

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ РФ  
ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО НАДЗОРУ В СФЕРЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ  
ГУ «ВИСИМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ФГУ «ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ»

*ИЗДАНИЕ НАСТОЯЩЕГО СБОРНИКА ПОСВЯЩАЕТСЯ  
90-ЛЕТИЮ ЗАПОВЕДНОЙ СИСТЕМЫ РОССИИ*

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ**

Материалы научной конференции,  
посвященной 35-летию Висимского заповедника  
(Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.)

ЕКАТЕРИНБУРГ

2006

ББК  
Э XX  
УДК 502.4:577

Ответственный редактор: Ю. Ф. Марин

Редколлегия: А. С. Мишин (председатель), Ю. Ф. Марин, Л. В. Марина,  
Р.З. Сибгатуллин, Н. Л. Ухова, Н. В. Беляева

Э XX      **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. Материалы научной конференции, посвященной 35-летию Висимского заповедника (Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.).** Отв. редактор. Ю. Ф. Марин. — Екатеринбург: Сред.-Урал. кн. изд-во. Новое время, 2006. — 336 с.: 77 ил.

ISBN 5-7450-0473-8

Сборник включает материалы авторов, как правило, много лет работавших на территории Висимского заповедника и, выполненных сотрудниками заповедника, специалистами института экологии растений и животных УрО РАН, а также учеными из других учреждений.

Обсуждаются общие проблемы организации и функционирования заповедника: охрана природного комплекса, научная работа и экомониторинг, экопросвещение. Блок результатов исследований включает такие области, как лесоведение, почвоведение, динамические процессы всех ярусов леса после катастрофических явлений, сукцессионные процессы, биологическое разнообразие (беспозвоночные животные, миксомицеты, базидиальные грибы и сосудистые растения), морфофизиология, фенетика, экология ряда групп растений и животных.

Широкий спектр научных статей отражает разностороннее и комплексное изучение эталонной природной территории Висимского биосферного заповедника, а также ведущегося здесь многие годы локального экологического мониторинга. Эти материалы наглядно показывают высокую флористическую и фаунистическую изученность Висимского заповедника, выполнение на его территории широкого фронта комплексных (в том числе междисциплинарных) экологических исследований.

Публикации в настоящем сборнике могут быть полезны как ученым самых различных специальностей, так и организациям, занимающимся контролем состояния природной среды. Интересен он будет также преподавателям и студентам различных ВУЗов.

ISBN 5-7450-0473-8

© Коллектив авторов, 2006  
© Висимский заповедник, 2006  
© Лаборатория издательских технологий, 2006 (оформление)

## СОДЕРЖАНИЕ

## ВИСИМСКОМУ ЗАПОВЕДНИКУ – 35 ЛЕТ

|   |    |
|---|----|
| <i>А. С. Мишин</i>                                      |    |
| Этапы становления Висимского заповедника .....          | 5  |
| <i>В. Н. Большаков, А. С. Мишин, Ю. Ф. Марин</i>        |    |
| Реализация Севильской стратегии                         |    |
| в Висимском биосферном заповеднике .....                | 7  |
| <i>Ю. Ф. Марин</i>                                      |    |
| Исследования и экологический мониторинг                 |    |
| в Висимском заповеднике в 2001–2005 гг. ....            | 12 |
| <i>Ю. Ф. Марин</i>                                      |    |
| Эколого-просветительская работа                         |    |
| Висимского заповедника в 1996–2005 гг. ....             | 19 |
| <i>С. В. Куплевацкий</i>                                |    |
| Работа охраны Висимского заповедника                    |    |
| в 2001–2005 гг. ....                                    | 24 |
| <i>О. Г. Пономарева</i>                                 |    |
| Организация работы методического объединения            |    |
| по экологии для педагогов                               |    |
| дошкольных образовательных учреждений .....             | 26 |
| <i>Г. Ю. Пахальчак, Л. В. Струкова, Е. Е. Горчакова</i> |    |
| Акция «Марш парков»: поддержка                          |    |
| заповедных территорий .....                             | 32 |
| <i>А. С. Мишин</i>                                      |    |
| Анкетирование участников                                |    |
| Российского студенческого экологического                |    |
| семинара .....  | 34 |
| <i>Ю. П. Краснобаев</i>                                 |    |
| Обзор рецензий на книгу «Заповедники в России.          |    |
| Подходы к обобщению опыта»                              |    |
| (авторы А. С. Мишин, С. Э. Панкевич,                    |    |
| Ф. Н. Семевский; Екатеринбург, 2005). ....              | 36 |
| <i>В. Н. Большаков, А. С. Мишин</i>                     |    |
| Предложения к Резолюции научной конференции             |    |
| «Экологические исследования в Висимском                 |    |
| биосферном заповеднике» 2–3 октября 2006 г. ....        | 39 |

## ИССЛЕДОВАНИЯ БИОТЫ ЗАПОВЕДНИКА

|   |    |
|---|----|
| <i>Ю. М. Алесенков, А. С. Мишин, А. А. Успен,</i>     |    |
| <i>А. Б. Якушев</i>                                   |    |
| Влияние штормовых ветров на леса                      |    |
| заповедников Урала .....                              | 41 |
| <i>Г. В. Андреев, Е. Г. Поздеев, С. В. Иванчиков,</i> |    |
| <i>Ю. Н. Ходырева</i>                                 |    |
| Изучение формирования и роста производного            |    |
| березняка на основе анализа радиального               |    |
| прироста деревьев .....                               | 47 |
| <i>Н. В. Беляева</i>                                  |    |
| Некоторые компоненты лесных растительных              |    |
| сообществ Висимского заповедника на начальных         |    |
| этапах послеветровальных и послепожарных              |    |
| сукцессий .....                                       | 54 |
| <i>А. В. Бородин, Ю. А. Давыдова, М. А. Елькина</i>   |    |
| Одонтологические характеристики полевок               |    |
| рода <i>Clethrionomys</i> (Tilesius, 1850)            |    |
| Висимского заповедника .....                          | 73 |

|  |     |
|--|-----|
| <i>А. Г. Васильев, Ю. Ф. Марин, И. А. Васильева</i>          |     |
| Феногенетический мониторинг березы повислой                  |     |
| ( <i>Betula pendula</i> ): оценка качества среды             |     |
| в Висимском заповеднике и в зоне влияния                     |     |
| техногенных поллютантов от предприятий                       |     |
| цветной металлургии .....                                    | 81  |
| <i>А. Г. Васильев, А. В. Лунев</i>                           |     |
| Анализ изменчивости формы М <sup>3</sup> красно-серой        |     |
| полевки Висимского заповедника методами                      |     |
| геометрической морфометрии .....                             | 90  |
| <i>А. О. Вершинина, П. В. Мокин</i>                          |     |
| Материалы к фауне Висимского государственного                |     |
| заповедника: жалящие перепончатокрылые                       |     |
| ( <i>Hymenoptera: Chrysididae, Eumenidae, Sphecidae,</i>     |     |
| <i>Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae,</i>     |     |
| <i>Anthophoridae, Formicidae</i> ) .....                     | 96  |
| <i>Д. В. Веселкин</i>  |     |
| Разнообразие эктомикориз ели сибирской                       |     |
| в топо-экологическом градиенте (Висимский                    |     |
| заповедник) .....  | 97  |
| <i>Е. Л. Воробейчик, Ю. А. Давыдова,</i>                     |     |
| <i>С. Ю. Кайгородова, С. В. Мухачева</i>                     |     |
| Исследование мелких млекопитающих                            |     |
| Висимского заповедника: вклад в популяционную                |     |
| экотоксикологию .....  | 104 |
| <i>А. В. Гилев, Н. Л. Ухова</i>                              |     |
| Заметки по фауне и экологии муравьев Висимского              |     |
| заповедника .....  | 125 |
| <i>В. М. Горячев, Т. А. Горячева</i>                         |     |
| Особенности микроклимата в экосистемах                       |     |
| таежных лесов Среднего Урала .....                           | 129 |
| <i>Ю. А. Давыдова, Э. А. Тарахтий</i>                        |     |
| К зимней экологии европейской рыжей полевки                  |     |
| ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) южной тайги .....         | 140 |
| <i>М. В. Запрудина</i>                                       |     |
| Микромозаичная структура напочвенного                        |     |
| покрова пихто-ельников липовых Висимского                    |     |
| заповедника .....  | 147 |
| <i>Д. Д. Костров</i>   |     |
| К фауне мух надсемейства <i>Empidoidea</i> ( <i>Diptera:</i> |     |
| <i>Empidoidea</i> ) Висимского заповедника.                  |     |
| Семейства <i>Empididae</i> и <i>Hybotidae</i> .....          | 156 |
| <i>Б. В. Красуцкий</i>                                       |     |
| Пищевые связи мицетофильных жесткокрылых                     |     |
| ( <i>Coleoptera, Insecta</i> ) Висимского заповедника .....  | 157 |
| <i>Л. Е. Лукьянова</i>                                       |     |
| Динамика населения мелких млекопитающих                      |     |
| в ходе анемогенной и пирогенной сукцессии                    |     |
| лесных сообществ Висимского заповедника .....                | 161 |
| <i>А. Г. Маланьин</i>  |     |
| Экология лося в районе охраняемого комплекса                 |     |
| Висимского заповедника .....                                 | 167 |
| <i>А. Г. Маланьин</i>  |     |
| Динамика показателей плотности населения                     |     |
| лося на территории охраняемого природного                    |     |
| комплекса Висимского заповедника по данным                   |     |
| различных методов учета .....                                | 203 |

|   |     |   |     |
|---|-----|---|-----|
| <i>А. Г. Маланьин</i>   |     | <i>П. В. Рудоискатель</i>   |     |
| О гибели лосей от браконьеров и волков на территории охраняемого природного комплекса Висимского заповедника.....                               | 205 | К изучению фауны ос ( <i>Hymenoptera, Vespoidea</i> ) в Висимском заповеднике .....   | 277 |
| <i>Ю. Ф. Марин</i>  |     | <i>Р. З. Сибгатуллин</i>  |     |
| Инвазийные виды млекопитающих Висимского заповедника .....  | 208 | Сукцессионные процессы в коренных и производных лесах Висимского заповедника после крупномасштабных природных нарушений.....  | 280 |
| <i>Ю. Ф. Марин</i>  |     | <i>И. В. Ставищенко</i>   |     |
| Вклад Висимского заповедника в изучение видов, включенных в Красную книгу Свердловской области. Позвоночные животные .....                      | 211 | Ксилотрофные грибы Висимского заповедника .....   | 290 |
| <i>Ю. Ф. Марин, И. А. Кишняев</i>   |     | <i>Р. А. Суходольская, Н. Л. Ухова</i>  |     |
| Закономерности динамики плотности населения полевки-экономки ( <i>Microtus oeconomus Pall.</i> ) в Висимском заповеднике .....                  | 214 | Сравнительный анализ морфометрической и репродуктивной структуры популяций жужелицы <i>Pterostichus Melanarius</i> ill. в условиях Висимского и Волжско-Камского заповедников ..... | 299 |
| <i>Л. В. Марина</i>   |     | <i>Н. Л. Ухова</i>  |     |
| Постветровальная трансформация микобиоты пихто-ельника мелкотравно-зеленомошного .....  | 223 | Численность и структура населения почвенной мезофауны на начальных стадиях ветровальных и послепожарных сукцессий в пихто-ельниках Висимского заповедника .....                     | 303 |
| <i>Л. В. Марина</i>   |     | <i>Н. Л. Ухова, С. Л. Есюнин</i>  |     |
| Третье дополнение к флоре сосудистых растений Висимского заповедника .....  | 234 | Второе дополнение к фауне паукообразных ( <i>Arachnida</i> ) Висимского заповедника .....   | 316 |
| <i>Л. В. Марина</i>   |     | <i>В. А. Федюнин</i>  |     |
| Виды растений и грибов из Красных книг в Висимском заповеднике .....  | 239 | Структура населения и динамика численности наездников-ихневмонид ( <i>Hymenoptera: Ichneumonidae</i> ) Висимского заповедника .....   | 317 |
| <i>В. Н. Ольшванг, К. Т. Нуппонен, Г. А. Замшина, Н. Л. Ухова</i>   |     | <i>К. А. Феллов</i>   |     |
| Чешуекрылые Висимского заповедника.....   | 241 | Аннотированный список миксомицетов Висимского государственного заповедника.....   | 322 |
| <i>Е. Г. Поздеев, И. В. Войтенко</i>  |     | <i>Л. В. Черная, Л. А. Ковальчук</i>  |     |
| Анализ последствий крупномасштабных природных нарушений для лесов Висимского заповедника с использованием геоинформационной системы (ГИС) ..... | 266 | Предварительные сведения о фауне пиявок Висимского заповедника .....  | 326 |
| <i>Е. С. Преображенская, И. Ф. Вурдова</i>  |     | <i>А. И. Широков, Р. З. Сибгатуллин, Е. Ю. Бакун, Т. С. Проказина</i>   |     |
| Динамика численности зимующих птиц Висимского заповедника в период с начала 1980-х по начало 2000-х годов .....                                 | 271 | Анализ возрастно-парцеллярной гетерогенности первобытных ельников Висимского заповедника .....  | 329 |
| <i>А. В. Решиков</i>  |     |   |     |
| К фауне наездников-ихневмонид ( <i>Hymenoptera, ichneumonidae</i> ) Висимского заповедника .....  | 276 |   |     |



# ВИСИМСКОМУ ЗАПОВЕДНИКУ — 35 ЛЕТ

## Этапы становления Висимского заповедника

А. С. Мишин

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

С момента организации заповедник проходит этапы становления, пока достигнет приемлемого уровня выполнения поставленных задач. Успех прохождения этапов зависит от результатов собственной деятельности, состояния системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в целом и государственной политики в области охраны природы. Итоги собственной деятельности зависят от создания материальной базы, возможностей формирования коллектива, подбора кадров необходимой квалификации, установления контактов с другими организациями на местах, ближайшими коллегами. Важны наличие инфраструктуры в месте расположения центральной усадьбы, а также финансирование, стабильность управления, совершенство законодательной базы. Положительная ситуация позволяет коллективу быстрее отработать практику выполнения задач в местных условиях и включиться в жизнь региона.

Прохождение этапов лишь отчасти зависит от желания руководства и коллектива добиться успехов, поскольку нельзя в равной степени и с одинаковым результатом выполнять задачи, требующие разных организационных усилий. Прежде всего, на момент организации нет коллектива, и на его формирование уходят годы. Но именно от работы коллектива, зависит значимость деятельности заповедника.

Формированию коллектива препятствуют ряд обстоятельств: отсутствие кадров необходимой квалификации на месте, низкая заработная плата, отсутствие жилья, низкая общественная значимость работы в заповедниках и др.

Организация сохранения заповедника первая и главная цель на первый взгляд может быть достигнута быстро. Отдел, кроме главных специалистов, формируется за счет местных жителей. Снимается вопрос обеспечения жильем, но постепенно, появляются проблемы недостаточной квалификации кадров, нежелательных связей с местным населением, и эффективность работы охраны заметно снижается.

Достаточно широко распространено ошибочное мнение, что с поступлением на работу в заповедник открывается неограниченный доступ к охраняемым ресурсам. В этом приходится разубеждать молодой коллектив и общественное мнение. При этом моральный ущерб заповедни-

ку от противоправных действий собственных сотрудников может оказаться выше прямого ущерба природе.

Оплата труда по единой тарифной сетке в заповеднике отстает от учреждений бюджетной сферы в районе из-за ограниченных возможностей введения доплат. В этом есть плюс, поскольку в заповедник идут люди, склонные к охране природы, но на формирование отдела энтузиастами уходит много времени. Минус в том, что энтузиазм заканчивается, когда встает проблема содержания семьи.

Коллектив Висимского заповедника формировался в достаточно благоприятные восьмидесятые годы, но в конце 20 века испытал на себе отток кадров, который не удалось восполнить до сих пор. Но и в благоприятных условиях, отдел охраны Висимского заповедника формировался около 15 лет. Примерно столько же времени ушло на формирование научного отдела, а отдел экологического просвещения не сформирован до сих пор.

В условиях рыночных отношений сложно вести строительство жилья из-за противоречий между ценами подрядчика и сметными нормативами на строительство для бюджетной сферы. Приобретение квартир для сотрудников на рынке вторичного жилья также сдерживается возможностями финансирования. Приобретение жилья самими сотрудниками нереально из-за низкой заработной платы и высоких процентных ставок ипотечного кредита. Временным выходом может быть наем жилья, но лучше все-таки приобретение жилья заповедниками для сотрудников на время их работы без права приватизации. Для этого должны быть внесены изменения в законодательную базу. Если вопросы заработной платы и жилья не будут разрешены, вследствие естественного старения коллективов, комплектование кадрами завтра превратится в неразрешимую проблему для всего заповедника.

Создание материальной базы требует серьезной организационной работы, начиная с выбора площадки под строительство, до открытия финансирования стройки и, заканчивая его вводом в эксплуатацию. До завершения строительства, необходимо создать условия работы по временной схеме.

Большое значение имеет установление оптимальной очередности выполнения задач на ближайшую и отдаленную перспективу. Здесь по-

могут организация и проведение научных конференций, которые подводят итоги по всем направлениям деятельности.

Так, первая научная конференция 1981 года, посвященная десятилетию заповедника, проходившая в Нижнетагильском педагогическом институте подвела итоги организации охраны заповедного комплекса, работ по инвентаризации и созданию базы заповедника, поставила задачи на перспективу (Мишин, 1981).

Вторая научная конференция (1996 год, г. Кировград) отметила становление заповедника по основным направлениям деятельности: охране, исследованиям и организации базы заповедника. Отмечена ведущая роль заповедника в организации союза особо охраняемых территорий Урала (Мишин, 1996).

Третья конференция (2001 год, г. Кировград) отметила усиление совместных исследований: заповедника, ООПТ Урала и Института экологии растений и животных, Института леса УрО РАН. В этот период сотрудники участвовали в разработке 4 научных тем: две финансировались областным правительством, и две Глобальным экологическим фондом. Совместные исследования и публикация работ сотрудниками разных учреждений показывает их высокую эффективность.

Произошли серьезные подвижки в экологическом просвещении: стабильно работал музей природы, регулярно издавались буклеты о работе заповедника. «Марш парков» с 2000 года был включен в областную программу экологического образования и стал проводиться по всей Свердловской области. Кроме того, была расширена территория заповедника и подготовлены документы для включения заповедника в список биосферных резерватов ЮНЕСКО (Мишин, 2001).

Все три конференции проходили при активном участии ученых института экологии, ботанического сада (института леса) УрО РАН при поддержке руководства Свердловской области, городов и районов.

И, наконец, 2006 год. Четвертая конференция, посвященная 35-летию Висимского заповедника, проводится в Институте экологии растений и животных РАН, под знаком консолидации наших усилий в деле охраны природы, подъеме значимости исследований в разработке практических мероприятий. Здесь нет готовых решений, а возможности сотрудничества далеко не исчерпаны.

После 2001 года заповедник успешно продолжал охранять и изучать природные комплексы, совместно с Институтом экологии растений и животных РАН, Институтом леса, учебными институтами Нижнего Тагила, Екатеринбурга, Перми, Москвы. Вместе с ООПТ Свердловской области проводил экологическое просвещение.

И это несмотря на сложное финансовое положение.

