во время массового захода личинок в сор



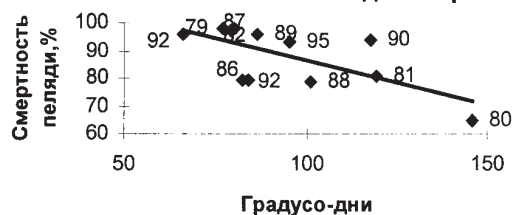
от количества дней от заливия сора до массового захода личинок



от количества науплий во время массового захода личинок в сор



от суммы температур воды за 10-дневный период нагула личинок после массового захода в сор





Зависимость смертности личинок тугуна от изменений факторов среды

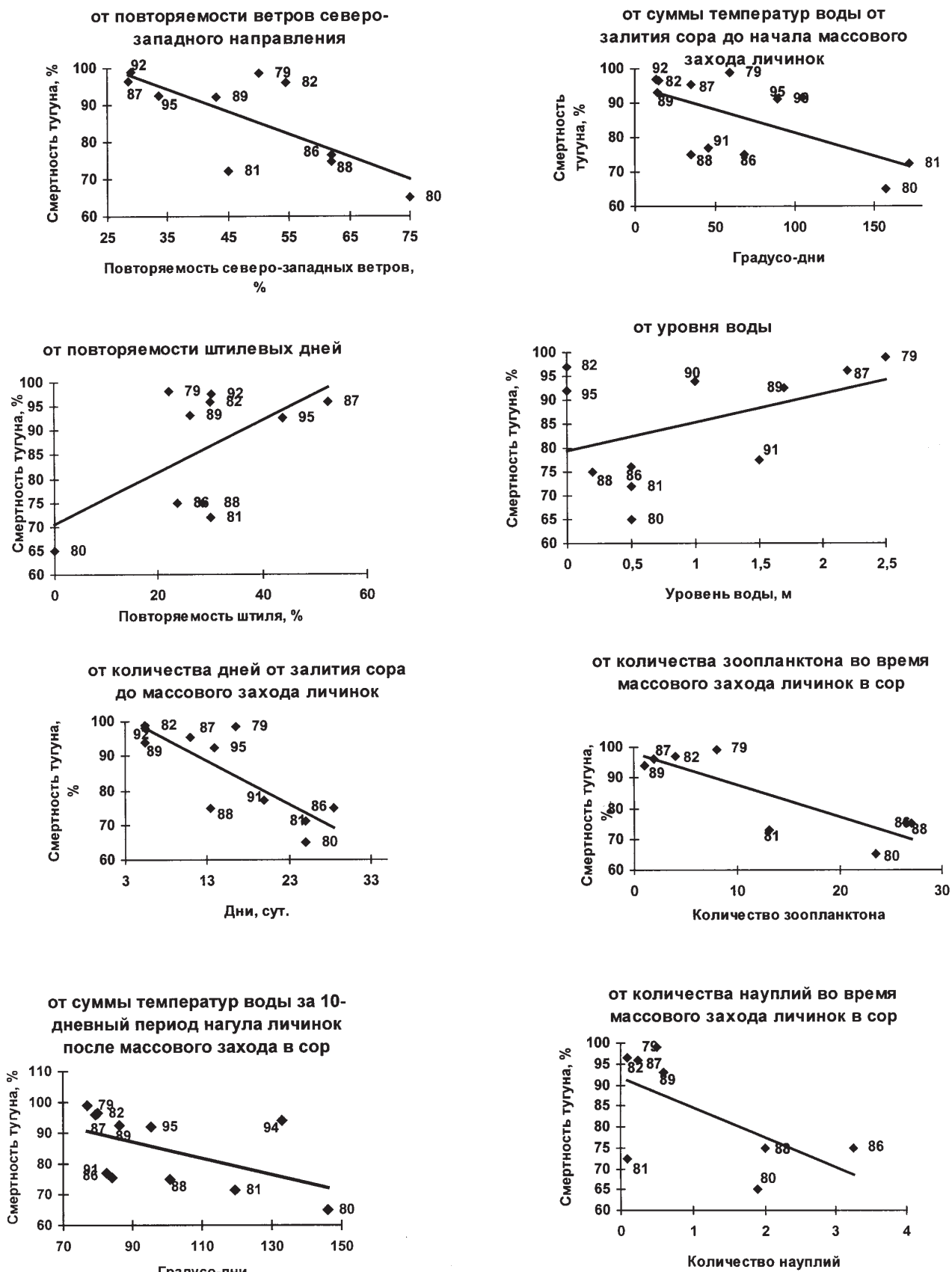
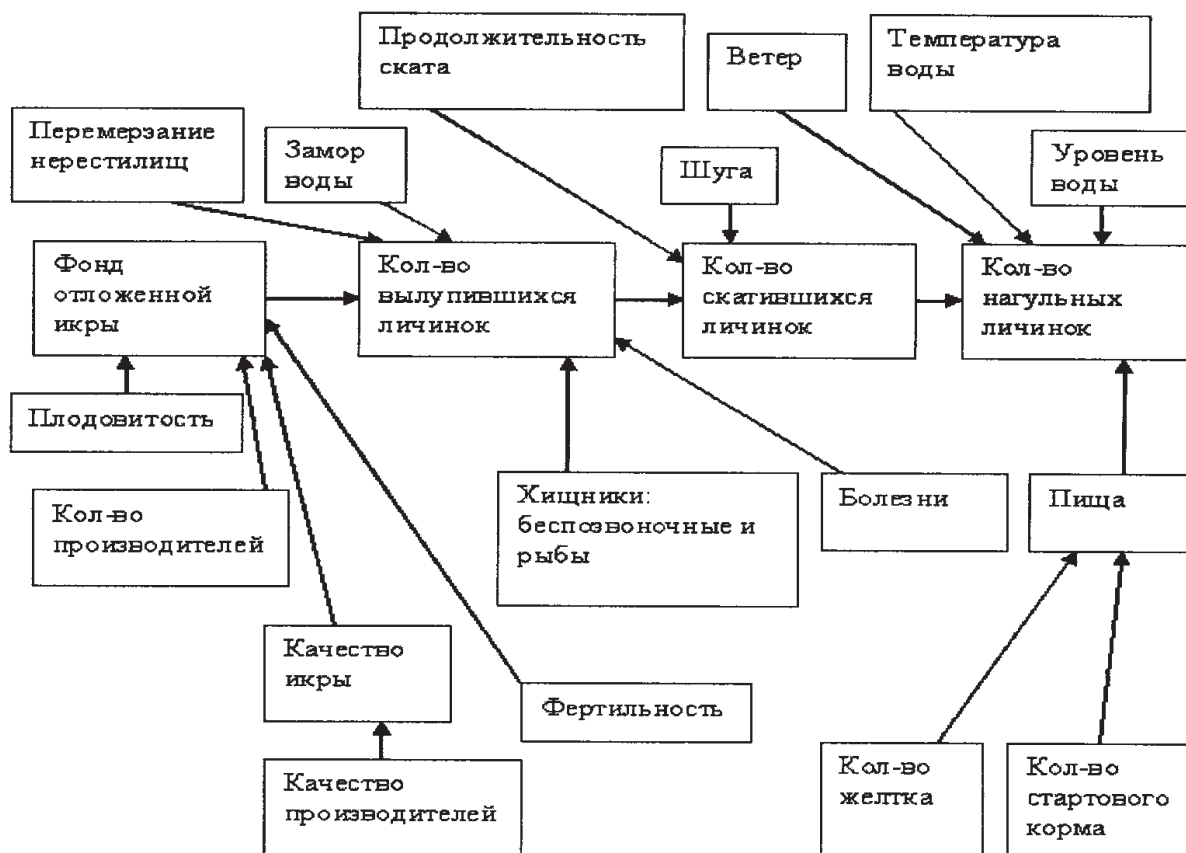