В 2002 году заповеднику вручили сертификат ЮНЕСКО о включении Висимского заповедника в мировую систему биосферных резерватов. В эти годы были опубликованы около 25 совместных работ сотрудников заповедника и ученых других учреждений. В их числе работы направленные на консолидацию усилий биосферных резерватов (Большаков, Мишин, 2003) и заповедников России (Мишин, Панкевич, Семевский, 2005), на оживление природоохранной работы в стране и устранение противоречий между сохранением природы и использованием биологических ресурсов. К их числу также можно отнести издание научно-популярного фотоальбома на русском и английском языках «Висимский биосферный заповедник», который издан в 2004 году.

И все-таки, в последние два десятка лет, мало, что менялось в самих заповедниках — не спадает напряжение с финансированием, кадрами, оплатой труда. С 2001 года положение заповедников в стране усугубляется. Практически ликвидирован орган управления заповедниками на федеральном уровне и идет передача функций управления структурам Росприроднадзора в субъектах РФ. Временное подчинение ООПТ Росприроднадзору продолжается два года и конца ему не видно. По крайней мере, организация специального агентства в ближайшее время не просматривается.

Не реализуется «Экологическая доктрина Российской Федерации», одобренная Правительством в августе 2002 года — основной регламентирующий документ для поддержания процессов биосферы в режиме естественной регуляции. Заповедники и национальные парки продолжают борьбу за выживание не как государственная система, а как отдельные учреждения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Мишин А. С. Некоторые аспекты Севильской стратегии для биосферных резерватов // Заповедное дело в России: принципы, проблемы, приоритеты. Т. 2. — Бахилова Поляна, 2003. С. 511-512.
- Мишин А. С. Висимскому заповеднику 10 лет. // Висимскому государственному заповеднику 10 лет (инф. матер.). — Свердловск, 1981. С. 4-6.
- Мишин А. С. 25 лет Висимскому заповеднику // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 3-4.
- Мишин А. С. Висимский государственный природный заповедник в 1997-2000 гг. Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 9-11.
- Мишин А. С., Панкевич С. Э., Семевский Ф. Н. Заповедники в России (Подходы к обобщению опыта). — Екатеринбург: «Аналит», 2005. 48 с.

## Реализация Севильской стратегии в Висимском биосферном заповеднике

В. Н. Большаков<sup>1</sup>, А. С. Мишин<sup>2</sup>, Ю. Ф. Марин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> – Институт экологии растений и животных УрО РАН, vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru

<sup>2</sup> – Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru

Концепция биосферного резервата была разработана рабочей группой программы «Человек и биосфера» (МАБ) ЮНЕСКО в 1974 году. Всемирная сеть биосферных резерватов стала формироваться с 1976 года с целью использования их в качестве модели для изучения устойчивого взаимодействия человека и природы, решения научно-исследовательских и образовательных задач, осуществления глобального экологического мониторинга.

В 1995 году на Генеральной конференции ЮНЕСКО по биосферным резерватам были сформулированы основные положения по функционированию их мировой сети в контексте 21 века (Севильская стратегия ..., 2000).

В Российской Федерации на 31 декабря 2005 года насчитывался 101 заповедник, в том числе 31 из них включен во всемирную сеть биосферных резерватов ЮНЕСКО. Висимский заповедник входит в нее с ноября 2001 года.

### ФУНКЦИИ ЗАПОВЕДНИКОВ И БИОСФЕРНЫХ РЕЗЕРВАТОВ

По Закону РФ 1995 года «Об особо охраняемых природных территориях» заповедники являются природоохранными, научно-исследовательскими и эколого-просветительскими учреждениями, что определяет их функции.

Иной порядок и названия функций установлены для биосферных резерватов:

**1. Сохранение** — вклад в сохранение ландшафтов, экосистем, видов и генетических разновидностей;

**2. Развитие** — содействие экономическому и социальному развитию, устойчивому в социально-культурном и экологическом отношении;

**3. Научно-техническая** — поддержка демонстрационных проектов, экологического образования и подготовки кадров в области окружающей среды, научных исследований и мониторинга, которые связаны с местными, региональными, национальными и глобальными вопросами сохранения среды и устойчивого развития.

Свои функции биосферные резерваты выполняют на территориях, где выделяются ядро (собственно заповедник), буферная зона (биосферный полигон, охранная зона) и переходная зона (зона сотрудничества). Первые две зоны выделяются Правительством РФ в соответствии с законодательством. Зона сотрудничества в законодательстве РФ не оговаривается.

Функция «**сохранение**» относится непосредственно к самому заповеднику, к видам, находящимся на его территории, ландшафтам, локальным экосистемам. В тоже время сохранность отдельных, даже крупных резерватов, зависит от уровня охраны на смежных и достаточно удаленных территориях. В свою очередь, особо охраняемые природные территории (ООПТ) не могут существенно повлиять на сохранность окружающей природы, где неумеренная эксплуатация природных ресурсов ставит под сомнение возможность сохранения самих заповедников (Волков, Мишин, 2000). В полной мере это относится и к существующей международной системе ООПТ. Их современный потенциал явно не соответствует как потребности поддержания стабильности процессов биосферы, так и сохранения отдельных территорий, взятых под особую охрану.

Для сохранности биосферы, важно сохранить ее структуру, прежде всего фоновые виды, которые нещадно эксплуатируются. Коренные изменения структуры биосферы неизбежно приведут к перестройке всей биоты, к разрыву установившейся веками приспособленности популяций растений и животных к совместному существованию, что чревато непредсказуемыми последствиями для стабильности биосферы и общества.

Именно на структуру биосферы ложится функция компенсации негативных последствий деятельности общества. Отсюда вытекает необходимость выработки стратегии пользования ресурсами, при которой деятельность человека не должна выходить за пределы возможностей компенсаторных механизмов биосферы.

Решение проблемы видится в снижении неблагоприятных воздействий деятельности человека на хозяйственно освоенных территориях, а также в сохранении потенциала природы через создание природно-заповедного фонда «для поддержания способности природных систем к саморегуляции» (Экологическая доктрина, 2002).

Функция «**развитие**» (устойчивое развитие), принятая для биосферных резерватов, должна быть принята также для всех особо охраняемых природных территорий. По существу, она подразаумевается, и является главной для ООПТ России, но в явном виде в Законе «Об особо охраняемых природных территориях» 1995 года не обозначена.

Если меры по содействию относительно устойчивому состоянию природы для тех или иных территорий вблизи заповедников можно планировать

на основе результатов исследований и с учетом природоохранной практики, то устойчивое развитие социума вблизи заповедников вообще мало изучено. Поэтому отработка модели устойчивого взаимодействия человека и природы, даже для одной области потребует консолидации усилий органов власти, ведомств, ученых многих специальностей, всего общества (Большаков и др., 2000). Подобная работа, без государственной и международной поддержки нереальна.

**Научно-техническая функция** — в особенных комментариях не нуждается, и в той или иной мере выполняется всеми ООПТ России. Реализация этой функции в значительной мере зависит от заинтересованности местных органов власти и возможностей финансирования.

Порядок изложения целей создания заповедников (Закон «Об ООПТ» 1995 года): сохранение, изучение, мониторинг и экологическое просвещение в большей степени соответствует логике, чем порядок функций Севильской стратегии (Большаков, Мишин 2003). Все функции биосферных резерватов («**сохранение**», «**научно-техническая**» и «**развитие**»), независимо от порядка их изложения, взаимосвязаны и дополняют друг друга.

На современном этапе остается риск решения вопросов природопользования без учета интересов устойчивого развития. Это происходит потому, что не все идеи охраны природы достаточно аргументированы, нет признанной Концепции охраны природы, велика инерция традиционного технократического мышления. Осложняет ситуацию состояние экономики, когда не хватает средств, а их дефицит постоянно покрывается за счет природных ресурсов. Такие действия в долговременной перспективе вряд ли оправданы, поскольку только усугубляют проблемы экологии, а в итоге и всей экономики.

По направленности работы все заповедники России фактически являются биосферными резерватами, хотя две трети из них не имеют официального международного статуса. Между положением о Всемирной сети биосферных резерватов и Законом РФ, регламентирующим деятельность заповедников, нет принципиальных расхождений. В тоже время уточнение понятий и анализ деятельности российских заповедников поможет в корректировке основных руководящих документов, и будет способствовать консолидации усилий мирового сообщества в сохранении биосферы.

## СТАНОВЛЕНИЕ ЗАПОВЕДНИКА

В настоящее время площадь заповедника и биосферного полигона составляет 33501 га, а площадь охранной зоны 46110 га. Управление Висимского заповедника расположено в г. Кировграде Свердловской области, а сам заповедник — в Пригород-

ном районе, а также на землях городов Кировград и Верхний Тагил.

Каждый заповедник с момента своей организации проходит ряд этапов. На начальном этапе создается инфраструктура, укрепляется материальная база, формируется коллектив. После достижения определенного уровня, заповедник добивается признания в регионе, как работоспособная организация, достойно решающая возложенные на нее задачи. Заповедники, достигшие стадии зрелости, ведут работу по координации усилий в решении общих задач: с местными властями, с хозяйствующими субъектами, с общественностью, с научным сообществом, с другими ООПТ, со СМИ, с неправительственными и международными организациями. Успех становления заповедника зависит от многих причин: от результатов собственной деятельности, от состояния системы особо охраняемых природных территорий в целом и от государственной политики в области охраны природы.

Ключевым моментом в деятельности заповедника является формирование коллектива, и главное, научного отдела. Исследования важны не только сами по себе, но и для работы отделов охраны и экологического просвещения. Особое место занимают организация и проведение научных конференций, издание трудов, которые подводят итоги работы по всем направлениям деятельности.

Первая научная конференция Висимского заповедника, проведенная в Нижнетагильском педагогическом институте в 1981 году, посвященная десятилетию заповедника, подвела итоги организации охраны, развития исследований и созданию базы заповедника, поставила задачи на перспективу (Мишин, 1981). Вторая научная конференция (Кировград, 1996 г.) отметила становление заповедника по основным направлениям: охране, исследованиям и созданию собственной базы, организации Союза особо охраняемых природных территорий Урала (Мишин, 1996). Третья конференция (Кировград, 2001 г.) констатировала усиление совместных исследований: заповедника, других ООПТ Урала, института экологии растений и животных (ИЭРиЖ), института леса (в настоящее время Ботсада) УрО РАН (Мишин, 2001). Проведение таких конференций укрепляет связи заповедника с академическими и учебными институтами, повышает престиж заповедника.

## ОСНОВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Достижения Висимского заповедника были бы невозможны без партнерских отношений, которые сложились со многими государственными и общественными организациями по охране, исследованиям, экологическому просвещению (Мишин и др., 2005).

**Охрану** заповедника осуществляет штат государственных инспекторов. Кроме основной фун-



кции, госинспектора проводят сбор первичных научных материалов, выполняют заповедно-режимные мероприятия. Основная масса нарушений вскрывается в охранной зоне, а в заповеднике единичные случаи. Меры по охране животного и растительного мира, несмотря на недостатки, вполне приемлемы, но сохранение заповедника зависит и от охраны природы на сопредельных территориях (Мишин, 2001; Куплевацкий, наст. сборник).

В сфере охраны мы сотрудничаем со службами охотничьего надзора, лесхозами, органами внутренних дел, предприятиями, местными и областными органами власти.

**Изучение** природного комплекса, представляющего 300 летнюю историю освоения Урала, проводят сотрудники научного отдела и специалисты академических и учебных институтов. В начале это были комплексные исследования под руководством чл. — корр. АН СССР Б.П. Колесникова на площадях, известных как Средне-Уральский горно-лесной биогеоценологический стационар. По мере формирования научного отдела в работу включались сотрудники заповедника, а исследования стали проводиться на всей территории.

В заповеднике проводится локальный экологический мониторинг по программе Летописи природы на сети постоянных пробных площадей и маршрутов с продолжительностью наблюдений до 34 лет. Проводится снегомерная съёмка, изучается микроклимат, ведутся фенологические наблюдения, оценивается урожайность ягод, грибов, семян и травянистых растений, проводятся учёты животных, птиц, насекомых, редких видов растений и животных (Марин, 2000, 2002). Изменения в лесном фонде отражены в материалах лесоустройства 1976, 1986 и 2000 годов. Также продолжают исследования сотрудники ряда академических и высших учебных заведений региона.

В заповеднике к настоящему моменту выявлено: миксомицетов — 75; грибов макромицетов — 791; мохообразных — 147; лишайников — 234; сосудистых растений — 454; птиц — 183; млекопитающих — 49; рептилий — 4; амфибий — 4; рыб — 13; беспозвоночных животных — 1743 вида (Летопись природы за 2005 год). По полноте выявления видового состава флоры и фауны Висимский заповедник является одной из наиболее изученных ООПТ России.

По результатам исследований, выполненных в 1975–2005 гг., подготовлена 31 книга «Летопись природы» и 18 отчетов по научным темам, издано 4 научных сборника. Издано также 10 сборников информационных материалов, 5 аннотированных списков по инвентаризации флоры и фауны. Опубликовано сотрудниками заповедника более 400, а исследователями из других организаций — более 200 статей. Заповедником проведено 6 научных конференций, 9 отчетных сессий. Прошло учебную практику около 400 студентов.

У заповедника налажено творческое сотрудничество с ИЭРиЖ и Ботсадом УрО РАН. По заданию Правительства Свердловской области совместно с ними выполнено обоснование для получения Висимским заповедником статуса биосферного резервата (Марин, 1996). Многолетние контакты имеются также с институтом проблем экологии и эволюции РАН (Москва), с которым разработана интерактивная информационная система для хранения и анализа данных по локальному экологическому мониторингу, ведущемуся в лесных заповедниках России (Марин, 2000). Заповедник активно сотрудничает с Ботаническим и Зоологическим институтами РАН (Санкт-Петербург), институтом систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Уральским управлением гидрометеослужбы (УрУГКС), Уральским, Московским и Пермским госуниверситетами, многими педагогическими ВУЗами, а также заповедниками, национальными и природными парками Урала и других регионов.

Высокий уровень исследованности заповедника были основанием для создания на его базе Координационного совета заповедников Урала, который много сделал для совершенствования научной работы в нашем регионе (Большаков, Марин, 1987).

**Экологическое просвещение**, после открытия Музея природы в 1995 году, проходит на постоянной основе. В Музее заповедника имеется 93 экспоната (лось, медведь, барсук, волк, бобр и другие), размещенных в ландшафтной экспозиции и витринах лекционного зала. Лекции сопровождаются показом слайдов и видеоматериалов о жизни Висимского, а также других заповедников. Экспозиция Музея природы имеет неизменный успех, а заповедник приобретает новых сторонников в деле охраны природы.

Экологическое просвещение, значимое в области, немисливо без сотрудничества с музеями, школами, станциями юных натуралистов, центрами дополнительного образования, органами власти Горнозаводского округа, Правительством и Министерством природных ресурсов, Законодательным Собранием Свердловской области, структурами Росприроднадзора в Уральском Федеральном округе.

Многолетние связи с системой дополнительного образования послужили основой для проведения с 1996 года международной акции «Марш парков» в поддержку особо охраняемых природных территорий сначала в Кировграде, потом в Горнозаводском округе. По инициативе заповедника с 2000 года акции «Марша парков» включены в программу экологического образования Свердловской области и финансируются из экологического фонда. Сотрудники заповедника входят в состав областного оргкомитета и в жюри конкурсов местного, окружного и областного этапов этой акции.

Приведем лишь некоторые показатели участия Висимского заповедника в 2001–2005 гг. по реализации задач, возложенных на него статусом биосферного резервата.

### 1. Деятельность на территории биосферного полигона и в зоне ядра

(рекреация, мониторинг, исследования).

На территории биосферного полигона, а также в зоне ядра рекреация и иные формы хозяйственной деятельности не осуществляются.

Территорию заповедника для ознакомления с полевой базой исследований посещали ученые из Испании, Швейцарии, Финляндии, США, Латвии.

Локальный постоянный экологический мониторинг по программе Летописи природы, а также инвентаризация флоры и фауны (оценка видового биологического разнообразия) успешно осуществляется заповедником, а также специалистами из многих научных учреждений России, в основном, в зоне ядра, в границах заповедника до 2001 года.

По договорам о научном содружестве в заповеднике в последние 5 лет ежегодно работали 23–36 человек из 5–7 организаций. Основным научным учреждением, ведущим разноплановые исследования на территории заповедника, является ИЭРиЖ УрО РАН (7 лабораторий института) под руководством академика В. Н. Большакова. В конце 2005 года институт совместно с заповедником начал сбор метеоинформации (с использованием современных электронных технических средств — Data-Logger), которая будет доступна всем заинтересованным в этом организациям.

В то же время, заявки на финансирование исследований и закладку сети мониторинга, на прирезанной в 2001 году территории, подготовленные в последние годы совместно с Ботсадом УрО РАН, не поддержаны МПР Свердловской области и МПР России.

Основные результаты деятельности заповедника и сотрудничающих с ним организаций, как пример реализации **научно-технической функции** биосферного резервата, перечислены ниже.

### 2. Реализация функции расширения научных знаний и обеспечения устойчивого развития.

Для общероссийских и общемировых баз данных (БД) и публикации сводок по биоразнообразию заповедник подготовил:

— 5 БД по позвоночным животным для «МАН-Фауна»;

— 6 БД по биоразнообразию Висимского заповедника;

— данные заповедника вошли в ИНТЕРНЕТ-ресурсы и в сводки «Современное состояние биоразнообразия на заповедных территориях России» М.: 2003, 2003а, 2005) — позвоночные, сосудистые растения, лишайники;

— опубликовано большое количество статей по результатам инвентаризации фауны беспозвоночных животных;

— в 2003 году вышел из печати аннотированный список позвоночных животных;

— в 2006 году выходит из печати в БИН РАН аннотированный список грибов (агарикоидных базидиомицетов);

— заповедником в последние 5 лет выпущено два научных сборника (444 стр., и 332 стр.), а также две монографии и всего, только за эти годы, опубликовано 114 научных работ объемом около 850 стр.;

— сотрудники заповедника постоянно консультируют специалистов из других ООПТ, а также аспирантов и сотрудников из ряда институтов по различным вопросам проведения экологического мониторинга и исследований;

— регулярно готовятся материалы по заповеднику для отражения на сайтах МПР и Росприроднадзора.

Заповедник, в том числе совместно с научными учреждениями (ИЭРиЖ и Ботсад УрО РАН) и с другими ООПТ Урала, выполнял ряд исследований в целях обеспечения устойчивого развития региона, среди них по таким темам как:

— «Разработка системы экологических индикаторов для оценки состояния природной среды Свердловской области»;

— «Внедрение методики расчета экологических нормативов с учетом воздействия на наземные экосистемы техногенных воздействий Кировградско-Невьянского промузла»;

— «Данные по качеству воды в р. Сулем в связи с проблемой питьевого водоснабжения в г. Кировграде»;

— «Проектно-исследовательские и научно-исследовательские работы по обоснованию статуса биосферного для Висимского государственного заповедника»;

— «Растения и животные из Красной книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника»;

— «Состояние и прогноз развития природных комплексов Висимского заповедника под влиянием катастрофического ветровала и пожара»;

— «Обследование вновь принятой Висимским заповедником в 2001 году территории с целью организации на ней системы экологического мониторинга»;

— «Ключевые орнитологические территории России. Свердловская область»;

— «Программа координации экомониторинга в ООПТ Урала»;

— «Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы»;

— «Формирование БД по биоразнообразию Висимского заповедника».