Схема зависимости численности поколений сиговых рыб Нижней Оби от абиотических и биотических факторов



но и ее распределение по отдельным этапам развития (Никольский, 1974). У сиговых рыб Нижней Оби наибольшая смертность обычно наблюдается в эмбриональный период развития, но в исключительных случаях (массовый заход личинок в сор сразу после его залития) возможна массовая гибель личинок при переходе на питание внешней пищей.

На основании проведенных исследований жизненного цикла сиговых рыб Нижней Оби, нами выделяется три типа стратегии их смертности на ранних этапах развития (рис. 4):

– **первый тип** (Поздняя смертность) – очень высокое выживание икры (90%) и повышенная смертность покатных личинок (30%). Этот тип характерен примерно для 25% популяции чира, 14 – тугуна, 18 – пеляди и 6% – пыжьяна (горные притоки р. Ляпин);

– **второй тип** (Равномерная смертность) –

выживает 20-30% икры, гибнет 20% покатных личинок. Охватывает большую часть популяций сиговых Нижней Оби – 86% тугуна, 93% пыжьяна, 82% пеляди, 50% чира (р. Ляпин, р. Войкар и р. Сыня, при отсутствии замора в последней);

– **третий тип** (Ранняя смертность) – очень большая смертность икры (более 90%) и низкая смертность покатных личинок (менее 10%). Охватывает в основном популяцию чира (20%), в меньшей степени пеляди (0,1%) и пыжьяна (1%) (рр. Собь, Харбей, Лонготъеган).

В случае зимнего замора в р. Сыня увеличивается доля популяции, воспроизводящейся по третьему типу – на 60% у сига-пыжьяна, на 15% у чира и пеляди, на 3% у тугуна.

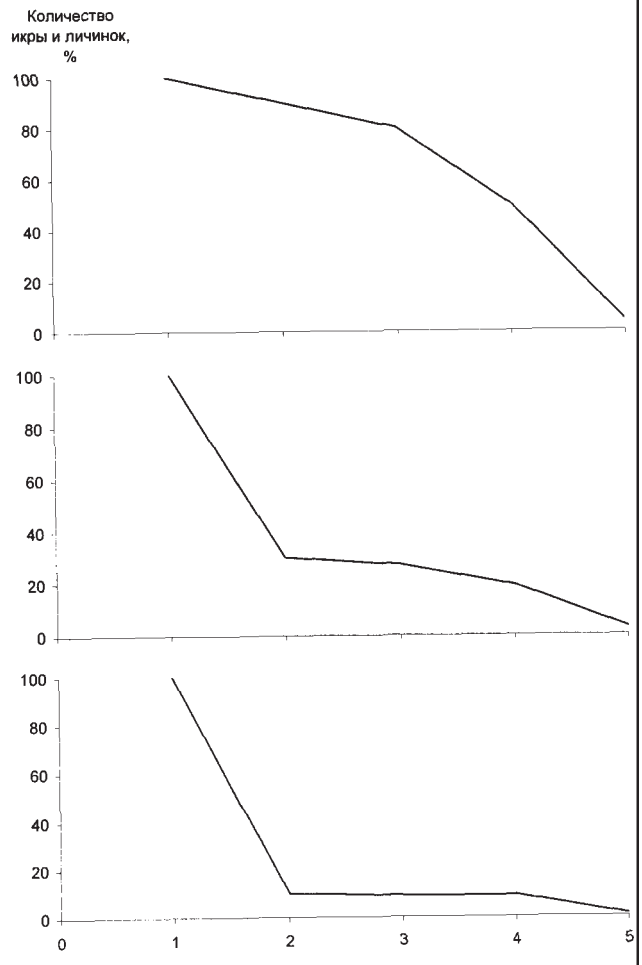
При всех типах гибнет 69-98% нагульных личинок за 10-суточный период от начала нагула на мелководьях сор (Богданов, 1992).