Кроме того значительное количество других тем по Грантам самого разного уровня, полученных в 2001–2005 гг. специалистами ИЭРиЖ и Ботсада УрО РАН, Пермского университета и других ВУЗов, выполнялось на территории Висимского заповедника и в его буферной зоне, и сопровождалось научными публикациями в разных изданиях. По результатам исследований только совместно с сотрудниками заповедника в эти годы опубликовано 34 работы. Это говорит о признании научным сообществом ценности территории нашего заповедника для проведения разноплановых работ и решения фундаментальных и прикладных задач. Об этом же говорят публикации в настоящем сборнике, которые являются итогом многолетних исследований. Такие работы мониторингового плана, проводящиеся на территории ООПТ, могут быть использованы для планирования научно-обоснованного природопользования и охраны природы.

За 5 лет сотрудники заповедника сделали 58 докладов на 40 совещаниях и конференциях.

Надежная охрана охотничьей фауны не только в зоне ядра, но и в охранной (переходной) зоне Висимского заповедника позволяет считать эту территорию надежным и устойчивым воспроизводственным участком для охотничьих хозяйств, расположенных за границами охранной зоны.

На территории буферной (переходной) зоны проводились летние экологические лагеря для школьников из г. Новоуральска, а также полевые практики для студентов Нижнетагильской социально-педагогической академии (НТГСПА). Полевой семинар проведен для студентов-экологов УрГУ и НТГСПА на территории ядра. Сотрудниками заповедника постоянно читают лекции по заповедному делу, сравнительной флористике, информационным технологиям в УрГУ, УрГПУ (Екатеринбург), на Российском студенческом экологическом семинаре (Песчаное). В исследованиях на территории ядра и буферной (переходной) зоне за последние пять лет принимали участие 56 студентов из 6 ВУЗов России. По заданиям сотрудников сбором научной информации более 10 лет занимались школьники из г. Асбест, и два года — из г. Лесной.

### 3. Проведение работы с местным населением в области экологического просвещения.

Базой для работы с населением является лекционный зал (визит-центр) оснащенный техническими средствами и Музей природы с диорамами в здании управления заповедника в г. Кировграде.

За последние 5 лет проведено 230 лекций и 191 экскурсия в Музей природы (всего 3117 посетителей в основном из ближайших к заповеднику городов области), в основном, научными сотрудниками. Работа в эти годы проводилась по договорам с Администрацией города Кировграда.

За эти же годы в местных и областных СМИ опубликовано — 87 статей и прошло 50 телепередач о заповеднике.

Работа с учреждениями образования заключается в проведении занятий с местными преподавателями и заседаний методических объединений воспитателей детских садов, а также в консультациях специалистов дополнительного образования.

Тесные контакты поддерживаются с краеведческими музеями Екатеринбургa, Нижнего Тагила, Верхнего Тагила. В них размещены материалы о заповеднике, с которыми знакомятся посетители музеев.

За последние годы заповедником подготовлено, издано и распространено 7 цветных буклетов и брошюр тиражом около 10 тыс. экз., 13 черно-белых буклетов, брошюр и методических пособий тиражом также около 10 тыс. экз.

Основной объем и массовые мероприятия по экологическому просвещению связаны с проведением акций «Марш парков» в поддержку системы ООПТ. Число участников «Марша парков» по оценке координатора акции — неправительственной организации Центр экологического обучения и информации — в разные годы составляло от 75 до 150 тысяч человек.

Имея международный статус биосферного, Висимский государственный природный заповедник является не только хорошо охраняемым эталоном природы индустриального Среднего Урала, где проводится большой объем работ по исследованиям природных комплексов и по экологическому мониторингу, но он также оказывает существенное содействие всему региону в решении проблем экологического образования, просвещения и воспитания. Такой подход служит делу распространения идей устойчивого развития в Уральском федеральном округе, в России и в мире в целом.

## ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Жигальский О. А., Мишин А. С. Заповедники как основа сети особо охраняемых территорий // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. — Сыктывкар, 2000. С. 32–33.
- Большаков В. Н., Марин Ю. Ф. Координационный совет заповедников Урала // Исследования природы в заповедниках Урала. Инф. мат.-лы. Свердловск, УрО АН СССР, 1987. С. 3–4.
- Большаков В. Н., Мишин А. С. Некоторые аспекты Севильской стратегии для биосферных резерватов // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Т. 2. — Бахилова Поляна, 2003. С. 511–512.
- Волков А. М., Мишин А. С. Предложения к концепции ООПТ РФ от союза особо охраняемых природных территорий Урала // Газета «Заповедный Вестник», № 1–2, 2000.
- Марин Ю. Ф. Предложения по приданию статуса биосферного резервата Висимскому государственному природному заповеднику // Проблемы заповедного дела. 25 лет Ви-

- симскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 7–9.
- Марин Ю. Ф. Экологический мониторинг в Висимском государственном природном заповеднике // Координация экомониторинга в ООПТ Урала. Сб. научных трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. С. 56–90.
- Марин Ю. Ф. Проблемы создания единых баз данных ООПТ Урала // Координация экомониторинга в ООПТ Урала. Сб. научных трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. С. 223–230.
- Марин Ю. Ф. Исследования природы Висимского заповедника, как основа для включения его в систему регионального биоэкомониторинга // Экологические проблемы горных территорий: Мат. Междунар. науч. конф. — Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 237–240.
- Мишин А. С. Висимскому заповеднику 10 лет. // Висимскому государственному заповеднику 10 лет. Инф. матер. — Свердловск, 1981. С. 4–6.
- Мишин А. С. 25 лет Висимскому заповеднику // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 3–4.
- Мишин А. С. Висимский государственный природный заповедник в 1997–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 9–11.
- Мишин А. С. Перспективы взаимодействия института экологии растений и животных УрО РАН и особо охраняемых природных территорий Урала // Экологические проблемы горных территорий: Материалы международной научной конференции. — Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 233–237.
- Мишин А. С., Панкевич С. Э., Семевский Ф. Н. Заповедники в России (Подходы к обобщению опыта). — Екатеринбург: «Аналит», 2005. 48 с.
- «Об особо охраняемых природных территориях». Федеральный Закон Российской Федерации от 14 марта 1995 года.
- Севильская стратегия для биосферных резерватов. — М.: Центр охраны дикой природы, 2000. 30 с., вкладка.
- Экологическая доктрина Российской Федерации. Проект // Газета «Спасение» № 6, февраль 2002.

## Исследования и экологический мониторинг в Висимском заповеднике в 2001–2005 гг..

Ю. Ф. Марин

Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

Висимскому заповеднику, который является федеральным природоохранным, научно-исследовательским и эколого-просветительским учреждением, исполняется 35 лет. Он призван служить сохранению и изучению естественного хода природных процессов и явлений в типичных и уникальных экосистемах южнотаежного Среднеуральского низкогорья, в том числе первобытных пихто-ельников. Заповедный режим обеспечивает охрану экосистем в целом, отдельных видов и сообществ растений и животных, а также генетического фонда растительного и животного мира.

Висимский биосферный заповедник (международный статус получен в 2001 г.) выполняет три важные функции: **сохранение** (вклад в сохранение ландшафтов, экосистем, биологических видов); **развитие** (содействие экономическому и социальному развитию, устойчивому в социально-культурном и экологическом отношении); а также **научно-техническую функцию** (поддержка демонстрационных проектов, экологического образования и подготовки кадров в области охраны окружающей среды, научных исследований и мониторинга, которые связаны с местными региональными, национальными и глобальными вопросами сохранения среды и устойчивого развития).

В рамках выполнения последней функции заповедник содействует другим организациям естес-

твеннонаучного профиля в осуществлении задач по изучению эталонных и нарушенных природных комплексов, а также ведет собственную научно-исследовательскую работу и проводит локальный экологический мониторинг.

Одной из центральных задач заповедника в последние годы стало изучение изменений в протекании природных процессов после произошедшего в 1995 г. катастрофического вывала леса, а также изучение последствий пожара, прошедшего в 1998 г. на части пострадавшей от вывала территории. Результаты этих исследований могут помочь в оценке устойчивости и в определении характера и темпов восстановления лесных экосистем региона.

Сведения о характере и основных направлениях экологического мониторинга, ведущегося в Висимском заповеднике и об основных показателях НИР до 2000 г. публиковались ранее (Марин, 1996, 2000, 2001а, 2001б). В данном сообщении приводится информация за последние пять лет.

### Научные контакты

Заповедник поддерживает деловые контакты с широким кругом исследовательских институтов, высших учебных заведений, а также иных учреждений не только Свердловской области, но и других регионов России. Многие из них работают на его территории. Всего за 5 лет в заповеднике



проводили исследования 141 человек (рис. 1).

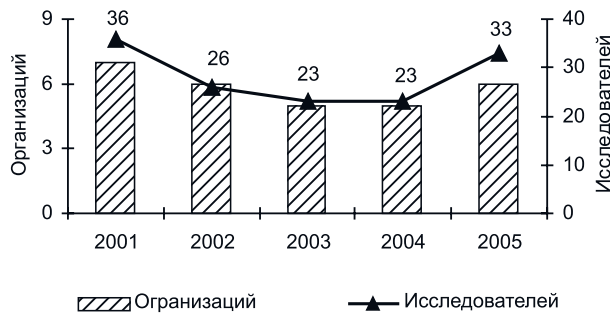


Рис. 1. Работа сторонних организаций на территории заповедника.

Основной договор о творческом содружестве у заповедника заключен с **Институтом экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН**. Под руководством академика В. Н. Большакова по комплексной теме: «Естественная и постантропогенная структура и динамика биоценозов Среднего Урала на примере биоценозов Висимского заповедника» многие годы ведут широкий круг исследований сотрудники ряда лабораторий:

- *экологической экспертизы и прогнозирования* под руководством д. б. н., проф. О. А. Жигальского выполняли темы: «Морфофункциональные особенности эндокринной и репродуктивной систем мелких млекопитающих в районе естественной геохимической аномалии», «Анализ динамики численности и структуры популяций грызунов в первобытных лесах», «Исследования состояния генеративной системы грызунов на разных фазах динамики численности»;

- *экологических основ изменчивости организмов* под руководством д. б. н. А. Г. Васильева многие годы вели темы «Пространственно-биотопические взаимоотношения мелких млекопитающих в естественных и постантропогенных местообитаниях», «Изучение роли миграционных процессов в поддержании устойчивости популяций мелких млекопитающих» и начали исследования по теме «Эколого-физиологические особенности представителей гирудофауны»;

- *фитомониторинга и охраны растительного мира* под руководством д. б. н., проф. В. А. Мухина выполняли темы «Изучение гетеротрофных сукцессий при разложении и переработке вывала дереворазрушающими грибами и насекомыми», «Функциональная структура комплексов ксилотрофных базидиальных грибов в процессе биодеструкции вывала», «Изучение экологических закономерностей микоризообразования», «Биотопическое распределение и субстратная специализация миксомицетов», «Оценка степени синантропизации растительного покрова»;

- *популяционной экотоксикологии* под руководством д. б. н. Е. Л. Воробейчика вели расширенные исследования по теме «Исследование мор-

фофункционального состояния репродуктивной системы мелких млекопитающих в зависимости от фазы динамики численности популяции», которая была начата в лаборатории экологической экспертизы и прогнозирования;

- *регуляции биогеоэценологических процессов* под руководством д. б. н. В. К. Рябцева продолжали выполнять тему «Кадастр и экомониторинг энтомофауны»;

- *дендрохронологии* под руководством д. б. н. С. Г. Шиятова продолжала работы по теме «Дендроклиматическая реконструкция, прогнозы и мониторинг лесных экосистем»;

- после многолетнего перерыва вновь начаты работы *группы функциональной экологии почв* под руководством к. б. н. В. С. Дедкова по теме «Диагностика современного состояния почв».

Группа динамики лесных растительных сообществ **Ботанического сада УрО РАН** под руководством к. б. н. Ю. М. Алесенкова продолжала работы по теме: «Эколого-географические закономерности лесообразовательного процесса на Урале».

Кафедра зоологии беспозвоночных и водной экологии **Пермского госуниверситета** (под руководством д. б. н. С. Л. Есюнина) выполняла тему «Мониторинг мезофауны беспозвоночных животных на местах вывала коренных пихто-ельников».

**Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН** (Москва) под руководством зав. лаб. продуктивности и устойчивости лесных экосистем д. б. н., проф. О. В. Смирновой начал работы по теме «Флорогенетический и эколого-ценотический анализ высокотравных темнохвойных лесов Урала», частью которых являлось исследование по теме «Микромозаичная структура травяного покрова темнохвойных лесов», выполнявшееся **Пуцинским госуниверситетом**.

Кроме того, станцией юных натуралистов г. Асбеста по договору о совместной деятельности в области дополнительного образования многие годы проводятся зимние учеты птиц (куратор - Всероссийское орнитологическое общество), зимние маршрутные учеты животных и другие работы по заданиям сотрудников.

Серьезный шаг по совершенствованию системы сбора информации по микроклимату на основных постоянных фенологических площадях (ПФП) сделан лабораторией популяционной экотоксикологии ИЭРиЖ УрО РАН, которая разместила в заповеднике современные приборы (DataLogger — НОВО, производства США). Эти автономные приборы собирают и накапливают данные по температуре и влажности воздуха в течение длительного времени без участия человека и с гораздо более высокой точностью, чем использовавшиеся ранее, но уже давно вышедшие из строя, приборы.

Все годы заповедник получает сведения по погоде на метеостанции «Висим» Уральского управ-

ления по метеорологии и контролю окружающей среды (Екатеринбург).

Техническую поддержку по определению содержания тяжелых металлов в снеге многие годы получает заповедник от Уральского электрохимического комбината (Новоуральск).

В состав полевых отрядов ИЭРиЖ и Ботанического сада УрО РАН, работающих в заповеднике, постоянно включаются студенты ВУЗов. Эпизодические сборы материалов вели также аспиранты, стажеры и студенты из Санкт-Петербурга (Зоологический институт РАН и Санкт-Петербургский университет), Екатеринбурга (Уральский госуниверситет — УрГУ и Уральский госпедуниверситет — УрГПУ). В последние годы в охранной зоне с участием специалистов заповедника проводятся учебные практики студентов химико-биологического факультета Нижнетагильской социально-педагогической академии, преподаватели которой также ведут сбор научных данных. Всего в заповеднике в 2001–2005 гг. работало (и проходило практику в охранной зоне) 54 студента из 6 ВУЗов России (рис. 2).

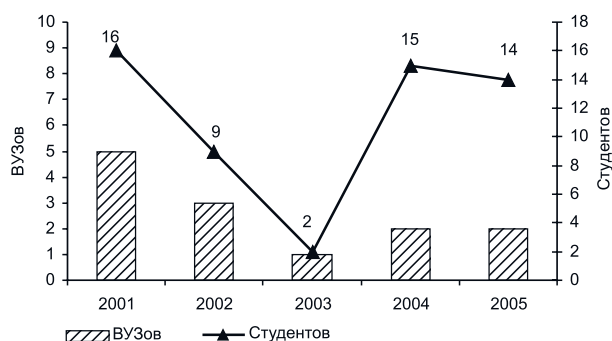


Рис. 2. Прохождение практики студентами в заповеднике.

### Выявление биоразнообразия.

Заповедник является одним из наиболее изученных в России в плане полноты выявления видового разнообразия грибов, растений и животных. В заповеднике зарегистрировано: мхов — 147 (в том числе листостебельных — 126, печеночников — 21) видов, сосудистых растений — 457 видов и внутривидовых таксонов, агарикоидных базидиальных грибов — 635 видов и внутривидовых таксонов, афиллофороидных базидиальных грибов — 158 вида, лишайников — 234 вида, миксомицетов — 75 видов (Дьяченко, Игнатова, Марина, 1996; Марина, 1986, 1996, 2001, 2003; Марина, 2006, в наст. сборнике; Радзимовская, 2001; Ставищенко, 2001, 2006, в наст. сборнике; Телегова, Юдин, 2002; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004; Фефелов, 2006, в наст. сборнике). По-прежнему требуют изучения низшие грибы, водоросли, бактериальная флора. Выявлено видовое разнообразие позвоночных животных: рыб — 13, земноводных — 4, пресмыкающихся — 4, млекопитающих — 49, птиц — 183 вида (Марин, Маланьин, 2003; Ларин, Ливанов,

2003). Фауна беспозвоночных животных насчитывает 1480 видов, в том числе насекомых — 1155, паукообразных — 267, моллюсков — 26 (Ухова и др., в печати; новые данные), и требует дальнейшего углубленного изучения.

Данные по флоре и фауне Висимского заповедника вошли в общероссийские сводки по биоразнообразию — «Современное состояние биоразнообразия на заповедных территориях России» (Вып. 1. Позвоночные животные. М., 2003; Вып. 2. Сосудистые растения. Части 1 и 2. М., 2003; Вып. 3. Лишайники. М., 2005).

Определение сборов беспозвоночных, мхов, лишайников, грибов и сосудистых растений проводилось при содействии специалистов ИЭРиЖ и Ботанического сада УрО РАН, УрГПУ и УрГУ (Екатеринбург), Зоологического и Ботанического институтов РАН (Санкт-Петербург), Института экологии природных систем АН Татарстана (Казань), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Института проблем экологии и эволюции РАН, Ботанического сада РАН и МГУ (Москва), Нижегородского (Нижний Новгород), Уральского (Екатеринбург) и Пермского университетов.

### Научные исследования и экологический мониторинг

Научные исследования и экологический мониторинг являются важнейшим компонентом научно-технической функции биосферного заповедника. Как и ранее, в 2001–2005 гг. сотрудники заповедника продолжали работы по инвентаризации видового состава флоры и фауны, по локальному экологическому мониторингу на стационарных объектах по программе Летописи природы и пополняли электронные базы данных (БД). В 2001–2005 гг. сотрудники суммарно находились на полевых работах (включая однодневные выходы в заповедник) 1907 человеко-дней (рис. 3).

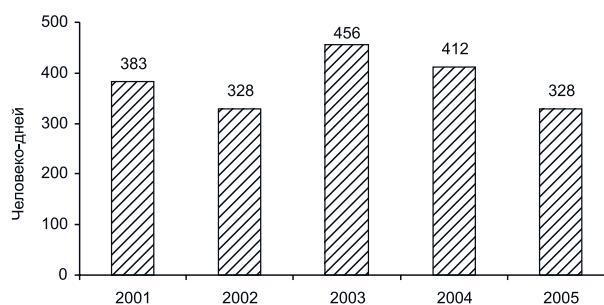


Рис. 3. Объем полевых работ сотрудников научного отдела в заповеднике.

Устойчивое выполнение работ по Летописи природы в расчете на 7 ответственных за разделы исполнителей должно составлять порядка 450–500 человеко-дней за год. При этом следует отметить, что научные сотрудники в сборе полевого научно-

го материала не пользуются помощью лаборантов. Сбор информации для Календаря природы, глазомерная оценка урожая ягод и грибов, а также зимние маршрутные учеты выполняются при содействии штата охраны.

С 1975 г. научным отделом ведутся ежегодные наблюдения на стационарных объектах (пробных площадях; ПП) — локальный экологический мониторинг по программе Летописи природы. Собраны значительные массивы упорядоченной информации, которые хранятся в виде первичных научных данных (журналы, картотеки, ведомости, абрисы и т.д.), в годовых отчетах, а также в БД интерактивной информационной системы (ИИС) «BIOSYSTEM» и в электронных таблицах (Марин, 1996; 2000; 2001).

По блоку «Абиотические компоненты» в Летописи и БД содержатся данные снегосъемки (с 1974 г., 12 ПП); данные о поступлении осадков на почву под лесным пологом (1974–1977 гг., 10 ПП; 1980–1985 гг., 4 ПП); данные по микроклимату на ПФП (температура воздуха, почвы, влажность воздуха, осадки; 1979–2001 гг., 5–10 ПП); по химизму воды в р. Сулем (1976–2000 гг.; 1 точка; УРУКС); по уровню грунтовых вод (1986–1993 гг.; до 21 пункта); по срокам наступления феноявлений (с 1980 г.; 12 пунктов); по загрязнению снега тяжелыми металлами (с 1989 г.; 12 ПП).

По блоку «Изучение лесных сукцессий» периодически (1 раз в 5–10 лет) фиксируются следующие данные: первичные и повторные перечеты древостоя на постоянных пробных площадях (с 1972 г.; 44 ППП; ИЭРиЖ и Ботсад УрО РАН, УрГУ, заповедник); стандартное лесоустройство (1971, 1976, 1986, 2000 гг.).

По блоку «Флора и растительность» ежегодно фиксируются такие данные: численность и возрастная структура популяций редких растений (с 1984 г.; 2–9 ПП); учет адвентивных видов (с 1985 г.; 5 ПП); учет видового состава и биомассы травянистого яруса (с 1985 г., 2 ПП); глазомерный учет плодоношения, семеношения, урожая грибов для всей территории по данным анкетирования (с 1980 г.); регистрация видового состава и количественный учет плодоношения грибов в течение всего вегетационного периода (с 1984 г.; 3 ПП); регистрация фитофеноявлений (с 1976 г.; 9–12 ПП); динамика проективного покрытия феноплощадок (с 1990 г.; 10 ПП); пересчет древостоя и геоботанические описания феноплощадок (1979, 1994–1999 гг.; 12 ПП). В этом же блоке периодически отражаются такие данные как: слежение за изменением видового состава растений на ПП разного назначения; геоботанические описания для фитоценоз; повторные учеты редких видов в локальных местонахождениях. Целесообразно проведение повторного кадастрового учета и картирования редких видов растений методом маршрутно-глазомерной съемки в модельных

кварталах (Марина, 1987), выполненные в 1983–1985 гг.

По блоку «Фауна и животное население» ежегодно: дается вся информация по редким видам; учет аполлона челночным методом (с 1992 г.; 1 ПП); учет промысловых видов зверей и птиц по данным ЗМУ (1982–1995 гг., 12 постоянных кольцевых маршрутов; после 1995 г. иные линейные маршруты); попутные маршрутные учеты (с 1974 г.); учеты экскрементов лося на маршрутах (с 1986 г.); учет медведя по следовым отпечаткам (с 1979 г.); учеты мелких млекопитающих на постоянных линиях ловушек весной и осенью (с 1982 г., 4 ПП); зимние учеты птиц на маршрутах (с 1989 г.; 2–3 биотопа); учет тетеревиных птиц по выводкам (с 1982 г.), летние учеты птиц (с 1982 г.; 3–6 биотопов).

Осуществлялась работа по внеплановым НИР.

В 2001 г. была продолжена работа по гранту Глобального эофонда (ГЭФ) «Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы».

В 2001 г. по договору с Государственным центром экологических программ МПР РФ научным отделом выполнялась НИР «Формирование БД по биоразнообразию Висимского заповедника». В единые БД России включен ряд БД заповедника: таксационные показатели на постоянных пробных площадях (ППП), фенология на постоянных фенологических площадях (ПФП), плодоношение грибов на постоянных площадях по учету грибов (ПШУГ), попутные зимние маршрутные учеты (ЗМУ) охотничьих животных, учеты мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях (ПУЛ), учеты птиц, учеты и разные сборы жужелиц.

В 2002 г. по договору с тем же центром выполнялась тема «Обследование вновь принятой Висимским заповедником в 2001 году территории с целью организации на ней системы экологического мониторинга».

В 2002 г. для создания единой базы данных по инвентаризации видового состава растений и животных в заповедниках России в рамках проекта ГЭФ «Сохранение биоразнообразия РФ» подготовлены и переданы в МПР РФ таксономические БД по сосудистым растениям, мхам, млекопитающим, амфибиям, рептилиям, птицам, а также по ряду групп беспозвоночных животных.

В 2002–2003 гг. сотрудниками заповедника в инициативном порядке выполнялись проектные и исследовательские работы в природном парке «Кондинские озера» (Ханты-Мансийский АО).

#### **Научные публикации, издательская деятельность и доклады**

На основе полученных данных сотрудниками заповедника подготовлены и опубликованы научные статьи, подводющие итоги исследований, либо фиксирующие фактические материалы экологического мониторинга. Всего за 5 последних

лет сотрудниками научного отдела и административных (директор и замдиректора по НИР) было опубликовано 114 научных работ (монографий, статей и тезисов) общим объемом 850 стр. (рис. 4). По сравнению с предшествующим пятилетием (1996–2000 гг., когда было опубликовано 111 статей объемом 422 стр.), существенно увеличилось как общий объем публикаций, так и средний объем одной публикации (с 3.8 до 7.5 страниц). По годам с 2001 по 2005 гг. средний размер одной публикации (8; 4,8; 5,6; 3,8 и 13 страниц) в целом также увеличивался.

При этом отмечается особенно значимое увеличение числа и объема публикаций работников заповедника при подготовке собственных сборников в 1996 и 2001 гг. Однако следует отметить, что специалисты заповедника по-прежнему уделяют недостаточно внимания публикации статей в научных (региональных, общероссийских и иностранных) журналах, подготовке монографий по итогам многолетних работ.

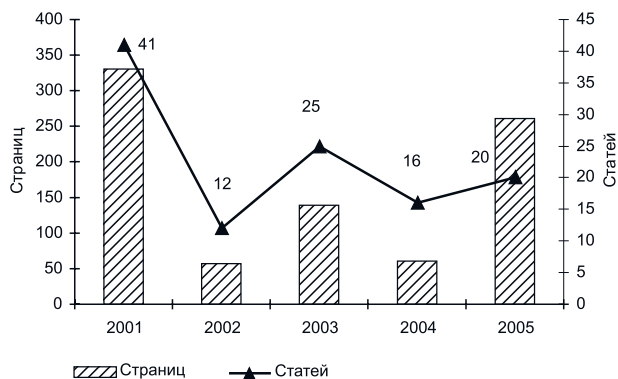


Рис. 4. Динамика издательской деятельности заповедника.

В 2001-2005 гг. заповедником было издано два научных сборника и три монографии:

- сборник материалов научной конференции, посвященной 30-летию Висимского заповедника «Исследования эталонных природных комплексов Урала» (Екатеринбург, 2001; 444 стр., тираж 255 экз., в сборник вошло 99 статей и тезисов 100 авторов из ряда ООПТ, академических институтов и ВУЗов России);

- сборник, подготовленный по гранту ГЭФ «Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы» (Екатеринбург, 2001; 332 стр., тираж 205 экз., в сборник включено 29 статей 29 авторов из 12 ООПТ Урала);

- монография «Позвоночные животные Висимского заповедника» (авторы Ю.Ф. Марин, А.Г. Маланьин, Е.Г. Ларин, С.Г. Ливанов; вышла в серии «Флора и фауна заповедников», вып. 104, М., изд. Комиссии РАН по сохранению биоразнообразия, 2003; 56 стр., тираж 250 экз.);

- монография «Заповедники в России. Подходы к обобщению опыта» (авторы А.С. Мишин,

С.Э. Панкевич, Ф.Н. Семевский; Екатеринбург, 2005. 48 стр., тираж 200 экз.);

- монография «Агарикоидные базидиомицеты Висимского заповедника (Средний Урал)» (автор Л.В. Марина, Серия «Folia Cryptogamica Petropolitana», № 4. С-Пб., 2005; 90 стр., тираж 200 экз.).

Кроме того, на сайте ИЭРиЖ УрО РАН ([www.ecoinf.uran.ru](http://www.ecoinf.uran.ru)) в 2002 г. были размещены статьи из сборника материалов конференции «Исследования эталонных природных комплексов Урала», а в 2003 г. - развернутые материалы шести научных докладов, сделанных сотрудниками заповедника на отчетной сессии исследователей природы заповедника. Здесь же размещается основная информация о заповеднике и о научной работе, ведущейся в нем.

Более 50 работ более ранних лет по Висимскому заповеднику вошло в информационно-библиографический указатель-справочник «Экология Уральского региона на рубеже веков» (составители А.Г. и О.Г. Васильевы; Екатеринбург, 2000. 480 с).

На портале BioDat ([www.biodat.ru](http://www.biodat.ru)) размещены библиографические данные о 380 публикациях сотрудников заповедника (включая соавторство) по состоянию на 2003 г., которые к настоящему времени требуют существенного дополнения.

Актуальным вопросом для заповедника является дальнейшее совершенствование информационного обеспечения научной работы. Необходимо формирование локальной компьютерной сети научного отдела и подключение к сети Интернет, что позволит пользоваться источниками и базами данных недоступными ранее. Одновременно это поможет сделать более доступной для заинтересованных людей информацию о нашей работе и ее результатах (включая отчеты, малотиражные публикации и базы первичных данных). При решении вопроса о признании фактом публикации размещение в Интернете материалов, оформленных по правилам принятым для научных публикаций, станет возможным отражение на сайте заповедника основного отчета о работе заповедника за год – Летописи природы.

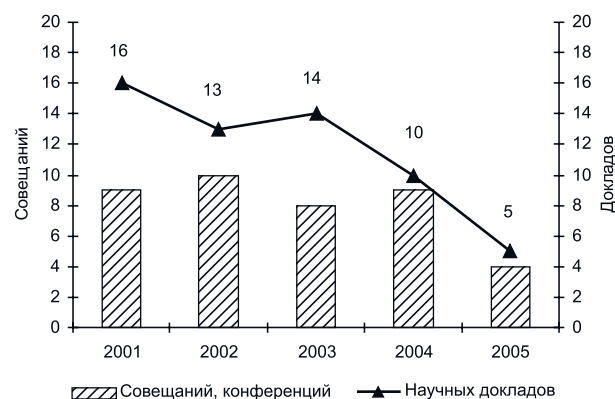


Рис. 5. Динамика участия сотрудников заповедника в совещаниях разного ранга.



За 2001–2005 гг. сделано 58 докладов на 40 совещаниях (рис. 5), в которых ежегодно участвовало от 2 до 8 сотрудников заповедника (включая администрацию).

В связи с отсутствием достаточного финансирования неуклонно сокращается число поездок научных сотрудников на совещания и конференции, а вместе с тем и число сделанных ими докладов.

### **Проблемы и перспективы формирований ГИС**

На повестке дня по-прежнему стоит задача создания геоинформационной системы (ГИС) для территории заповедника, его охранной зоны и окружающих территорий — как единого исследовательского полигона. Имеющиеся в заповеднике информационные ресурсы максимально приспособлены для включения в базы данных ГИС соответствующего уровня.

Уже предприняты первые шаги по созданию ГИС Висимского заповедника. Получен комплект программ «ArcGIS-9» от разработчиков (ESRI), приобретен современный компьютер (Pentium-4) с монитором 17». Два сотрудника прошли ознакомительные курсы по работе с ГИС на семинаре в заповеднике «Денежкин Камень». В порядке технического содействия от этого заповедника получена оцифрованная топокарта масштаба 1:200000. Для создания ГИС необходимо также приобретение GPS, оцифрованных топокарт масштаба 1:25000 и космоснимков. Целесообразно привлечение специалистов для оцифровки лесоустроительных планшетов, картосхем и иного картографического материала, имеющегося в заповеднике. Работы могли бы выполняться за счет средств федерального бюджета в составе НИОКР МПР РФ или областного бюджета.

Ряд работ можно выполнить с использованием цифровой видеосъемки со сверхлегкого самолета «Авиатика-890У», мотодельтоплана или воздушного шара. Использование дистанционных методов может быть более дешевым и результативным подходом для изучения и мониторинга состояния природных комплексов на территории заповедника, всего исследовательского полигона биосферного заповедника и на окружающих его территориях.

Для реализации этих планов необходимо заинтересованное отношение Росприроднадзора и МПР Свердловской области, которые также могут обеспечить формирование ГИС космоснимками района заповедника и окружающих территорий. Разумеется, что, финансируя это направление работ, они могут и должны ставить соответствующие задачи исследовательским коллективам по объективной оценке состояния природных комплексов на значительных территориях.

Перспективные направления научной работы:

— при наличии огромных массивов упорядоченной информации первоочередным делом следует считать анализ первичных данных с привле-

чением современных подходов и математических методов, а также публикацию результатов исследований в монографиях, тематических сборниках и научных журналах;

— следует расширять исследования и организовывать локальный экологический мониторинг в южной части заповедника, в охранной зоне, на биосферном полигоне и на окружающих территориях;

— необходимо организовать инвентаризационные исследования по трудным таксономическим группам растений и животных;

— на повестке дня стоят задачи разработки концепции, создания, информационного и технического обеспечения функционирования собственного сайта заповедника;

— необходимо форсировать создание ГИС Висимского заповедника, как инструмента исследований и оптимизации системы локального и регионального экомониторинга.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Многолетние исследования природы Висимского заповедника — природного эталона Горнозаводского Урала и ведущийся в нем локальный экологический мониторинг дали богатый научный материал. Он должен стать основой для организации системы регионального экологического (биоэкологического) мониторинга. При этом для организации такого мониторинга с участием заповедника потребуются специальный углубленный анализ собранных данных в ООПТ Урала и других регионов России, а также существенная корректировка выполнявшихся ранее программ.

При заинтересованном отношении соответствующих государственных структур и Академии наук к давно назревшей проблеме создания объединенных региональных и федеральных баз данных по мониторингу природных явлений и процессов на ООПТ Висимский заповедник мог бы включиться в работу по этому направлению. Практика ведения и результаты многолетнего мониторинга, а также опыт работы с ИИС «BIOSYSTEM» и наличие большого количества разнообразных электронных БД на основе многолетних исследований (Марин, 1996, 2001, 2002, 2005) служит гарантией успешности такой работы.

Таким образом, научный и информационный потенциал заповедника мог бы использоваться при решении регионально важных проблем оптимизации природопользования и охраны природы, в государственной экспертизе проектов и схем размещения хозяйственных объектов, в проведении мониторинга параметров биоразнообразия и состояния редких видов, в целом в управлении территориями.

На наш взгляд, следует вернуться к возрождению комплексной программы «Экологическая

безопасность Урала». В ней, в подпрограмме «Сохранение биоразнообразия и устойчивости природных экосистем», должно предусматриваться, что Висимский биосферный заповедник, вместе с другими ООПТ Урала, будет служить одним из базовых полигонов экологического мониторинга, поскольку он является хорошо охраняемым и изучаемым эталоном природы значительной части исторической территории Горнозаводского Урала. На первом этапе эта работа могла бы вестись по программе «Экологическая безопасность Свердловской области».

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дьяченко А. П., Игнатова Е. А., Марина Л. В. Мхи Висимского заповедника (Средний Урал) // ARKTOA (Биологический журнал), № 6. — М.: изд. КМК. 1996. С. 1–6.
- Марин Ю. Ф. Состояние научной работы в Висимском заповеднике и пути ее совершенствования // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник. Инф. мат. — Свердловск: УрО АН СССР, 1987. С. 6–8.
- Марин Ю. Ф. Состояние и перспективы использования информационного потенциала Висимского государственного заповедника в интересах Свердловской области // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 7–9.
- Марин Ю. Ф. Базы данных по локальному экомониторингу (Летопись природы) в информационной системе Висимского заповедника // Проблемы региональной экологии. № 1. — Екатеринбург: РИЦ Госкомэкологии Свердловской области, 1998. С. 14–25.
- Марин Ю. Ф. Исследования природы Висимского заповедника, региональный мониторинг и экологическая безопасность Урала // Проблемы сохранения степных экосистем. Материалы межрегиональных научных чтений, посвященных 10-летию организации заповедника «Оренбургский». — Оренбург, 1999. С. 91–92.
- Марин Ю. Ф. Экологический мониторинг в Висимском государственном природном заповеднике // Координация экомониторинга в ООПТ Урала. Сб. научных трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. С. 56–90.
- Марин Ю. Ф. Научно-исследовательская работа в Висимском заповеднике // Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 68–94.
- Марин Ю. Ф. Исследования природы Висимского заповедника, как основа для включения его в систему регионального биоэкомониторинга // Экологические проблемы горных территорий: Мат. Междунар. науч. конф. — Екатеринбург, «Академкнига», 2002. С. 237–240.
- Марин Ю. Ф. К согласованному экологическому мониторингу в заповедниках, национальных и природных парках Урала. Опыт Висимского заповедника // Экология промышленного региона и экологическое образование. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. — Нижний Тагил, НТГСПА, 2004. С. 230–232.
- Марин Ю. Ф. Висимский биосферный заповедник как важный научный и эколого-просветительский центр на Среднем Урале // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Мат. юбилейной научной конф., посвященной 70-летию Окского заповедника) // Труды Окского заповедника, вып. 24. — Рязань, 2005. С. 372–380.
- Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР (оперативно-информационный материал комиссии АН СССР по координации исследований в заповедниках). Вып. 8. — М., 1987. 44 с.
- Марина Л. В. Итоги инвентаризации редких растений Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник. (Информ. материалы). — Свердловск, 1987. С. 46–49.
- Марина Л. В. Дополнения к флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. (Материалы научной конференции). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 93–95.
- Марина Л. В. К флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Материалы науч. конф., посвящ. 30-летию Висимского заповедника. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 162–165.
- Марина Л. В. Печеночные мхи (Hepaticae) Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 160–162.
- Марина Л. В. Агарикоидные базидиомицеты Висимского заповедника (Средний Урал). Серия «Folia Cryptogamica Petropolitana», № 3. — СПб., 2005; 86 с. В печати.
- Марина Л. В. Третье дополнение к флоре сосудистых растений Висимского заповедника // В наст. сборнике.
- Позвоночные животные Висимского заповедника (авторы Ю. Ф. Марин, А. Г. Маланин, Е. Г. Ларин, С. Г. Ливанов) // Серия «Флора и фауна заповедников», вып. 104, — М. изд. Комиссии РАН по сохранению биоразнообразия, 2003. 49 с.
- Радзимовская И. В. Список лишайников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 182–188.
- Современное состояние биоразнообразия на заповедных территориях России. Вып. 1. Позвоночные животные. М., 2003. Вып. 2. Сосудистые растения. Части 1 и 2. — М., 2003. Вып. 3. Лишайники. — М., 2005.
- Ставишенко И. В. Материалы к исследованию видового разнообразия дереворазрушающих грибов Висимского заповедника // В наст. сборнике.
- Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 5–235.
- Фефелов К. А. Аннотированный список миксомицетов Висимского заповедника // В наст. сборнике.
- Экология Уральского региона на рубеже веков (Составители А. Г. и О. Г. Васильевы). — Екатеринбург, 2000. 480 с.