Три типа смертности (I-III) сиговых рыб Нижней Оби на ранних этапах онтогенеза

Для большинства сиговых Нижней Оби характерен второй тип стратегии смертности. Стратегии смертности первого и третьего типов отмечаются в меньшей степени. Реализация их определяется наличием или отсутствием замором на нерестилищах. Стратегия смертности на ранних этапах развития следующая: у группировок рыб (объединения по нерестовым рекам) с более высокой смертностью икры наблюдается повышенное выживание покатных личинок за счет короткого миграционного пути.

За первые 10 суток нагула (в дальнейшем «определяющий период») в зависимости от величины выживания личинок численность поколения может измениться почти в 10 раз. При первом типе стратегии смертности от фонда отложенной икры к концу «определяющего периода» может дожить от 0,6 до 8% особей, при втором – от 0,4 до 5% особей, при третьем – от 0,08 до 1,1% особей. У видов с небольшими межгодовыми колебаниями численности вылупившихся личинок величина поколения к концу «определяющего периода» при максимальном и минимальном фонде отложенной икры может быть одинаковой, и дальнейшая судьба генерации будет зависеть от выживания личинок на местах нагула. К таким видам относятся чир и тугун. У видов, колебания численности которых значительные (пелядь и, отчасти, пыжьян), при высокой численности фонда отложенной икры, но при плохом выживании икры и личинок, величина поколения к концу «определяющего периода» будет больше, нежели в случае низкой численности фонда икры, но хорошего выживания. В связи с этим четкие многолетние ритмы численности («волны жизни») проявляются только у пеляди. Для этого же вида отмечена зависимость численности рождаемых поколений от численности производителей ( $r=0,71$ ) и биомассы производителей (через 6-7 лет после рождения) от численности личинок ( $r=0,95$ ,  $P<0,05$ ).

Важнейшая популяционная адаптация заключается в том, что уровень естественной смертности должен гарантировать устойчивое воспроизводство (Шатуновский, 1980;



- 1 – фонд отложенной икры;
- 2 – количество выжившей икры;
- 3 – количество выживших личинок после ската в районе нерестилищ;
- 4 – количество личинок, скатившихся на места нагула;
- 5 – количество личинок после 10 суток нагула.

Salojarvi, 1987). Механизмы, обеспечивающие обязательное выживание части особей в популяции полупроходных сиговых рыб в первый год жизни и ее устойчивость, следующие: 1) наличие нескольких центров размножения и перераспределение производителей по нерестилищам внутри каждого центра всегда гарантируют выживание определенной части отложенной икры; 2) массовое вылупление за 3-4 суток и скат большинства личинок на

места нагула на «гребне» паводковой волны (то есть с наибольшей скоростью) обеспечивают максимальное выживание покатных личинок; 3) отставание начала нагула личинок от начала вегетации сорос обеспечивает достаточное количество кормовых организмов; 4) одновременное массовое вылупление личинок в различных центрах размножения, определяемое их широтной и вертикальной зональностью, приводит к расширению вариативности личинок. В результате население на местах нагула в масштабах ареала в значительной степени становится разнородным по степени развития (одни начинают, а другие в это же время могут заканчивать личиночное развитие), что повышает выживаемость и устойчивость популяции в целом при разном сочетании абиотических факторов.

В последние годы все чаще наблюдаются нарушения фенологических явлений – сдвигаются сроки вылупления личинок и нерестового хода. Так, в 2007 г. из-за раннего резкого весеннего потепления, закончившимся длительным похолоданием, на всех уральских нерестовых реках наблюдалось два пика ската личинок. Причем личинки, вылупившиеся в первый пик, оказались «смертниками». Особенно пострадал чир в бассейне р. Северной Сосьвы, так как он почти весь вылупился в первый пик, а протяженность миграции до мест нагула больше, чем в других реках. «Недостача» в численности генерации оказалась существенной – около 100 млн. экз. личинок. Причина фенологических «сбоев» – изменения климата в сторону потепления.

## ЛИТЕРАТУРА

Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск, УрО АН СССР: 1-60.

Богданов В.Д. 1992. Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: 27-46.

Богданов В.Д. 2007. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби. // Научный вестник. Вып. 2 (46). Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. Салехард: 42-49.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н. 2001. Выживание сиговых рыб Нижней Оби в первый год жизни // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Мат-лы научн.-производ. совещ. Тюмень: 14-17.

Богданова Е.Н. 1992. Весенний зоопланктон сора Польшос-Тур // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: 20-26.

Дементьева Т.Ф. 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Изд-во «Пищевая пром-сть», 1-238.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Изд-во «Пищевая промышленность», 1-447.

Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Изд-во «Пищевая промышленность», 1-408.

Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука: 1-282.