## Эколого-просветительская работа Висимского заповедника в 1996–2005 гг..

Ю. Ф. Марин

*Висимский государственный природный заповедник, marin@002.ru*

Висимский заповедник как **биосферный резерват** (по международной классификации) в рамках выполнения **научно-технической функции** многие годы ведет научные исследования и мониторинг, содействует подготовке кадров в области охраны окружающей среды, а также проводит работы по экологическому образованию и просвещению населения. Эколого-просветительская деятельность (ЭПД) является одной из центральных задач заповедника. Таким образом, заповедник, воспитывая, просвещая и образывая население, содействует окружающим территориям в развитии, устойчивом в социально-культурном и экологическом отношении. Именно признание успехов заповедника в этой сфере послужило одним из оснований для присвоения ему международного статуса биосферного.

Настоящее сообщение посвящено в основном ЭПД заповедника в 1996–2005 гг. Приводятся данные, взятые из годовых информационных отчетов, журналов учета лекционной и экскурсионной работы заповедника.

### Этапные моменты в ЭПД заповедника

- В 1995 г. с открытием Музея природы и лекционного зала начата массовая эколого-просветительская работа.
- С 1997 г. в поддержку ООПТ начаты масштабные акции «Марш парков» в заповеднике, которые стали заметным явлением в Свердловской области.
- В 1999 г. принято Постановление Правительства Свердловской области о включении акций «Марш парков» в областную программу экологического образования.
- В 1997–2000 гг. заповедник являлся призером общероссийских акций «Марш парков».

### Приоритетные группы населения

- Дошкольники и воспитатели детских садов г. Кировграда.
- Дети городов, занимающиеся экологией и биологией в учреждениях дополнительного образования (СЮН, экоклубы, экоцентры).
- Педагоги учреждений дополнительного и общего образования, специалисты по работе с молодежью учреждений культуры.
- Школьники городов и поселков вблизи заповедника.
- Население (в основном школьники) сопредельных городов и районов.
- Работники органов государственной власти, СМИ, депутаты, предприниматели.

### Приоритетные направления ЭПД

- Проведение акций «Марш парков» в г. Кировграде, в округе, в области.
- Проведение экскурсий в Музее природы и тематических лекций со школьниками.
- Разработка и издание экопросветительской продукции (пособия, буклеты, брошюры).
- Методическая работа с воспитателями детских садов и педагогами.
- Работа со школьниками в эколагерях и по исследовательским проектам.
- Взаимодействие со средствами массовой информации (городскими, областными).
- Проведение литературных и фотовыставок.

### База для проведения ЭПД в заповеднике

Эколого-просветительского отдела в заповеднике нет. Работа выполняется научными сотрудниками, методистом и администрацией заповедника в основном в Музее природы и лекционном зале. В работе используются научные публикации, коллекционные материалы, отчеты и базы данных экологического мониторинга. Оснащение для проведения ЭПД в лекционном зале следующее: рельефная карта заповедника и охранной зоны, стенды, витрины с экспонатами, видеоплеер, телевизор, видеокамера, слайд-проектор, оверхет-проектор. В работе также используются компьютеры, ксерокс и другая оргтехника заповедника. Имеется фонд научной и методической литературы.

Уже в фойе посетители знакомятся с информацией о заповеднике, размещенной на серии стендов. Таким образом, они могут самостоятельно познакомиться со структурой заповедника и его историей. Могут узнать о режиме заповедника и его охранной зоны, а также о проводящейся на его территории научной работе. Лекционный зал и серия стендов в фойе управления заповедника по сути дела выполняют функцию визит-центра.

### Музей природы

Музей природы создан в 1995 г. и является важной базой для работы по экологическому просвещению для населения Горнозаводского округа Свердловской области. Почти 10 лет таксидермист заповедника В. А. Сысоев изготавливал чучела, которые размещались во временной экспозиции. Он же вел роспись задника и монтаж всей ландшафтной диорамы. Разработка плана и монтаж экспозиции велись с участием других сотрудников заповедника. Поскольку эколого-просветительский отдел отсутствует, то экскур-

сии по Музею природы проводятся сотрудниками научного отдела заповедника. Иногда занятия проводят сами дети — юные экскурсоводы Музея, а также преподаватели школ и воспитатели детских садов.

Многие годы Администрация МО «Город Кировград» заключает договор с заповедником по эколого-просветительской работе на базе Музея природы (на 134,3 тыс. руб. в 1996–2000 гг. и на 91,3 тыс. руб. в 2001–2005 гг.).

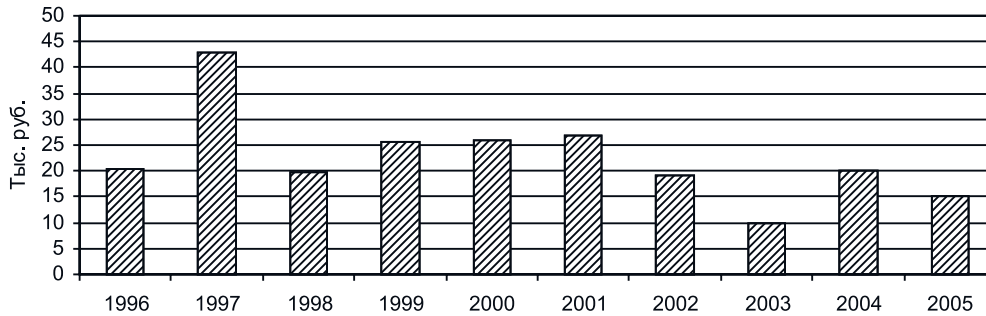


Рис. 1. Финансирование ЭПД в заповеднике по договору с МО «Город Кировград».

Полученные средства идут на возмещение части затрат по коммунальным услугам, на поддержание и формирование музейных экспозиций, на совершенствование ЭПД в заповеднике и оплату научным сотрудникам, участвующим в этой работе. Объемы работы на базе Музея природы показаны в разделе по лекционной деятельности.

Музей активно посещается школьниками Кировграда и близлежащих городов — Нижнего Тагила, Новоуральска, Невьянска, Верхнего Тагила, а также из иных населенных пунктов области. В Музее бывают посетители из Екатеринбурга и других городов нашей страны, которые оставляют в книге посетителей благодарные отзывы о качестве экспозиции Музея природы и высоком уровне обслуживания. Нашими посетителями были также граждане ряда стран Европы (Испания, Швейцария, Дания, Германия, Латвия).

В Музее природы в застекленной и освещенной диораме представлены основные ландшафты заповедника (горная — восточная часть заповедника с темнохвойными первобытными лесами, предгорная — западная часть заповедника с производными лесами). В экспозиции представлены основные обитатели заповедника: чучела 12 видов млекопитающих (лось с лосихой, медведь, волк,

лисица, россомаха, енотовидная собака, барсук, куница, американская норка, колонок, бобр, белка-летяга), а также 41 чучело птиц (глухари, тетерева, рябчики, ястребы, утки и другие). Посетители, находясь на обзорной площадке, на которой можно разместить 10–15 человек, как бы попадают в заповедный лес.

К сожалению, Музей природы почти не посещается работниками, а также иногородними и иностранными партнерами ближайших к нам предприятий из Екатеринбурга, Нижнего Тагила, Кировграда, Новоуральска и других городов области. Постоянными посетителями Музея природы не стали также отдыхающие из горнолыжного комплекса «Гора Ежовая», из домов отдыха, профилакториев и летних лагерей, расположенных вблизи Кировграда. Над этим еще надо работать заповеднику, и самим предлагать такую форму обслуживания.

#### Лекционная деятельность.

За 2001–2005 гг. общее количество прочитанных лекций (230), проведенных экскурсий (191) и посетителей Музея природы (3117 человек) уменьшилось по сравнению с 1996–2000 гг. (328, 327, 5703) более чем в 1,5 раза, и имело тенденцию к дальнейшему снижению (рис. 2).

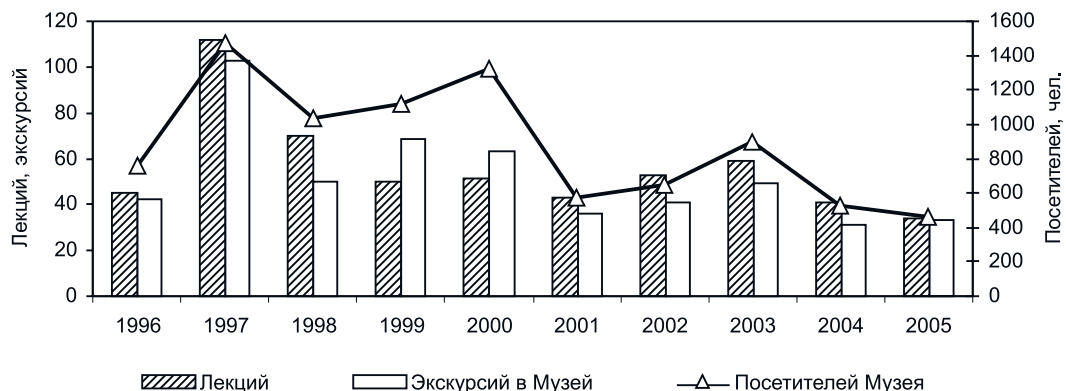


Рис. 2. Динамика лекционной и экскурсионной работы заповедника.



В среднем Музей природы посещают ежегодно около 900 человек, а с посетителями ежегодно проводится более 100 занятий. Показатели лекционной и экскурсионной работы близкие, поскольку экскурсии в Музей, как правило, сопровождаются лекциями и показом видеофильмов или слайдов в лекционном зале.

### Работа со СМИ

Количество публикаций о заповеднике в СМИ

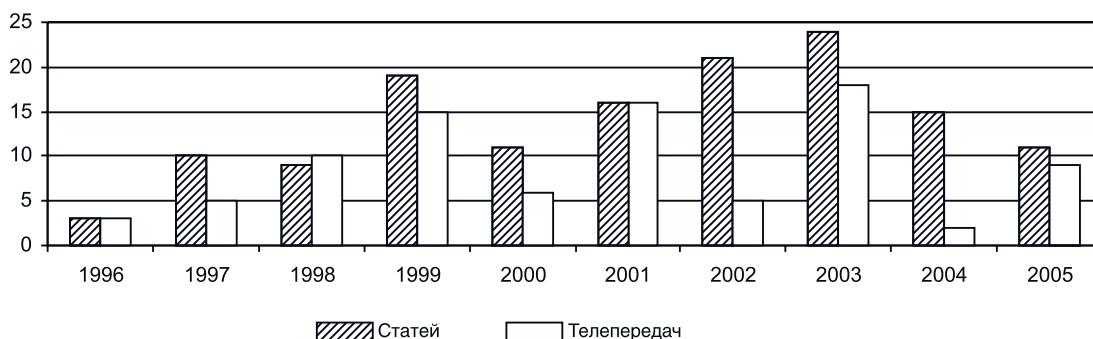


Рис. 3. Динамика числа публикаций и телепередач о заповеднике в СМИ.

Недостаточно используется потенциал научных сотрудников, которые работают в лесу, много знают и много видят, и могли бы рассказать через газеты и телевидение своим соотечественникам много интересного и полезного о природе нашего края и о своей работе в заповеднике.

Без отражения работы заповедника на телевидении и в периодической печати (местной, областной и общероссийской) трудно добиться признания широких слоев населения и нашего федерального руководства. К сожалению, приходится констатировать, что заповедник так и не смог за все годы приступить к изданию собственного информационного бюллетеня, или на регулярной основе поддерживать заповедную страничку в одной из местных газет, или давать актуальную информацию о своей работе на кабельном телевидении г. Кировграда.

### Сотрудничество с системой образования

По дополнительным соглашениям с учреждениями дополнительного образования из ряда муниципальных образований (Новоуральск, Лесной) проводились детские экологические лагеря, оказывалась помощь в проведении индивидуальных детских исследовательских работ. Ребята из Станции юных натуралистов (СЮН) из г. Асбест уже более 10 лет выполняют научную работу по заданиям научных сотрудников, в том числе изучают экологию лося, бобра и тетеревиных птиц, проводят зимние маршрутные учеты охотничьих животных, комплексные летние учеты птиц и учеты зимующих птиц.

Последние годы при проведении ЭПД делается упор на работе с воспитателями детских садов и дошкольниками. Осуществлено издание детских фантастических рассказов о ночной жизни

разного уровня, как и количество телепередач с участием заповедника, не так велико, как хотелось бы. В 1996–2000 гг. опубликовано 52 статьи и вышло в эфир 39 телепередач (сюжетов намного меньше), а в следующие пять лет с 2001 по 2005 гг. их было несколько больше — 87 статей и 50 телепередач (рис. 3). В основном это были публикации и телепередачи в местных СМИ.

музейных зверей и птиц «Ночные истории» (2003), а также двух методических пособий — «Экологическая биржа» (1999) и «Экомост» (2004). Проводятся методические семинары с воспитателями детских садов, экскурсии в Музей природы, конкурсы и экологические праздники (более подробно об этом см. в публикации О. Г. Пономаревой в настоящем сборнике).

### Контакты с общественными и другими организациями

Многие годы поддерживаются рабочие контакты с Краеведческими музеями г. Кировграда, г. Невьянска и г. Верхнего Тагила, с Висимским музеем Д.Н. Мамина-Сибиряка, с отделом природы Нижне-Тагильского государственного музея-заповедника горнозаводского дела Среднего Урала (Нижнетагильский музей «Горнозаводской Урал»), с отделом природы Свердловского областного краеведческого музея, с целью совершенствования их экспозиций о заповеднике.

При подготовке акций «Марша парков» постоянные контакты осуществлялись с неправительственной организацией – Центром экологического обучения и информации (ЦЭОИ, Екатеринбург) и учреждениями образования Горнозаводского округа и Свердловской области. Оказывалась помощь Администрации г. Кировграда в подготовке стендовой презентации – отчета о работе в нашем городе по экопросвещению в рамках акции «Марш парков».

По вопросам заповедного дела, по природе и истории Висимского заповедника постоянно консультируются специалисты учреждений дополнительного образования (СЮН г. Невьянска и Асбеста, экоклуба «Родники» г. Кировграда, экоцентра «Эконда» г. Новоуральск).

На летнем студенческом экологическом семинаре, организованном Центром экологического обучения и информации, читалась лекция «Социальное значение заповедников», на биофаке УрГУ – «Заповедное дело в России».

### Издательская деятельность

Заповедником выпущено и распространено среди населения области 20 наименований популярных изданий (альбомов, методических разработок, брошюр и буклетов) тиражом более 20 тыс. экз. Большая часть их издавалась заповедником за счет средств спонсоров к юбилеям заповедника, а также в рамках проведения акции «Марш парков» и раздавалась участникам и победителям разнообразных конкурсов. Перечень и основные сведения об изданной популярной литературе приведены в списке литературы.

### Экопросвещение и компьютеризация

С применением компьютерных средств готовились изданные заповедником статьи, брошюры и буклеты. В рамках «Марша парков» создавались и в ограниченных масштабах на компакт-дисках распространялись компьютерные презентации о Висимском заповеднике, заповеднике «Денежкин Камень» и природном парке «Оленьи ручьи», а также справочная информация по ООПТ Урала. У заповедника пока нет своего сайта. Через официальные сайты МПР РФ – [www.zapoved.ru](http://www.zapoved.ru), ИЭРиЖ УрО РАН – [www.ecoinf.uran.ru](http://www.ecoinf.uran.ru), Центра охраны дикой природы – [www.biodiversity.ru](http://www.biodiversity.ru) заповедник размещает основные сведения о природе, о своей деятельности в области охраны, изучения природных комплексов и экопросвещения.

К сожалению, ЭПД заповедника в настоящее время осуществляется в условиях отсутствия доступа сотрудников к ресурсам Интернета. Создание собственного сайта заповедника также трудно осуществить без соответствующего оснащения и финансирования. При организации полноценного отдела экопросвещения мог бы выпускаться электронный Бюллетень (Вестник новостей) Висимского заповедника, доступный населению через Интернет. Легче осуществлялась бы координация с партнерами и информационная поддержка эколого-просветительской деятельности в регионе.

### Марш парков

Активной работой по экологическому просвещению населения, в том числе в форме проведения на областном уровне акций «Марш парков» в поддержку деятельности особо охраняемых природных территорий заповедник добился признания и поддержки в широких слоях населения области. Масштабы этой работы значительны. Акция проходит практически по всей области, во всех управленческих округах, во всех муниципальных образованиях. В целом этой работой, которая ини-

цировалась заповедником, а теперь координируется ЦЭОИ, ежегодно охватываются в области многие десятки тысяч детей.

Акции Марша парков с 1999 г. по Постановлению Правительства Свердловской области проводятся на трех уровнях:

- Начальный (по школам и муниципалитетам); при этом в Кировграде, где размещается управление заповедника, ежегодно участвует более 5 тыс. человек.
- Промежуточный (по управленческим округам); при этом в Горнозаводском округе, на территории которого расположены заповедник и его охранная зона, ежегодно в среднем участвует 20–25 тыс. человек. А в 2005 г. только в Нижнем Тагиле в акции приняло участие почти 40 тыс. человек.
- Финальный (на областном уровне); в Свердловской области ежегодно участвует порядка 75–100, а в 2000 и 2005 гг. — 150 тыс. человек.

### Основные проблемы

- Отсутствие концепции ЭПД на базе заповедника, проработанной и согласованной со всеми заинтересованными организациями и органами местной власти.
- Отсутствие возможности привлечь значимое количество квалифицированных кадров при мизерной зарплате.
- Отсутствие нормативной базы, предложений от коммерческих структур, специализирующихся на экотуризме, а также средств для развития материальной базы и организации экскурсионного обслуживания в охранной зоне заповедника и в переходной зоне.
- Отсутствие у местных учреждений образования серьезных средств на заключение договоров с заповедником по организации летних эколагерей.

### Перспективные направления ЭПД

Перспективы развития ЭПД должны быть связаны с разработкой перспективной программы ЭПД заповедника в регионе. При этом следует учесть необходимость ряда важных компонентов такой работы.

### Организационный блок

- Создание полноценного отдела по ЭПД в заповеднике.
- Развитие эколого-просветительской работы с туристами на базе Музея природы и в охранной зоне.
- Организация систематической работы с населением зоны сотрудничества биосферного резервата «Висимский биосферный заповедник».
- Разработка концепции и создание экоцентра на базе горнолыжного комплекса «Гора Ежовая».

- Совершенствование экспозиций о заповеднике в краеведческих музеях Екатеринбурга, Нижнего Тагила, Верхнего Тагила, Невьянска, Кировграда.
- Организация выездных фото- и литературных выставок.
- Обновление постоянных экспозиций в Музее природы. — Поиск спонсоров для дополнительного финансирования работы с детьми. *Сотрудничество.*
- Совершенствование контактов и совместной работы с другими ООПТ области и в первую очередь с ближайшими к нам природными парками «Река Чусовая» и «Оленьи ручьи», а также с Режевским природно-минералогическим заказником.
- Поддержание делового сотрудничества с органами власти и неправительственными организациями.
- Поиск партнеров и спонсоров для совершенствования издательской деятельности и практической работы в области ЭПД.
- Привлечение партнеров для работы в кооперации с заповедником на территории охранной зоны и биосферного полигона (экотропы, эколагеря, экотуризм).
- Поиск средств для усиления материально-технического обеспечения ЭПД на базе заповедника.
- Развитие волонтерского движения в регионе в области охраны природы и экологического просвещения. *Информационно-издательский блок.*
- Выпуск и распространение серии популярных изданий о заповеднике.
- Подготовка и издание методических пособий по ЭПД с дошкольниками и школьниками.
- Активизация взаимодействия со СМИ, публикация популярных статей.
- Проведение телевизионных круглых столов по проблемам охраны природы.
- Выпуск собственного периодического издания (бюллетеня).
- Съемка телевизионных фильмов о природе.
- Разработке концепции и создание собственного сайта заповедника в Интернете.

#### **Методический блок**

- Разработка и внедрение различных эколого-просветительских и эколого-воспитательных программ на базе заповедника.
- Разработка и проведение различных эколого-просветительских лекций, занятий, тренингов со школьниками.
- Проведение семинаров с учителями, методистами учреждений дополнительного образования.

Проблемы и перспективы ЭПД заповедника следует рассматривать в связи с общими проблемами и перспективами развития въездного и внутреннего туризма на Урале. Режим заповедности

не позволяет вести экскурсионную деятельность на территории заповедника, однако, в рамках реализации одной из важнейших задач по экологическому просвещению населения заповедник многие годы выполняет большой объем лекционных работ и проводит экскурсии в Музее природы, публикует статьи в газетах, издает много популярной литературы и буклетов. Но возможные формы участия Висимского заповедника в развитии экологического и познавательного туризма не должны ограничиваться только такими формами работы.

На договорной основе возможно проведение иных форм работы с туристами, интересующимися природой и деятельностью заповедника. Заповедник заинтересован в привлечении цивилизованных партнеров для работы по проектированию экологических троп и иных, интересных в познавательном плане маршрутов по территории его охранной зоны или его биосферного полигона. Первым шагом в таком деле могла бы быть разработка концепции и создание визит-центра (экспозиции, фотовыставки) на базе горнолыжного комплекса «Гора Ежовая». Мы открыты также для других контактов и обсуждения иных интересных проектов по обслуживанию туристов вне заповедной территории.

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В наше время все более актуальной становится потребность широких масс людей в общении с природой. Наиболее экологически и этически оправданными являются эколого-просветительские программы с целью познания законов природы и воспитания любви к ней. Именно эта, не обеспеченная целевым федеральным финансированием и специальными кадрами область деятельности заповедника, называемая экологическим просвещением, делает понятней для людей цель создания заповедников. Эта деятельность заключается в чтении лекций и в проведении экскурсий в Музее природы для дошкольников, школьников и для студентов, в проведении в охранной зоне летних экологических лагерей, в издании брошюр, буклетов, листовок и пропаганде природоохранных идей через средства массовой информации.

Имея международный статус биосферного, наш заповедник является не только хорошо охраняемым эталоном природы Среднего Урала, где проводится большой объем работ по экологическому мониторингу, но также оказывает содействие всему региону в решении проблем экологического образования, просвещения и воспитания. Такой подход служит делу распространения идей устойчивого развития на Среднем Урале.

По-прежнему актуальным вопросом является создание полноценного эколого-просветительского отдела в заповеднике и существенное усиление этой работы.

В конце настоящего сообщения приведем список популярной литературы, изданная заповедником.

#### ЦВЕТНЫЕ БУКЛЕТЫ И БРОШЮРЫ

1. «25 лет Висимскому заповеднику». Изд. ИПЦ УЭХК, 1996. А-3/3\* (\* — здесь и далее в списке литературы для буклетов — формат/число разворотов). 400 шт.
2. «Особо охраняемые природные территории Урала». Изд. ООО «Апрош», 2002. А-3/6\*. 2000 шт. Допечатка, 2003, 1000 экз.
3. «Музей природы Висимского заповедника». Изд. ООО «Апрош», 2003. А-4/3\*. 500 шт. Допечатка, 2003, 2000 экз.
4. «Висимский государственный природный биосферный заповедник». Изд. Екатеринбургской епархии. 2004. А-4/3\*. 1000 экз.
5. «Висимский заповедник. 30 лет». Изд. «Аква-Пресс», 2001. 16 стр., А-5. 2000 шт.
6. «Ночные истории». Изд. ООО «Апрош», 2003. 16 стр., А-5. 500 шт.
7. «Висимский биосферный заповедник». 2004. 38 стр., А-4, 1000 экз. На русском и английском языках.

#### ЧЕРНО-БЕЛЫЕ БУКЛЕТЫ И БРОШЮРЫ

1. «Сохраним живую природу России»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
2. «Основные типы ООПТ»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
3. «Заповедники России»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
4. «Основные ООПТ Урала»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
5. «Основные ООПТ Свердловской области»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
6. «Висимский заповедник»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
7. «Висимскому заповеднику — статус биосферного»; 2000. А-4/3. 1000 экз.
8. «Союз ООПТ Урала»; 2000. А-4/3\*. 1000 экз.
9. «Марш парков в Висимском заповеднике»; 2001. А-4/3\*. 500 экз.
10. «Музей природы Висимского заповедника»; 2001. А-4/3. 500 экз.
11. «Висимский государственный биосферный заповедник». 2002. А-4/3\*. 500 экз.
12. «Экологическая биржа». Методическое пособие. 1999. 24 стр., А-5. 50 экз.
13. «Экомост». Сборник методических разработок по экологии для дошкольного возраста с цветной вкладкой. 2004. 54 стр., 200 экз.

### Работа охраны Висимского заповедника в 2001–2005 гг.

**С. В. Куплевацкий**

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

Висимский заповедник с 2001 года занимает площадь 33,5 тыс. га, в том числе биосферный полигон — 7,5 тыс. га. Площадь охранной зоны в настоящее время 46,2 тыс. га. Заповедник и охранный зона расположены на землях Горноуральского, Кировградского и Верхнетагильского городских округов Свердловской области.

На территории заповедника населенных пунктов нет. В границах охранной зоны расположен один населенный пункт — распадающаяся деревня Б. Галашки с 5 постоянными жителями и 20 дачными участками. В тоже время вокруг охраняемо-

го комплекса, на удалении от 1 до 60 км от границ охранной зоны, расположены поселки: Карпушиха, Левиха, Староуткинск, Висим, Половинный; города: Кировград, Верхний Тагил, Новоуральск, Первоуральск, Нижний Тагил, с населением от нескольких тысяч до 400 тысяч человек.

Доступность территории и относительно высокая плотность населения в районе расположения заповедника определяет достаточно сложную оперативную обстановку по нарушениям. Результаты работы охраны за последние пять лет представлены в таблице.

Таблица

#### Результаты работы охраны за 2001–2005 гг.

| Составлено протоколов:                           | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005  |
|--|------|------|------|------|-------|
| О самовольной порубке                            | нет  | нет  | нет  | нет  | 1/2   |
| О незаконной охоте (нахождении с собакой)        | 0/2  | 0/4  | 0/9  | 0/4  | 0/7   |
| О незаконном рыболовстве                         | 0/10 | 0/3  | 0/20 | 0/19 | 3/56  |
| О незаконном проходе и проезде                   | нет  | нет  | 2/0  | 3/0  | 6/0   |
| О нарушении правил ПБ в лесах                    | нет  | нет  | нет  | нет  | 0/1   |
| <b>Итого:</b>                                    | 0/12 | 0/7  | 2/29 | 3/26 | 10/66 |
| Из них безличных (нарушитель не установлен)      | 0/4  | 0/5  | 2/3  | 2/4  | 3/12  |
| Задержано нарушителей                            | 8    | 2    | 26   | 20   | 60    |
| <b>У нарушителей изъято (включая бесхозное):</b> |      |      |      |      |       |
| нарезного оружия (шт.)                           | 1    | нет  | 2    | нет  | нет   |
| гладкоствольного оружия (шт.)                    | нет  | 1    | 5    | 1    | нет   |



|  |     |     |      |      |      |
|--|-----|-----|------|------|------|
| сетей, бредней, неводов (шт.)                        | 4   | 9   | 6    | 6    | 19   |
| вентерей, мереж, верш (шт.)                          | нет | нет | нет  | нет  | 1    |
| капканов (шт.)                                       | нет | нет | 6    | 12   | 6    |
| петель и иных самоловов (шт.)                        | нет | 4   | 4    | 13   | 3    |
| удочек и спиннингов                                  | 13  | нет | 25   | 12   | 26   |
| иных орудий рыбного лова (шт.)                       | нет | нет | 85   | нет  | 5    |
| рыбы (кг.)   | нет | нет | нет  | нет  | нет  |
| дикоросов (кг.)                                      | нет | нет | нет  | нет  | нет  |
| <b>Выявлен — незаконный отстрел или отлов (вид):</b> |     |     |      |      |      |
| копытных (лось)                                      | нет | 2   | 2    | 4    | 6    |
| <b>Наложено административных штрафов; тыс. руб.:</b> | 2,0 | 2,0 | 12,0 | 11,0 | 46,0 |
| <b>Взыскано административных штрафов; тыс. руб.:</b> | 2,0 | 0   | 9,0  | 13,0 | 22,5 |
| <b>Предъявлены иски на сумму; тыс. руб.:</b>         | 0   | 0   | 4,0  | 0    | 11,9 |
| <b>Взыскано исковых сумм; тыс. руб.:</b>             | 0   | 0   | 3,7  | 0,3  | 8,0  |
| <b>Возбуждено уголовных дел:</b>                     | 0   | 0   | 1    | 2    | 4    |
| <b>Привлечено к уголовной ответственности:</b>       | 0   | 0   | 0    | 1    | 0    |

*Примечание:* в числителе нарушения в заповеднике, в знаменателе в охранной зоне.

подавляющая часть на рушений, как и в прошлые периоды, выявлена в охранной зоне. Это незаконное рыболовство и охота, а на территории заповедника — несанкционированное посещение. Факты самовольной рубки и нарушение правил пожарной безопасности единичны.

Анализ данных таблицы показывает, что количество вскрытых нарушений за последние пять лет имеет тенденцию к увеличению, как на территории охранной зоны, так и в заповеднике. Сравнительно малое количество — 7 нарушений в 2002 году объясняется малочисленностью штата отдела охраны и ее занятостью на обустройстве новой границы заповедника.

Максимальное количество 76 нарушений зарегистрировано в 2005 году, что непосредственно связано с некоторым увеличением числа инспекторов, усилением борьбы с нарушителями режима и, отчасти, с продолжающейся активностью браконьеров.

Доля безличных нарушений в среднем за анализируемый период составляет 22,6%, что является относительно стабильным показателем, даже при укомплектовании отдела охраны, поскольку 100% нарушителей задержать невозможно. Количество нарушений не выявленных, и не зарегистрированных по различным причинам, значительно больше.

Об усилении борьбы с браконьерством свидетельствует увеличение количества вскрытых нарушений, количество изъятых орудий незаконного природопользования, увеличение общей суммы штрафов и исков, наложенных и взысканных с нарушителей. В силу того, что охота и рыбная ловля занятия дорогостоящие, то, как показывает практика, браконьеры в большинстве случаев люди обеспеченные. Оплата штрафа до 1000 рублей не составляет для них проблемы. За последние 5 лет суммы наложенных штрафов менялись по годам от 4 до 23 раз.

По фактам браконьерства материалы передаются в милицию и суды, а их работа по привлечению к ответственности нарушителей малоэффективна. За анализируемый период возбуждено 7 уголовных дел, к ответственности привлечен лишь один человек, но не за нарушение режима, а за сопротивление, оказанное инспектору. Работа отделов внутренних дел в связи с несовершенством законодательства не приносит результатов, и нарушители уходят от ответственности.

Даже нарушители, задержанные охраной при разделке лосей, не были привлечены к ответственности. Обращения в милицию по фактам обнаружения останков лосей вообще не имеют перспективы раскрытия. Это порождает уверенность нарушителей в их безнаказанности. Подобная практика отрицательно сказывается на авторитете заповедника и государственных правоохранительных органов. На территории заповедника за многие годы браконьерство не выявлено.

Сложной задачей остается взыскание штрафов и исков с нарушителей. Если нарушитель не платит штраф добровольно, через службу судебных приставов продолжительность взыскания штрафа составляет в среднем 6 месяцев. Зачастую нарушители дают о себе неверные данные, а дальнейший розыск через органы МВД не дает результатов. Так, в 2005 году из 60 задержанных нарушителей 10 дали о себе неверные данные, и лишь 1 нарушитель был установлен. Доставлять нарушителей в ОВД для установления личности чаще всего невозможно, так как машина полностью загружена оперативной группой.

Постоянно контролировать все пути проникновения нарушителей на охраняемую территорию малочисленный состав отдела охраны — 8 человек не в состоянии. Поэтому возникает необходимость оптимизации работы отдела охраны, что и делается, с учетом базы данных о месте, сезоне и виде нарушения (см. рис. 1).

Распределение нарушений по видам и сезонам представлено на диаграмме. В диаграмму включены нарушения с 2001 по 2005 годы. Минимальное количество нарушений совершается в зимний период. Это охота на лося, которая локализуется в северной и западной части охранной зоны, и подледная рыбалка на р. Сулем и водохранилище. Наибольшее количество нарушений отмечается в летне-осенний период, когда активизируются рыбаки.

После схода снега дороги становятся доступными для легковых автомобилей и мотоциклов, и количество нарушений увеличивается более чем в 2 раза. К осени увеличивается количество фактов незаконной охоты и, как правило, это самое напряженное для работы охраны время, поскольку рейды приходится проводить на удаленных и труднодоступных участках. В таких случаях нужно иметь 2–3 оперативных группы, а в заповеднике их нет из-за некомплектованности штата.



Рис. 1. Распределение нарушений по сезонам года на охраняемой территории.

Одной из важнейших задач сохранения заповедника является охрана лесов от пожаров. В лесах заповедника сохраняется повышенная пожарная опасность в местах ветровала 1995 года. Лесоустройством 2000 года в заповеднике определены два класса пожарной опасности I и IV. За всю историю в заповеднике было всего два пожара, и оба от грозных разрядов в 1998 и 2003 годах. Последний пожар охватил территорию 7 га. В настоящее время валеж в значительной степени перегнил, вывалы зарастают молодняками лиственных пород и пожарная опасность снижается.

План по противопожарному устройству лесов в заповеднике, в основном, не выполняется из-за отсутствия финансирования. На территории имеются

пункты сосредоточения пожарного инвентаря, возле зимовий колодцы для забора воды, 2 пожарные наблюдательные вышки, прочищены пограничные просеки, установлены пограничные столбы и аншлаги. Организовать наблюдения на пожарных вышках в современных условиях не представляется возможным, поэтому для обнаружения пожаров используются наблюдательные пункты, с которых хорошо просматривается территория.

Заповедник ежегодно заключает договора со смежными лесхозами по тушению пожаров. Кроме того, заключается договор с отрядом МЧС.

Насущной проблемой заповедника является укомплектование штата инспекторов и водителей, которое затруднено из-за низкой заработной платы.

## Организация работы методического объединения по экологии для педагогов дошкольных образовательных учреждений

О. Г. Пономарева

Висимский государственный природный заповедник, [visim@krv.ekt.usi.ru](mailto:visim@krv.ekt.usi.ru)

*Да, счастливы еще дети, что природа  
не вдруг теряет над ними свои права.*

Н. А. Добролюбов

Каждое новое десятилетие приносит человечеству все новые доказательства обос-

трения противоречий в отношениях общества и природы. Потребляя, общество

превысило возможности биосферы восстанавливать утраченное. Наблюдаются такие опасные процессы, как изменение климата, газового состава атмосферы, выпадение кислотных осадков, уменьшение озонового слоя. Истощаются и качественно ухудшаются водные ресурсы, продолжается масштабное уничтожение лесов, усиливается эрозия и падает естественное плодородие почвы.

К экологическим проблемам приковано внимание всего общества. На уровне правительств многих стран совершаются попытки решать эти проблемы. Однако, несмотря на огромные усилия и материальные затраты, желаемый успех не наблюдается — настолько велик ущерб, причиненный природе человеком. Решение экологических проблем следует искать в области экологической культуры, культуры природопользования. От уровня экологической культуры каждого человека зависит, в конечном счете, и *общее будущее* — как человека, так и природы (Каменева и др., 1998).

Анализируя особенности взаимодействия общества и природы, ученые пришли к выводу о том, что в современных условиях необходимо обеспечить переход от старого, *антропоцентрического* типа экологического сознания к новому, *экоцентрическому*, типу. Человечество должно принять такую систему представлений о мире, для которой характерны: 1) ориентированность на экологическую целесообразность, отсутствие противопоставленности человека и природы, 2) восприятие природных объектов как полноправных субъектов, партнеров по взаимодействию с человеком, 3) баланс прагматического и непрагматического взаимодействия с природой (Дерябо, Ясвин, 1996).

Указ Президента Российской Федерации по охране окружающей среды и обеспечению устойчивого развития (с учетом Декларации Конвенции ООН по окружающей среде и развитию, подписанной Россией), соответствующие постановления Правительства возводят экологическое образование в разряд первостепенных государственных проблем.

**Цель** экологического образования — формирование человека нового типа с новым экологическим мышлением, способного осознать последствия своих действий по отношению к окружающей среде и умеющего жить в относительной гармонии с природой.

Детский сад является первым звеном системы непрерывного экологического образования.

**Цель экологического воспитания дошкольников** — формирование начал экологической культуры — базисных компонентов личности, позволяющих в дальнейшем, в соответствии с Конвенцией общего среднего экологического образования, успешно присваивать в совокупности практический и духовный опыт взаимодействия человека с природой, который обеспечит его выживание

и развитие. Эта цель согласуется с Концепцией дошкольного воспитания, которая, ориентируясь на обще гуманистические ценности, ставит задачу личностного развития ребенка.

В процессе формирования экологической культуры как проявления экологического сознания именно дошкольный возраст имеет важнейшее значение, так как в нем закладываются основы будущей личности, миропонимания, мировоззрения человека.

Экологически воспитанная личность характеризуется сформированным экологическим сознанием, экологически ориентированным поведением и деятельностью в природе, гуманным, природоохранным отношением.

Составные экологической культуры личности дошкольника — это знания о природе и их экологическая направленность, умение использовать их в реальной жизни, в поведении, в разнообразной деятельности (в играх, труде, быту), а также отношение к природе как самоценной величине, имеющей собственные права.

Становление экологически воспитанной личности в педагогическом процессе возможно при решении следующих задач (Каменева и др., 1998):

1. Формирование у детей элементов экологического сознания. Освоение ребенком элементов экологического сознания определяется содержанием и характером (степенью сложности) знаний о природе. Это должны быть знания экологического содержания, отражающие ведущие взаимосвязи природных явлений.

2. Формирование у детей практических навыков и умений в разнообразной деятельности в природе. В ходе реальной деятельности в природе (уход за животными и растениями в уголке природы и на участке, участие в природоохранной работе) дети осваивают умение понимать потребности, создавать необходимые условия для живых существ. Важными являются осваиваемые детьми умения предвидеть последствия поступков, соблюдать правила поведения в природе. Именно освоение детьми практических навыков и умений делает отношение к природе не созерцательным, а осознанно — действенным.