Salojarvi K. 1987. Why do vendace (*Coregonus albula* L.) population fluctuate? // *Aqua fenn.* V. 17. N. 1: 17-26.



## ЭПИЗООТИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ СИГОВЫХ РЫБ РЕКИ СЫНЯ

А.Л. Гаврилов, О.А. Госькова

Институт экологии растений и животных

Уральского отделения Российской академии наук,

ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: [gavrilov@ipae.uran.ru](mailto:gavrilov@ipae.uran.ru)

### ВВЕДЕНИЕ

На жизнь рыб в водоеме оказывают влияние многие факторы. Прежде всего, это сама водная среда – ее температура, газовый и химический состав, скорость течения, режим уровня и т.д. Наряду с этим для выживания рыб в водоеме большое значение имеют различные биотические факторы и в том числе паразитарный, вызывающий возникновение массовых заболеваний рыб – эпизоотий.

У сиговых и лососевых рыб Нижней Оби известно 43 вида паразитов (Петрушевский, 1948), в целом у рыб этого семейства в Оби зарегистрировано 79 видов паразитов, принадлежащих к 55 родам, 37 семействам и 12 классам (Экология рыб, 2006). Отдельные из них вызывают паразитарные заболевания рыб, а также инвазии опасные для человека.

### РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Сыня – третий по величине левобережный приток бассейна Нижней Оби, берущий начало на юго-восточном склоне Полярного Урала. В р. Сыне размножаются 5 видов сиговых рыб: пелядь, пыжьян, чир, тугун и ряпушка. Наиболее многочисленны пелядь и сиг-пыжьян. Производители ряпушки поднимаются на нерест не ежегодно. Нерестилища расположены в зоне не подверженной антропогенному влиянию.

Изучение массовых видов паразитов производителей сиговых рыб проводилось в р. Сыне на протяжении ряда лет (1992, 1994–96, 1998–2007 гг.). Проведен неполный паразитологический анализ 1571 экз. пеляди, сига-пыжьяна, чира, тугуна и ряпушки в период нерестовой миграции (сентябрь – октябрь). Исследовалась свежая и фиксированная рыба, которая обрабатывалась по общепринятым

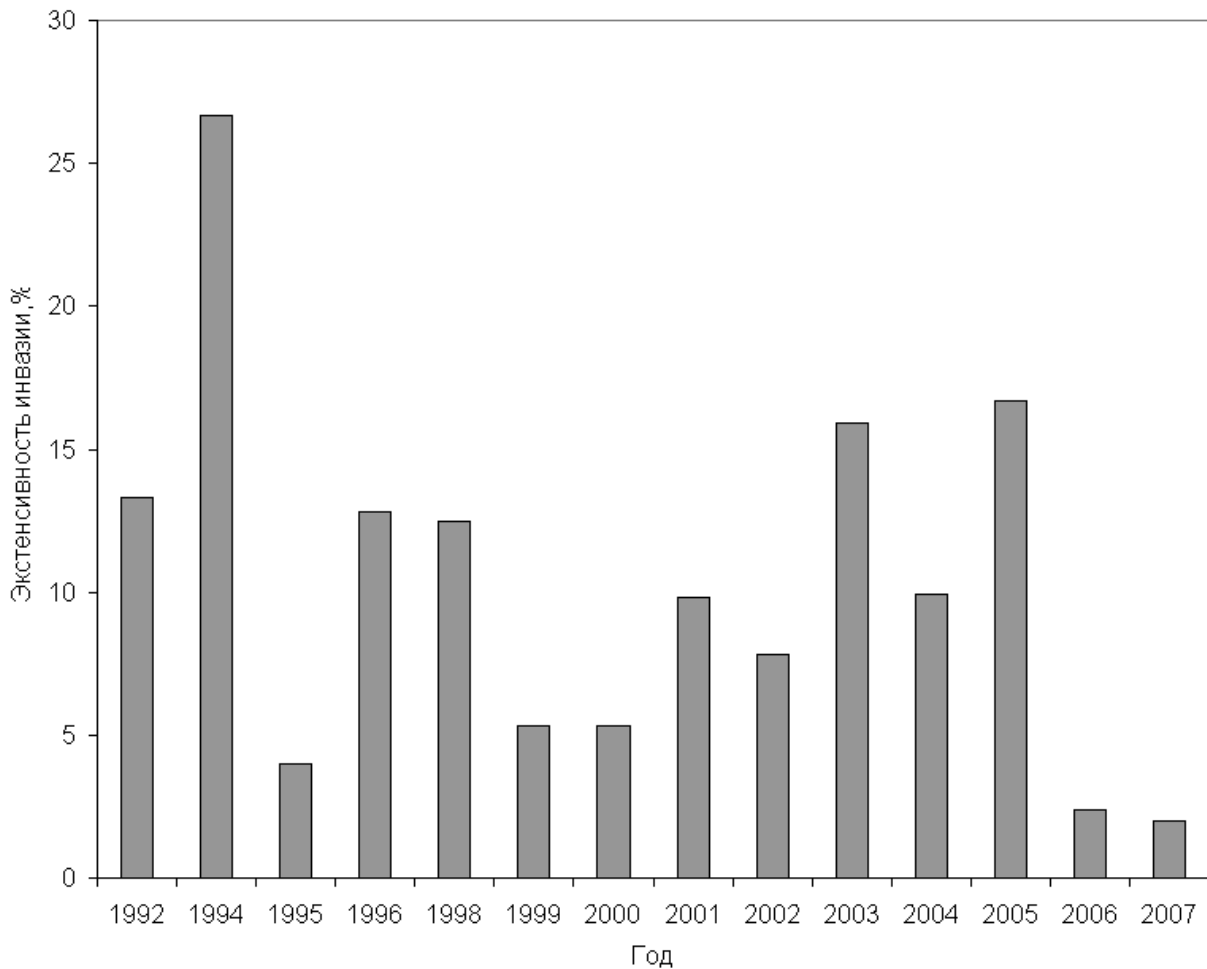
в ихтиологии и паразитологии методикам (Правдин, 1966; Быховская-Павловская, 1969; Шигин, 1986).

### ПАТОГЕННЫЕ ПАРАЗИТЫ СИГОВЫХ РЫБ

Среди паразитов сиговых рыб встречаются такие виды, которые при сочетании определенных условий (повышение численности промежуточного или основного хозяина, изменение климата и рост антропогенного загрязнения) способны к быстрому распространению у рыб и возникновению у них массовых заболеваний – эпизоотий.

**Миксоспоридиоз.** Из представителей простейших (одноклеточных организмов) в низовье Оби широко распространены видоспецифичные для сиговых и лососевых рыб миксоспоридии *Henneguya zschokkei*. У пораженных рыб паразит вызывает бугорковую болезнь, локализуясь в мышцах, цисты овальной или округлой формы могут достигать 2–4 см и часто выступают над поверхностью тела в виде опухолей. После созревания спор цисты наполняются жидкостью по консистенции и цвету напоминающей молоко, прорываются через кожу и попадают в воду. На месте разрыва образуется язва. Попавшие в воду споры служат источником заражения других рыб. При сильной инвазии рыбы погибают обычно от вторичной инфекции. У пеляди, мигрирующей на нерест в р. Сыню, паразит встречается ежегодно в среднем у 10,6% рыб. Максимальная встречаемость цист в мышцах тела рыб редко достигала более 30% при интенсивности инвазии до 53 вегетативных цист (массовому анализу на обнаружение цист миксоспоридий было подвергнуто 1495 экз. пеляди за все годы наблюдений) (рис. 1.).

Встречаемость микроспоридии *Henneguya zschokkei* у пеляди р. Сыни в разные годы



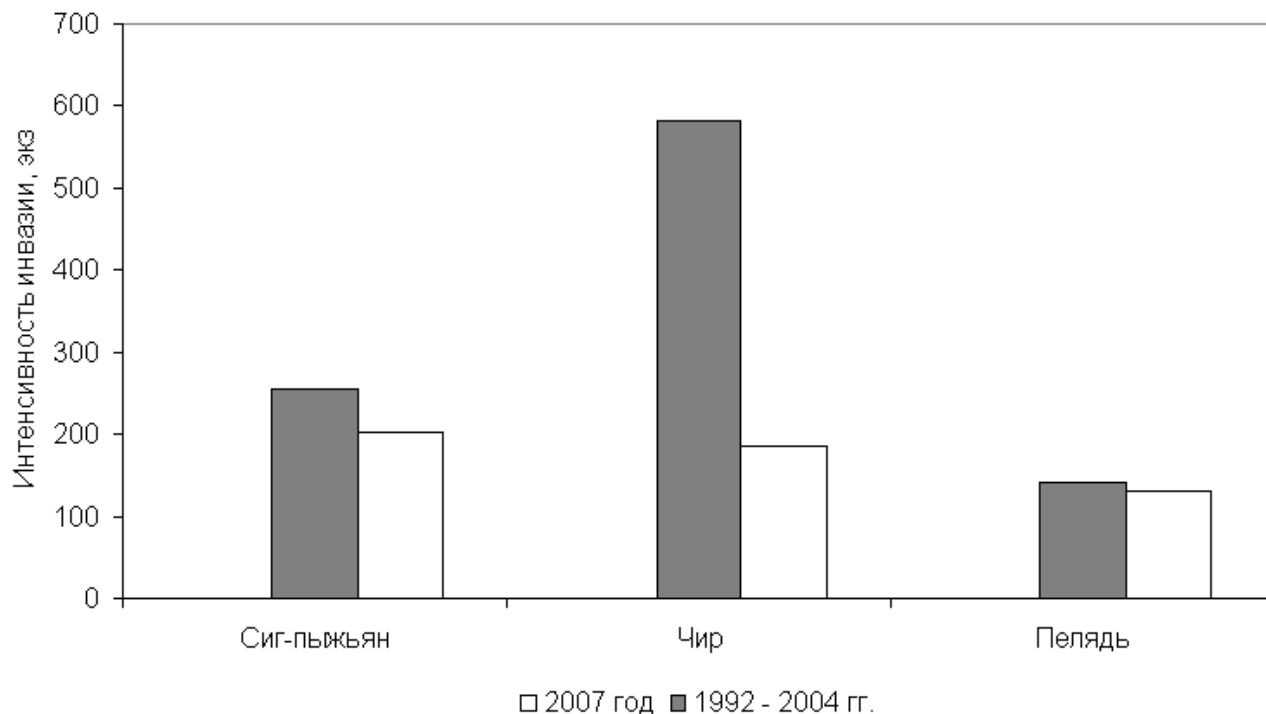
Попавшие в воду споры паразита пассивно парят в толще воды и попадают в рыбу вместе с пищей без участия промежуточных хозяев. У речных экологических форм сигов, предпочитающих для нагула проточные биотопы (русло реки, протоки) чира и сига-пыжьяна микроспоридия в р. Сыне отмечена единично у 0,5–1,4% рыб. В низовье Оби признаки заболевания бугорковой болезнью изредка отмечались для пеляди в р. Северная Сосьва (Размашкин и др., 1979). Нами, за весь 14-летний период наблюдений в р. Сыне, гибели производителей сиговых рыб от бугорковой болезни в период нереста не отмечено. Среди других видов патогенных для сиговых рыб следует отметить микроспоридию *Thelohanellus pyriformis*. Заболевание, шишечная болезнь, обычно распространено среди карповых рыб (язь, елец, плотва). Массовая гибель пеляди, чира, сига-пыжьяна и язя отмечалась