3. Воспитание гуманного отношения к природе. Отношение к природе — познавательное, гуманное, эстетическое — теснейшим образом связано с содержанием осваиваемых ребенком знаний. Знания экологического содержания регулируют и направляют поведение и деятельность детей в природе. Особое место в формировании отношения к природе занимают знания о законах природы, доступные пониманию детей.

Задача педагога — вызвать у детей сострадание к живому существу, желание позаботиться о нем, радость и восхищение от встречи с природой, гордость за правильный поступок, удовлетворение от хорошо выполненного поручения. Не ме-

нее важно научить детей оценивать свои поступки и поступки сверстников, взрослых в процессе общения с природой.

Педагогический процесс экологического воспитания дошкольников требует решения всех перечисленных задач в единстве. В его основе лежат следующие **принципы** обучения и воспитания (Каменова и др., 1998).

Основным принципом в отборе экологических знаний является *принцип научности*. Он предполагает включение в содержание образовательной программы основных идей и понятий современного естествознания. Основу экологической культуры составляет понимание детьми идеи единства и взаимосвязи живого и неживого в природе. Например, связь растений и животных со средой обитания проявляется в разнообразной приспособленности к ней. Программы для дошкольного возраста предусматривают освоение знаний о приспособлении живых организмов к сезонам.

Идея единства живого и неживого в природе представлена через раскрытие понятия «живой организм». Все живое может существовать, если не нарушены его связи с окружающей средой.

В содержании экологических программ раскрыта идея единства человека и природы. Человек рассматривается как живое, разумное существо в единстве со средой обитания; отражается система взаимодействия человека и природы, влияние человека на окружающую среду и природы на человека.

Второй принцип, лежащий в основе отбора содержания знаний при составлении программ — это *принцип доступности*. В программы отбираются знания, доступные освоению дошкольниками в соответствии с особенностями и возможностями детской познавательной деятельности.

Третий принцип, реализуемый в современных программах — это *принцип воспитывающего и развивающего характера знаний*. В соответствии с данным принципом в программы отобрано содержание, позволяющее поступательно развивать основные виды деятельности детей: игровую, познавательную, трудовую.

Как в любом новом направлении работы, в реализации экологического образования и воспитания дошкольников возникает много вопросов. Современные программы по экологии для дошкольных образовательных учреждений (далее — ДОУ), в частности, «Юный эколог» С. Н. Николаевой (1996); «Мы» Н. Н. Кондратьевой (1996); «Наш дом — природа» Н. А. Рыжовой (1998); раздел «Ребенок познает окружающий мир» — «Детство», подготовленный РГПУ им. А. И. Герцена (1996); «Экополис» И. Р. Колтуновой (1996); «Мы живем на Урале» Т. А. Казимирской (1998) предлагают педагогу достаточный объем необходимой информации для построения плана работы на учебный год в любой возрастной группе.

Чтобы координировать работу педагогов из разных ДОУ, иметь возможность обмениваться опытом, в нашем городе на протяжении ряда лет существует методическое объединение по экологии. Оно действует на базе городского методического кабинета г. Кировграда. Руководитель методических объединений Н. Б. Умарова планирует общую организацию работы, оказывает педагогам помощь в проведении заседаний, знакомит с новинками литературы, проводит консультации для руководителей методических объединений, осуществляет работу по подготовке педагогов к аттестации.

Организованное в 1996 году, методическое объединение по экологии работало под руководством методиста ДОУ № 4 «Сказка» г. Кировграда Н. Н. Годаренко. В августе 1997 года, после окончания Уральского госпедуниверситета по специализации «организация экологического образования» на должность эколога в этот детский сад пришла О. Г. Пономарева, которая и возглавила методическое объединение.

Методическое объединение объединяет педагогов 13 дошкольных образовательных учреждений города и близлежащих поселков.

В своей работе методическое объединение решает следующие задачи:

- повышение образовательного уровня педагогов ДОУ в области экологии;
- знакомство педагогов с новыми формами, методиками, программами работы;
- обобщение и внедрение опыта работы ДОУ г. Кировграда;
- развитие творческого потенциала педагогов в области экологии.

После перехода руководителя методического объединения О. Г. Пономаревой на должность методиста по экологическому просвещению Висимского государственного природного заповедника в 2002 году работа методического объединения активизировалась. Использование возможностей заповедника, в частности, точной научной информации, фондов библиотеки (более 4 тыс. единиц), видеотеки с познавательными фильмами, коллекции слайдов, экспозиции Музея природы позволило обогатить содержательную часть заседаний, интересно планировать и осуществлять работу. В течение учебного года дети старших и подготовительных групп посещают экскурсии в Музей природы и лекции. Для дошкольного возраста разработаны занятия с использованием загадок, стихотворений, кроссвордов. Методика проведения занятия в виде игры — путешествия поддерживает интерес детей, викторины с призами позволяют детям показать свои знания.

Наше объединение собирает методистов и педагогов, чьи интересы лежат в области экологического образования детей дошкольного возраста. Для своей работы каждый педагог выбрал собственное поле деятельности. Некоторые боль-



шое внимание уделяют изучению природы, растительного и животного мира Урала на экскурсиях и в походах с детьми, другие выращивают комнатные растения или знакомят детей с животным миром Земли, есть примеры организации в ДОО экологических кружков по разным направлениям

Ежегодно на итоговом заседании нами намечается направление работы на следующий учебный год, составляется план работы, в который включено участие ДОО в акции «Марш парков». По решению областного правительства, участие образовательных учреждений в данной акции стало частью программы экологического образования населения Свердловской области на 1999–2003 гг.

Выбранное направление работы разрабатывается в течение учебного года. Например, тема 2004–2005 учебного года — «Экспериментальная деятельность и опыты с природными материалами и веществами»; тема 2005–2006 учебного года — «Использование моделирования в разных видах экологически ориентированной деятельности», планируемая на 2006–2007 учебный год — «Методическая организация познавательных прогулок и экскурсий в природу». Заседания проводятся ежеквартально в течение учебного года с использованием разных форм работы: открытое занятие, взаимопросмотр, интеллектуальная игра, анкетирование. За 2003–2005 гг. нами подготовлено и проведено 14 заседаний.

Проведенное в 2003 г. анкетирование среди членов методического объединения выявило разделы и темы занятий, при планировании и проведении которых у педагогов возникают трудности. Это занятия по ознакомлению с неживой природой, ознакомлению детей с понятием «Вселенная», а также некоторые темы из разделов «почва» и «животные». На вопрос анкеты «Какие темы занятий по экологии труднее всего осваиваются детьми?» были получены ответы: занятия, связанные с элементарной поисковой деятельностью (эта тема разрабатывалась на методобъединении в 2004–2005 гг.), ознакомлению с экосистемами, проблемами загрязнения окружающей среды. Полученные данные были учтены при составлении сборника методических разработок по дошкольному образованию «Экомост», вышедшем в заповеднике в 2004 году.

С годами расширяются темы, накапливается опыт. Каждый педагог при реализации планов вносит в работу самое ценное — личное отношение, свою заинтересованность. Стремясь дать детям самые современные, точные сведения, педагоги постоянно совершенствуют свои знания, занимаются самообразованием. Педагоги с многолетним стажем оформляют опыт работы в виде сборника авторских конспектов занятий, праздников, результатов диагностики уровня знаний и других методических разработок и передают в методический кабинет.

Каждые пять лет педагоги аттестуются. Прежде чем пройти процедуру аттестации, каждый педагог должен посетить учебно-методические курсы в течение 72 часов, в которые включена и программа занятий методического объединения по экологии. В аналитическом отчете он отражает свои успехи за прошедший период в выбранном им направлении работы. Члены методического объединения успешно защищаются на I квалификационную категорию, а также подтверждают ее в дальнейшем. Это утверждение относится не только к педагогам городских учреждений, но и к педагогам, работающим в поселках. В частности, в 2005 году педагог ДОО № 31 из пос. Левиха аттестовалась на I кв. категорию с работой «Реализация экологического воспитания путем ознакомления детей с комнатными растениями».

Ежегодно ДОО города участвуют в мероприятиях природоохранной акции «Марш парков». Это позволяет педагогам подвести итоги работы по экологическому образованию за прошедший учебный год. Детские сады города активно включились в конкурсы рисунков, стихотворений, плакатов, газет, многократно становились призерами и победителями. Традицией стало проведение в марте — апреле смотров-конкурсов по экологическому образованию среди детских садов города. Детские сады самостоятельно организуют и проводят праздники, занятия, экскурсии в Музей природы заповедника, готовят отчеты о природоохранной деятельности за год. По итогам участия присуждаются 3 первых места, победители награждаются ценными призами. Среди общего количества работ в каждом ДОО отбираются лучшие, которые затем участвуют в конкурсах на городском этапе «Марша парков».

Первый опыт участия дошкольных учреждений города в областном конкурсе отчетов о природоохранной деятельности в рамках «Марша парков — 2006» также оказался удачным. Творческий коллектив ДОО № 12 был отмечен поощрительной премией конкурса. В этом образовательном учреждении работа ведется по следующим направлениям: эколого-просветительская деятельность (викторины, выставки); природоохранная деятельность (конкурсы, трудовой десант, экспедиции); исследовательская деятельность; освещение в СМИ. Имеется предметно — развивающая среда по экологическому воспитанию: много настольных, дидактических игр, методических разработок, замечательные уголки природы в каждой группе. Педагогами используются разные формы работы, планируются и проводятся выставки детского рисунка, плакатов «Береги природу», «Птицы — наши друзья», «Сохраним живую природу России». Эколого-просветительская работа планируется ежедневно на занятиях и в свободной деятельности: проводятся беседы, викторины, эк-

скурсии, экологические праздники, утренники, досуги «В гостях у Лесовичка».

Дети старших групп участвуют в акциях «Посади свое дерево», «Посади цветок», изготавливают из бросового материала кормушки для птиц, развешивают их в парках, садах, лесу. Стало доброй традицией проведение экологических субботников, как на территории детского сада, так и на других территориях, дети убирают мусор весной в Кировградском парке отдыха.

По результатам своей многолетней плодотворной работы педагоги во главе с заведующей ДОУ №12 Л. Н. Жулаевой делают вывод: в старшем дошкольном возрасте дети без особых усилий усваивают комплекс экологических знаний, если знания преподносятся в доступной, увлекательной форме с учетом интереса ребенка к природным явлениям.

Самых теплых слов в свой адрес заслуживает труд педагогов дошкольного образовательного учреждения №4 «Сказка». Тема подготовленного отчета — «Жалобная книга природы», количество участников: 45 детей, 9 педагогов. Цель работы по экологическому воспитанию: вовлекать детей в разнообразные виды природоохранной деятельности. Коллектив ставит перед собой следующие, довольно сложные, задачи: учить детей видеть проблемные ситуации в природе, причины их возникновения и пути решения; воспитывать у детей желание оказывать посильную помощь объектам живой и неживой природы. Тематическая работа в ДОУ №4 организована с учетом следующих принципов:

- работа должна быть организована так, чтобы каждый ребенок должен участвовать в ней с желанием;
- предоставлять детям свободу выбора;
- проявлять доброжелательное, заинтересованное отношение к детской деятельности;
- помочь ребенку увидеть необыкновенное в обыкновенном;
- сотрудничество и сотворчество педагога и детей;
- привлечение к участию в работе семьи.

Использование нестандартных форм работы помогает реализовать названные принципы. Проводятся экологические КВНы, летние экологические праздники, тематические развлечения. Анкетирование родителей на тему: «Отношение к природоохранной деятельности» позволило увидеть проделанную работу со стороны, учесть индивидуальные особенности ребенка.

Наиболее успешным процесс воспитания экологической культуры будет там, где педагог вкладывает в свой ежедневный труд не только знания, но и личностное отношение, «душу». Таким неравнодушным, трепетным отношением к собственному делу характеризуется педагог ДОУ №28 г. Кировграда Н. Н. Каракулова. Ею выбраны основные направления работы: эколого-просветительское и природоохранное. В разные сезоны ею проводились экскурсии по экологической тропе, дети

принимали участие в общем субботнике по уборке территории д/сада, посетили Музей природы Висимского заповедника, проводили наблюдения за поведением птиц, стали помощниками птиц в зимнее время. Активными участниками в работе постоянно являются родители. Для работы используется оформленный педагогом наглядный материал «Правила поведения в природе» с красочными иллюстрациями и доступным текстом. Групповые помещения здесь напоминают зимний сад: множество видов прекрасно ухоженных комнатных растений — это результат заботы педагогов и детей.

Целью работы по экологическому образованию ДОУ №24 с приоритетным осуществлением физического и интеллектуального направлений развития воспитанников является привлечение внимания родителей, педагогов, детей к природоохранной деятельности на территории д/сада, формирование у детей положительного отношения к окружающему миру. Достижение поставленной цели педагогами учреждения возможно при решении следующих задач:

- способствовать формированию у детей интереса к природе;
- развивать наблюдательность, мыслительную деятельность;
- развивать творческие способности;
- воспитывать любовь к окружающей природе.

В свободное время дети с интересом занимаются в кружке «Чудо всюду» по развитию элементарно-поисковой деятельности. Для педагогов был организован семинар «Элементарно-поисковая деятельность дошкольников», для родителей проведена консультация «Роль семьи в развитии поисково-исследовательской активности ребенка». Разработка педагогами экспериментального, исследовательского направления способствует интеллектуальному развитию детей, обогащает опыт взаимодействия с различными предметами, вещами и материалами, помогает ребенку адаптироваться в окружающем мире.

Участниками природоохранной деятельности ДОУ №30 стали дети старшей и подготовительной групп в количестве 40 человек. В течение учебного года педагогом I кв. категории Л. П. Кухтенковой были организованы мероприятия по различным направлениям как с детьми, так и с родителями.

Занятия по экологии проходят в форме сюжетно-ролевой игры «Клуб знатоков», педагогом организуются викторины, беседы. Дети неоднократно побывали на экскурсии в Музее природы заповедника, просмотрели фильмы о заповедниках России. В течение года совместно с преподавателем по изобразительной деятельности оформляются выставки детских работ «Пришла ранняя весна в уральский лес», «Первые весенние цветы», «Подарок маме». Одно из родительских собраний также имело экологическую тематику «О любви

к живому», и поднимало вопросы этического отношения к животным и растениям.

Проведенная работа имела следующие практические результаты:

- пополнились знания детей об уральской природе, ее флоре и фауне;
- закреплены знания о закономерностях и взаимосвязях окружающего мира;
- дети учились правильно взаимодействовать с природой, получили навыки правильного ухода за домашними животными;
- систематизированы представления детей о временах года и частях суток.

Новое направление работы педагога — использование моделирования при ознакомлении детей с растительным и животным миром природных зон Земли. Моделирование основано на принципе замещения реальных объектов предметами, схематическими изображениями, знаками.

По результатам работы педагогических коллективов можно сделать вывод, что экологическое образование и воспитание стало неотъемлемой частью учебного процесса во всех дошкольных образовательных учреждениях города.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Такое направление педагогической деятельности, как экологическое образование требует от педагогов большого объема знаний, желания работать и творческого подхода к реализации планов. Постоянное совершенствование педагогических технологий, разработка новых тем, применение различных форм организации занятий позволяют педагогам поддерживать интерес детей, успешно осваивать материал, добиваться высоких результатов деятельности.

Потребность в повышении уровня знаний педагогов призвано удовлетворить методическое объединение по экологии, существующее в нашем городе.

Задачи, которые решает педагог, и без которых невозможно становление экологической культуры ребенка: расширить объем знаний и представлений об окружающем мире, помочь детям найти ответы на свои вопросы, пробудить трепетное отношение к природе как великой ценности, научить первым трудовым навыкам. Хочется подчеркнуть важность этой работы именно в дошкольный период, когда закладываются основные личностные качества ребенка.

В 2004 г. Висимским заповедником был выпущен сборник методических разработок «Экомост», включающий конспекты занятий, сценарий праздника, экскурсию в Музей природы, разработанную для дошкольного возраста. В сборник вошли разработки занятий, цветная карта-схема заповедника, лист иллюстраций растений и животных. Цель сборника определена следующим образом: систе-

матизировать занятия, формирующие основы экологической культуры. Сборник распространялся в образовательных учреждениях города и района, использовался педагогами при подготовке к занятиям.

В 2006 г. специалистами Управления образования г. Кировграда рекомендовано посещение занятий в Музее природы и визит центре заповедника для всех ДОО. Данная форма работы характеризуется как учебно-познавательное мероприятие, способствующее углублению знаний детей старшего и подготовительного дошкольного возраста о природе уральского региона, растительном и животном мире.

Анализируя деятельность метод объединения в течение десяти лет (1996–2006 гг.), хотелось бы отметить стабильность проводимой работы, освоение новых направлений, высокие результаты аттестации педагогов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Н. Ф. Моя страна — Россия: для ст. дошкольного и мл. школьного возраста / Виноградова Н. Ф., Соколова Л. А. / — М.: Просвещение, 2001. 95 с.
- Воронкевич О. А. Добро пожаловать в экологию! Ч. 1; Ч. 2. — СПб.: «Детство-Пресс», 2004. 160 с.; 336 с.
- Дежникова Н. С., Иванова Л. Ю., Клемяшова Е. М., Снитко И. В., Цветкова И. В. Воспитание экологической культуры у детей и подростков: Учебное пособие. — М.: Педагогическое общество России, 2000. 63 с.
- Дерябо С. Д., Ясвин В. А. Экологическая педагогика и психология. — Ростов-на-Дону: «Феникс», 1996. 480 с.
- Казимирская Т. А., Казимирская Н. А. Вокруг да около. Примерные конспекты занятий по экологическому образованию детей. — Екатеринбург: Научно-методический Центр Проблем Детства, 1998. 52 с.
- Маханева М. Д. Система экологического развития детей дошкольного и младшего школьного возраста // Журнал «Управление ДОО», № 2, 2005.
- Методические рекомендации к программе воспитания и обучения в детском саду. Под ред. Васильевой М. А., Гербовой В. В., Комаровой Т. С. — М.: Изд. дом «Воспитание дошкольника», 2005. С. 128-134.
- Мир природы и ребенок / Каменева Л. А., Кондратьева Н. Н., Маневцова Л. М., Терентьева Е. Ф. / — СПб.: «Детство-пресс», 2003. С. 52–58.
- Молодова Л. П. Методика работы с детьми по экологическому воспитанию: Пособие для воспитателей дошкольных учреждений и учителей начальной школы / Л. П. Молодова. — Минск: ООО «Асар», 2004. 512 с.: ил.
- «Мы». Программа экологического образования детей / Н. Н. Кондратьева и др. 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: «Детство-пресс», 2003. 240 с.
- Николаева С. Н. Методика экологического воспитания в детском саду: Книга для воспитателей детского сада. — М.: Просвещение, 2001. 208 с., 8 л. ил.
- Николаева С. Н. Юный эколог. Программа экологического воспитания дошкольников. — М.: Мозаика-синтез, 2002. 128 с.

Николаева С. Н. Типовая модель экологического воспитания / Журнал «Управление ДОУ», № 4, 2004.

Пономарева О. Г. Экомост. Сборник методических разработок по экологии для дошкольного возраста. — Кировград: Висимский государственный заповедник, 2004. 60 с.

Урунтаева Г. А. Дошкольная психология. — М.: Академия, 1996. 336 с.