осенью 1940 г. на р. Ляпин, левом притоке р. Северная Сосьва. Возбудители телоханеллеза у сиговых рыб в р. Сыне нами не обнаружены. В последние годы отмечается рост численности карповых рыб в водоемах низовьев Оби, поэтому необходим контроль за распространением паразита среди рыб и усиленный отлов охваченных эпизоотией популяций карповых рыб.

Многочлеточные паразиты наиболее распространены у сиговых рыб в р. Сыне. Для большинства из них рыбы являются промежуточным этапом в завершении жизненного цикла. Пассивные личинки паразитов аккумулируются с возрастом в тканях и органах рыбы и редко приводят к гибели половозрелой особи. Наиболее патогенны личинки паразитов для молоди на ранних этапах развития и сеголеток рыб.

**Ихтиокотилуроз.** Личинки трематоды

Межгодовая динамика интенсивности инвазии сиговых рыб р. Сыни личинками трематоды *Ichthyocotylurus erraticus*



*Ichthyocotylurus erraticus* являются массовыми паразитами всех 5 изученных видов сиговых рыб р. Сыни. Для этого паразита характерны активное проникновение в рыбу на стадии церкария и смена хозяев (первый промежуточный хозяин – моллюск *Valvata piscinalis*, вторые – лососевые и сиговые рыбы, окончательные – рыбацкие птицы: гагары, чайки и поганки). Поскольку церкарии трематоды активно проникают в промежуточного хозяина, то интенсивность инвазии личинками паразита не зависит от типа питания сиговых рыб.

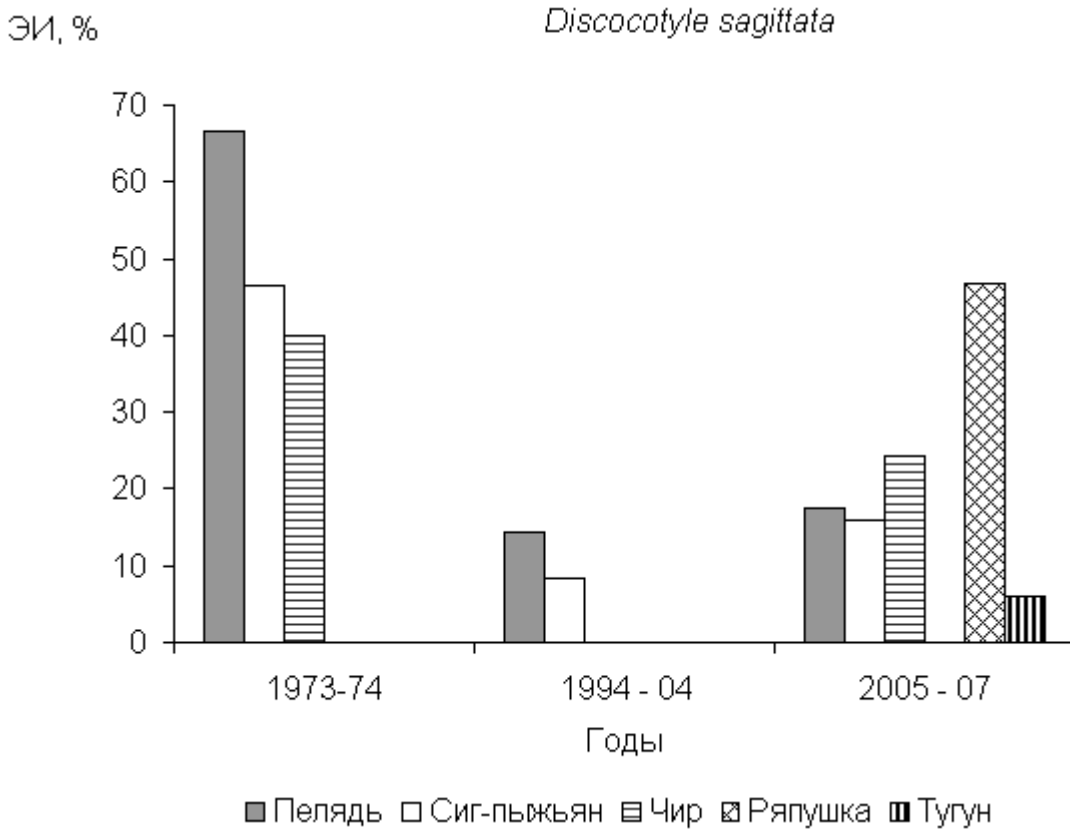
У пеляди р. Сыня, по сравнению с другими видами сиговых, наименьшая степень поражения. Среднемноголетняя интенсивность инвазии рыб достигала 142 цисты трематоды на сердце и изменялась в пределах от 1 до 1402 (рис. 2).

Биологические показатели производителей пеляди (длина, масса тела и упитанность) при повышении уровня инвазии личинками трематоды не снижались. Сиг-пыжьян и чир более интенсивно заражены личинками

паразита. У чира, в сравнении с пелядью и пыжьяном, чаще встречаются рыбы с пораженностью более 600–800 личинок трематоды на сердце. Высокая интенсивность поражения перикарда чира личинками паразита проявляется в снижении упитанности и массы тела рыб. Средний индекс упитанности десятилетних чиров (по Фультону) при уровне инвазии более 200 цист на сердце составлял 1,58, а масса тела 1140 г. Максимум поражения (более 1000 цист) приводил к снижению индекса упитанности до 1,46 и массы тела до 890 г. Гибели производителей сиговых рыб в р. Сыне нами не отмечено, но возможна гибель личинок сигов даже при минимальном поражении (Прогнозирование, 2001).

**Диплостомоз.** В Обском бассейне у сиговых рыб, особенно в озерах, многочисленны личинки трематод из рода *Diplostomum*. Рыбы – вторые промежуточные хозяева, у которых личинки паразита локализуются обычно в тканях глаза (хрусталике, стекловидном теле), вызывая при сильной инвазии гибель молоди, либо паразитическую катаракту (слепоту)

Динамика зараженности разных видов сиговых рыб р. Сыни массовыми паразитами (примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии, 1973-74\* гг. – данные Д.А. Размашкина и др., 1981)



взрослых особей. В р. Сыне диплостомоз регистрируется довольно редко у чира и сига-пыжьяна (до 3,7%), чаще у пеляди 6,7%, тугуна – 12,5%, но особенно часто встречается у ряпушки – 80%. При интенсивном поражении наблюдается помутнение хрусталика и рыбы слепнут, в результате чего становятся легкой добычей рыбацких птиц. Окончательными хозяевами паразита являются чайки, крачки, крохали.

**Дискокотилез.** Заболевание вызывается моногеней *Discocotyle sagittata*, паразитирующей на жабрах сиговых рыб. Паразит сильно травмирует жаберную ткань, вызывая микротравмы и развитие анемии. Развитие паразита происходит без участия промежуточных хозяев и тесно связано с численностью окончательных хозяев – сиговых и лососевых рыб (Иешко, Малахова, 1982).

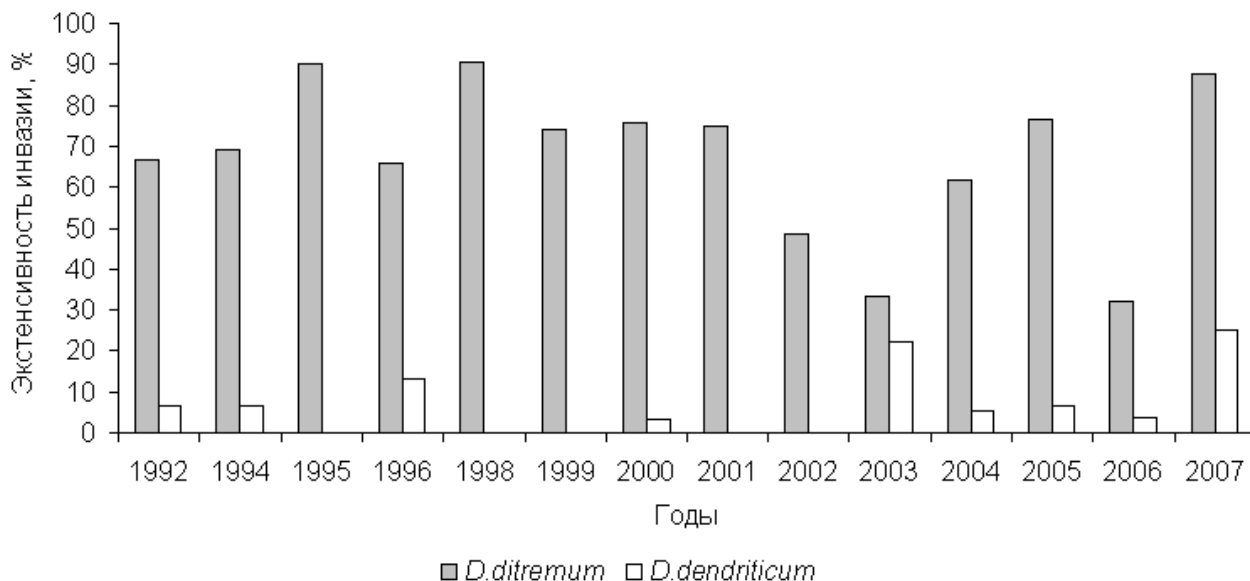
В р. Сыне жаберный паразит моногеней *Discocotyle sagittata* был довольно редок

в начале 1990-х и 2000 гг. В настоящее время этот специфичный для сиговых рыб эктопаразит вновь отмечен у чира и наиболее распространен у ряпушки – до 46,7% (рис. 3).

**Тетраонхоз.** Возбудитель – моногеней *Salmonchus alaskensis* Syn.: *Tetraonchus alaskensis*. При высокой интенсивности инвазии наблюдается разрушение жаберных лепестков и гибель рыб. Вспышка заболевания наблюдалась осенью и в начале зимы 1973 г. в реках Сыне и Войкар (Размашкин, Кашковский, 1977). У пеляди, чира, сига – пыжьяна и нельмы при интенсивности заражения 1,5-2 тыс. паразитов на рыбу отмечена гибель рыб от некроза жаберных лепестков. Возникновению вспышки заболевания в 1973 г. способствовала высокая численность пеляди и длительный период нагула. В р. Сыне за весь 14-летний период наших наблюдений паразит не отмечен.



Многолетняя динамика зараженности пеляди р. Сыни личинками цестод рода *Diphyllobothrium*



**ПАРАЗИТЫ СИГОВЫХ РЫБ,  
ПАТОГЕННЫЕ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА**

У сиговых рыб в низовье Оби паразитируют личинки двух видов дифиллоботриид: *Diphyllobothrium dendriticum* и *Diphyllobothrium ditremum* (Сердюков, 1979). Ранее в работах (Петрушевский, Бауер, 1948; Титова, 1965) у пеляди, муксуна и нельмы указывались личинки широкого лентеца *Diphyllobothrium latum*. Дополнительными хозяевами этой цестоды служат щука, налим, окунь и ерш. Личинки всех трех видов дифиллоботриид морфологически сходны в свободном от капсул (в которые заключены только личинки цестод чаек *D. dendriticum* и гагар *D. ditremum*) виде и могли быть описаны как личинки широкого лентеца ошибочно (Экология рыб, 2006).

Эпидемиологическое значение для человека имеют только личинки лентеца *Diphyllobothrium dendriticum*, роль основных хозяев которого помимо многих рыбоядных птиц (чайки, крачки, поморники, вороны, сороки) могут выполнять и млекопитающие (песцы, кошки, собаки и человек).

В р. Сыне в 2007 г. зараженность пеляди составила 25% (рис. 4). Капсулы с личинками червей локализовались чаще всего в париетальной части брюшины и на сердце

рыб. Плероцеркоиды (личинки) *D. dendriticum* могут развиваться и в кишечнике человека, вызывая тяжелое заболевание — дифиллоботриоз (Размашкин, Кашковский, 1989).

**ВЫВОДЫ**

В р. Сыня за 14-летний период наблюдений не выявлено гибели 5 видов производителей сиговых рыб (пеляди, чира, сига-пыжьяна, ряпушки и тугуна) от патогенных паразитов в период нерестовой миграции. Эпизоотическая ситуация в бассейне данной реки благополучная. Следует проводить паразитарный контроль миксоспоридий *Thelohanellus pyriformis* в связи с ростом численности в реке популяции карповых рыб.

Эпидемиологическое значение для человека имеют только личинки лентеца *Diphyllobothrium dendriticum*, распространенные в р. Сыня у пеляди и способные вызывать у людей (особенно в раннем возрасте) тяжелое заболевание дифиллоботриоз.

**ЛИТЕРАТУРА**

Быховская-Павловская И.Е. 1969. Паразитологическое исследование рыб. Л.: 1-109.  
Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Парази-

тологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: 161-175.

Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Щупаков И.Г. 1948. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. т. 27. Л.: 67-96.

Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. 1948. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение // Изв. ВНИОРХ. т. 27. Л.: 195-216.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат: 1-376.

Прогнозирование паразитарных и токсикологических заболеваний. Биотехнические приемы борьбы с ними в водоемах озерных хозяйств Западной Сибири (методические указания). 2001. ФГУП. СибрыбНИИпроект. Тюмень: 1-67.

Размашкин Д.А., Осипов А.С., Ширшов В.Я., Альбетова Л.М. 1979. Паразитофауна и болезни пеляди в водоемах Тюменской области // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск: Изд-во Том. ун-та: 94-100.

Размашкин Д.А., Кашковский В.В. 1989. Паразитофауна и болезни пеляди // Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, экология, продуктивность. М.: 242-266.

Сердюков А.М. 1979. Дифиллоботрииды Западной Сибири. Новосибирск: 1-120.

Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: ТГУ: 1-172.

Шигин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: 1-253.

Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006. М.: Товарищество научных изданий КМК: 410-476.

СОДЕРЖАНИЕ

***Н.И. Андряшкина***

Формирование растительного покрова в искусственно созданных местообитаниях (полуостров Ямал) ..... 3

***Н.И. Андряшкина, Н.В. Пешкова, С.Г. Шиятов***

Динамика структуры тундровых и лесотундровых (нижние ярусы) сообществ в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале ..... 11

***Н.В. Пешкова, Н.И. Андряшкина***

Анализ встречаемости сочетаний экологических и географических групп видов травяно-кустарничкового яруса горных сообществ Полярного Урала ..... 19

***Н.Ю. Рябцева***

Различие состава и структуры сообществ лишайников лиственницы в долинных лесах и редколесьях Полярного Урала..... 27

***М.И. Ярушина***

Состав и структура фитопланктона водоемов бассейна р. Таз (Западная Сибирь)..... 41

***Е.Н. Богданова***

Современное состояние оз. Пильтанлор (Западная Сибирь) по данным изучения зоопланктона ..... 53

***В.Д. Богданов***

Выживание сиговых рыб Нижней Оби на ранних стадиях онтогенеза ..... 65

***А.Л. Гаврилов, О.А. Госькова***

Эпизоотическое состояние сиговых рыб реки Сыня ..... 72

## Для заметок



**НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК**

**Издание Ямало-Ненецкого автономного округа**

**ВЫПУСК 1 (53)**

**(Часть 1)**

**2008 г.**

**Департамент информации и общественных связей Ямало-Ненецкого автономного округа**

Подписано в печать 21.05.2008 г.

Формат 60x90 1/8. Печать офсетная. Усл. печ. л. 16. Дизайн обложки – Единина Н.  
Гарнитура «Newton». Заказ 164. Тираж 500 экз. Сверстано и отпечатано в ГУП ЯНАО «Издательство «Красный Север»,  
г. Салехард, ул. Республики, 98.