Экологическое воспитание дошкольников: Практическое пособие / Под ред. Л. Н. Прохоровой. — М.: АРКТИ, 2003. 72 с.

Экополис: Программа экологического образования в период детства / Автор И. Р. Колтунова. — Екатеринбург: Научно-методический Центр Проблем Детства, 1996. 78 с.

## Акция «Марш парков»: поддержка заповедных территорий

Г. Ю. Пахальчак <sup>1</sup>, Л. В. Струкова <sup>2</sup>, Е. Е. Горчакова <sup>2</sup>

<sup>1</sup> – Министерство природных ресурсов Свердловской области

<sup>2</sup> – Центр экологического обучения и информации, [ceti@mail.e-burg.ru](mailto:ceti@mail.e-burg.ru)

Особо охраняемые природные территории (ООПТ) относятся к объектам общенационального достояния и служат для их сохранения и изучения естественных процессов, происходящих в неизменной или малоизмененной природной среде.

В Свердловской области все особо охраняемые природные территории образуют единую систему, призванную обеспечить сохранение уникальных природных сообществ и экологического равновесия. В системе ООПТ федерального подчинения имеется два государственных природных заповедника (биосферный «Висимский» и «Денежкин Камень») и национальный парк «Припышминские боры». Кроме того, организовано три ООПТ областного подчинения — минералогический заказник «Режевской», природные парки «Оленьи ручьи» и «Река Чусовая». Также существует сеть памятников природы, генетических резерватов, заказников, ботанических садов и лесопарков.

Одной из задач ООПТ является проведение работы по экологическому просвещению, пропаганда экологических знаний. Используя собственные ресурсы и опираясь на государственную поддержку, ООПТ осуществляют большой объем работы с населением. Одной из форм такой работы является проведение ежегодной массовой экологической акции «Марш парков», которая является частью международного движения в поддержку системы ООПТ.

Первый «Марш парков» был проведен в США в 1990 году по инициативе «Ассоциации национальных парков и охраны природы». Его задачами являлось привлечение внимания общественности к охраняемым территориям как к уникальной части национального достояния и мирового наследия, привлечение средств для их поддержки, повышение уровня экологической культуры населения.

С тех пор во многих странах в рамках акции «Марш парков» проводятся экологические митинги, собираются средства для поддержки деятель-

ности особо охраняемых природных территорий, проводятся субботники и экологические десанты, проходят встречи неравнодушных к природе людей, выставки рисунков и плакатов.

Начиная с 1996 года, Висимский заповедник включился в проведение этой экологической акции. Он инициировал и координировал действия по ее проведению в городах Горнозаводского Урала с использованием собственного опыта и потенциала системы дополнительного образования региона. Проводились лекции, экскурсии, Дни открытых дверей в Музее природы, творческие конкурсы, обучающие игры, телевизионные передачи.

С 2000 года в Свердловской области «Марш парков» по инициативе Висимского заповедника и других ООПТ федерального подчинения стал проводится как областная акция. После того, как такая идея была поддержана Свердловской Областной Думой и Губернатором, Правительством области было принято Постановление «О проведении акции Марш парков в Свердловской области», как элемента системы мероприятий областной целевой программы «Совершенствование экологического образования в Свердловской области на 1999–2003 годы». В дальнейшем было принято аналогичное решение до 2015 года.

Министерство природных ресурсов Свердловской области уже шесть лет оказывает организационную и финансовую поддержку «Маршу парков». Координатором по проведению акции определена Свердловская областная общественная организация «Центр экологического обучения и информации» (Екатеринбург).

Проведение «Марша парков» тщательно готовится. Осенью проводится совещание оргкомитета, на котором разрабатываются положения о конкурсах, намечается жюри, осуществляется контроль за реализацией проекта. В состав оргкомитета входят представители Висимского заповедника, национального парка «Припышминские боры», природного парка «Оленьи ручьи», Министерства природных ресурсов и Министерства



общего и профессионального образования Свердловской области, Управления Росприроднадзора по Свердловской области, экологического отделения Объединения «Дворец Молодежи», Центра экологического обучения и информации.

В акции активно участвуют дошкольные образовательные учреждения, общеобразовательные школы, детские дома творчества, станции юных натуралистов, экологические клубы и т.д. почти из всех Муниципальных Образований Свердловской области. Ежегодно во всех управленческих округах проводятся мероприятия «Марш парков» в защиту и поддержку особо охраняемых природных территорий в несколько этапов:

- по школам и по муниципальным образованиям (предварительные туры);
- по управленческим округам (отборочные туры в областной финал);
- финальное мероприятие акции, посвященное Дню Земли (22 апреля).

Мероприятия, посвященные особо охраняемым природным территориям города, страны, мира планируются самостоятельно через систему образования в школах, муниципальных образованиях и управленческих округах. Это практические дела по уборке территории в ботанических садах, парках и скверах, экскурсии на природу, показы фильмов о природе, в том числе по телевидению, встречи в визит-центрах, экологические акции и т.д. Проводятся также различные детские мероприятия: экологические игры, викторины, творческие конкурсы и конференции, специальные уроки в школах и т.д.

На протяжении всего года юные защитники природы проводят природоохранные мероприятия на территории особо охраняемых природных территорий, а также парков и скверов в своих городах и селах. Ребята изучают природу родного края, знакомятся с ее заповедными уголками, помогают в обустройстве экологических троп, посадке растений, поддерживают чистоту в парках.

В рамках акции проходят конкурсы рисунков, сказок, стихотворений на тему охраны природы, пропаганды бережного и разумного отношения к ней человека, красоты мест родного Урала и его культурных традиций. Ребята, которые на протяжении года работали на территории ООПТ, парков и скверов в своих городах и поселках, участвуют в конкурсе на лучший отчет о природоохранной деятельности. Для тех, у кого есть идеи о том, как сохранить и приумножить красоту заповедных мест, городских парков или своих дворов, проводится конкурс на лучший проект по созданию, сохранению и развитию сети ООПТ. Ежегодно в таких конкурсах принимает участие более 800 ребят со всех уголков Свердловской области.

Награждение победителей проходит в Министерстве природных ресурсов Свердловской

области. Ежегодно разрабатывается макет символики «Марш парков», который сопровождает все призы, сувениры, подарки. Грамотам, благодарственными письмами и подарками награждается более двухсот детей и преподавателей. Во время торжественной части перед ребятами выступают представители Министерства природных ресурсов, Министерства образования Свердловской области, руководители и сотрудники особо охраняемых природных территорий и Свердловского областного краеведческого музея. В качестве призов от ООПТ школам, детским клубам, командам вручаются буклеты, календари, альбомы, брошюры, специальная литература изданная ООПТ.

Для участия в финале акции «Марш парков» каждый управленческий округ Свердловской области представляет команду-победительницу отборочных соревнований. Лучшие команды от каждого округа попадают на финальный экологический фестиваль, который проходит удивительно ярко, весело и в полной мере демонстрирует, насколько подрастающее поколение равнодушно относится к родной природе, и как велико стремление ребят знать, как можно больше об окружаем мире, и жить с ним в гармонии.

Традиционно, город, в котором проходит заключительный фестиваль, выбирается в разных управленческих округах области. Финалы проходили в городах: Екатеринбург — 2000 год, Нижний Тагил — 2001 год, Верхняя Пышма — 2002 год, Асбест — 2003 год, Талица — 2004 год, Кировград — 2005 год, Ревда — 2006 год. Это позволяет участникам и организаторам фестиваля ближе познакомиться, узнать о проблемах охраны природы, путях их разрешения.

Сегодня «Марш парков» стал по-настоящему массовой экологической акцией в Свердловской области. В рамках «Марша парков» ведется важная работа по воспитанию подрастающего поколения в духе бережного отношения к природе, друг к другу, любви к Родине.

Уверены, что благодаря проведению «Марша парков» заповедники, национальные парки и другие ООПТ станут предметом гордости и заботы населения, потому что эта акция предоставляет возможность каждому человеку открыть для себя уникальную часть национального природного достояния и своими действиями внести свой личный вклад в их развитие.

Выражаем благодарность руководству всех ООПТ Свердловской области за активное участие в мероприятиях акции «Марш парков», неравнодушное отношение к делу охраны природы, экологическое воспитание населения, вовлечение молодежи в природоохранную деятельность и надеемся, что это движение получит поддержку со стороны других государственных, некоммерческих и коммерческих структур.

## Анкетирование участников Российского студенческого экологического семинара

А. С. Мишин

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

В Свердловской области 23 июня 2006 года на базе спортивно-оздоровительного комплекса Уральского государственного политехнического университета (УГТУ-УПИ) прошел очередной Российский студенческий экологический семинар. Его проводит Центр экологического обучения и информации (г. Екатеринбург), при поддержке Министерства природных ресурсов и Комитета по делам молодежи областного Правительства.

Традиционно в семинаре принимает участие представитель Висимского заповедника с докладом. В этом году, кроме того, прошел круглый стол по теме «Особо охраняемые природные территории» (ООПТ). В работе этого круглого стола изъявили желание участвовать 21 студент из 100 участников семинара.

Заповедник проводил анкетирование среди студентов первый раз. Анкета разработана не специалистом по проведению опросов. Поэтому и анкета, и результаты могут трактоваться только на уровне тенденций. Вопросы можно разбить на три группы. Первая это наличие элементарных знаний по заповедному делу — первые пять вопросов. Вторая (с 6 по 9 вопросы) — касается непосредственно процесса обучения в ВУЗе: личное знакомство с ООПТ, наличие специального курса, отношение к заповедникам и первоисточники. Третья группа включает всего два вопроса 10 и 11, которые касаются охраны природы в целом, частью которого является заповедное дело. Эти вопросы могут оказаться достаточно сложными и для работников заповедников (Мишин, Семенов 2001).

**Анкета** участника опроса выглядела следующим образом.

ФИО

Область

ВУЗ, факультет, курс

1. Название первого официального заповедника России.
2. Кто сформулировал современные представления о заповедниках и открыл первый в России неофициальный заповедник?
3. Основные функции заповедников.
4. Основные функции национальных парков.
5. Назовите особо охраняемые территории Свердловской области.
6. Проходили ли Вы практику в заповеднике, каком?
7. Читают ли у Вас в ВУЗе курс о заповедниках?
8. Хотели бы Вы больше знать о заповедниках?
9. Ваши основные источники информации о заповедниках.

10. Ваше видение сохранения природы с позиций промышленной экологии.

11. Охрана природы с точки зрения биологии.

**Участники.** Анкеты заполнили студенты из 12 высших учебных заведений, расположенных в 10 субъектах РФ:

Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет (Казань), географический факультет — 2 человека;

Ижевский государственный технический университет, теплотехнический факультет — 1 человек;

Алтайский государственный аграрный университет (Барнаул), зооинженерный факультет — 1 человек;

Вологодский государственный педагогический университет, естественно-географический факультет — 2 человека;

Братский государственный университет (Иркутская область), естественно-научный факультет — 2 человека;

Новокузнецкий филиал — институт Кемеровского государственного университета (Новокузнецк), географо-биологический факультет — 1 человек;

Волжский государственный инженерно-педагогический университет (Нижний Новгород), социально-экономический факультет — 1 человек;

Уральский государственный педагогический университет (Екатеринбург), географо-биологический факультет — 2 человека;

Уральский государственный технический университет (Екатеринбург), химико-технологический факультет — 5 человек;

Уральский государственный экономический университет (Екатеринбург), экономический факультет — 2 человека;

Ишимский государственный педагогический институт им. П. П. Ершова (Тюменская область), географо-биологический факультет — 1 человек;

Челябинский государственный педагогический университет, естественно-технологический факультет — 1 человек.

Из них закончили: 1 курс — 3; 2 курс — 3; 3 курс — 10; 4 курс — 5 человек. Состав студентов каждый год меняется, поэтому проследить влияние предыдущих семинаров не представляется возможным. Всего обработана 21 анкета.

**Ответы.** Распределение ответов на вопросы анкеты представлены в таблице.

### Ответы на вопросы анкеты

| Номер вопроса | Ответы (единиц)  |              |          |         |
|---------------|--|--------------|----------|---------|
|               | Правильный   | Неправильный | Неполный | Не знаю |
| 1             | 0  | 6            | 0        | 15      |
| 2             | 0  | 3            | 0        | 18      |
| 3             | 0  | 0            | 18       | 3       |
| 4             | 0  | 0            | 17       | 4       |
| 5             | 19   | 0            | 0        | 2       |
| 6             | Три респондента проходили практику в ООПТ, 18 не проходили практику в ООПТ.                          |              |          |         |
| 7             | В 4 ВУЗах читают курс о заповедниках (6 ответов), в остальных 6 ВУЗах не читают (15 ответов).        |              |          |         |
| 8             | Все, опрошенные студенты, хотели бы знать больше о заповедниках.                                     |              |          |         |
| 9             | Первоисточники: литература, лекции, учебные пособия, Интернет, СМИ. 6 человек не ответили на вопрос. |              |          |         |
| 10            | 13   | 1            | 2        | 5       |
| 11            | 8  | 2            | 5        | 6       |
| Итого         | 40   | 12           | 42       | 53      |

Из 147 ответов: правильных — 27%; не правильных — 8%; не полных — 29%; не знаю — 36%.

1. Название первого официального заповедника России.

Правильный ответ — Баргузинский заповедник — не назвал ни один опрошенный. Большинство ответ не знали. Неправильные ответы: Аскания Нова (чаще всего), Беловежская пуца, Астраханский заповедник.

2. Кто сформулировал современные представления о заповедниках и открыл первый в России неофициальный заповедник.

Правильный ответ — В.В. Докучаев — не дал никто. Среди неправильных ответов: Петр 1.

3. Основные функции заповедников.

Правильный ответ: — сохранение, изучение природы и экологическое просвещение. Не ответили на вопрос 3 человека. Остальные 18 дали неполные ответы: «сохранение природы без хозяйственного вмешательства человека; сохранение выпадающих видов из флоры и фауны; сохранение ландшафтов; сохранение девственной природы; сохранение биологического разнообразия; мониторинг редких видов; проведение исследований». Исследования и мониторинг упомянуты по одному разу, в сочетании с сохранением биологического разнообразия. Этот ответ наиболее полный. Экологическое просвещение не упомянуто ни разу.

4. Основные функции национальных парков.

По сравнению с заповедниками меняется порядок функций и добавляется рекреация: — сохранение природы, рекреация, экологическое просвещение, исследования. Не ответили на вопрос 4 человека, остальные дали не полные ответы. Варианты: «сохранение природных территорий; рекреация; сохранение редких видов; сохранение ландшафтов; исследования». Экологическое просвещение также не упомянуто.

5. Назовите особо охраняемые территории Свердловской области.

Наиболее полный ответ: Заповедники Висимский и «Денежкин камень», дендрологические парки г. Екатеринбурга, Чертово городище. В разных ответах эти ООПТ, а также природный парк «Оленьи ручьи» упоминаются неоднократно.

6. Проходили ли Вы практику в заповеднике, каком.

Три студента проходили практику: в национальном парке «Русский север», Ильменском и Керженском заповедниках.

7. Читают ли у Вас в ВУЗе курс о заповедниках.

В четырех ВУЗах из 10 студентам читают курс лекций о заповедниках.

8. Хотели бы Вы больше знать о заповедниках.

Ответ единодушный — да.

9. Ваши основные источники информации о заповедниках.

Ответы: «литература, учебные пособия, друзья, СМИ».

10. Ваше видение сохранения природы с позиций промышленной экологии.

На этот вопрос получено 13, достаточно полных ответа. Их суть сводится к разработке и внедрению безотходных технологий. 5 человек затруднились ответить на вопрос, 1 ответ неправильный, 2 не полных.

11. Охрана природы с точки зрения биологии.

Соотношение ответов в порядке таблицы: 8–2–5–6. Правильные ответы (8) сводятся к формулировке: «Сохранение биосферы, сохранение генетического и биологического разнообразия, устойчивое развитие общества и природы». Неправильные ответы (2): «создание и пополнение Красной книги», «занесение исчезающих видов в Красную книгу». Неполные ответы (5): «сохранение биоразнообразия формированием заповедных территорий», «сохранение биоразнообразия». Остальные 6 человек не ответили на вопрос.

**Предварительные выводы и предложения.**

Провести достаточно серьезный анализ на основании скромного материала не представляет

ся возможным. Частные причины столь скромных ответов. Основная часть студентов обучается по техническому профилю, и у них курс заповедное дело не читается. Курс «заповедное дело» читается на 4 году обучения, а 6 студентов из 4 ВУЗов, где читается названный курс, представлены на семинаре студентами 1, 2 и 3 года обучения.

Общие причины. Первая. В большей степени анкета дает ответ на вопрос об эффективности экологического просвещения, которое проводят сами заповедники, и результативности взаимодействия с ВУЗами. Результат не впечатляет. О недостатках экологического просвещения неоднократно писали сотрудники уральских заповедников (Волков, 2001; Улько, 2001; Лоскутова, 2001 и др.)

Вторая причина. Экологическое просвещение, проводимое заповедниками, не увязано с процессом получения экологического образования, которое должно быть сквозным, начиная с дошкольных учреждений и заканчивая ВУЗами, курсами повышения квалификации. Отрицательную роль, в целом по России, играет отсутствие подготовки специалистов для особо охраняемых природных территорий (Мишин, Козлов, Никольский, 2001).

Третья причина отсутствие единой государственной политики в области охраны природы (Мишин, Панкевич, Семевский, 2005).

Заповедникам и высшим учебным заведениям следует усовершенствовать анкету и продолжить изучение образовательного процесса по дисциплинам «охрана природы» и «заповедное дело» в целях его совершенствования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мишин А. С., Семёнов В. В. Результаты обработки анкет, представленных участниками семинара «Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы» // Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы. Сб. науч. трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 8–16.
- Мишин А. С., Козлов Ю. П., Никольский А. А. О подготовке специалистов особо охраняемых природных территорий. Вестник международного университета дружбы народов. № 5, 2001. С. 60–66.
- Волков, А. М., Габитова А. Т. Эколого-просветительская деятельность: успехи и проблемы, оценки эффективности // Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы. Сб. науч. трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 46–52.
- Улько И. В. Эколого-просветительская деятельность в идейном и практическом применении // Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы. Сб. науч. трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 53–58.
- Лоскутова Н. М. Экопросветительская деятельность в ООПТ Урала // Совершенствование деятельности ООПТ Урала на основе обобщения опыта их работы. Сб. науч. трудов. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 305–318.
- Мишин А. С., Панкевич С. Э., Семевский Ф. Н. Заповедники в России (Подходы к обобщению опыта). — Екатеринбург: «Аналит», 2005. 48 с.

### Обзор рецензий на книгу «Заповедники в России. Подходы к обобщению опыта» (авторы А.С. Мишин, С.Э. Панкевич, Ф.Н. Семевский; Екатеринбург, 2005).

Ю. П. Краснобаев

*Жигулевский заповедник им. И. И. Спрыгина*

Всего поступило 14 отзывов на книгу, два из них опубликованы. Две главы из брошюры, со ссылкой на авторов, целиком перепечатаны в сборнике «Лесоустройство в заповедниках России» (Красноярск, 2005). Авторы отзывов, в основном, работают или работали в заповедниках, и обсуждаемые вопросы им хорошо знакомы. Позитивная оценка содержится во всех отзывах, они близки по смыслу, развивают и дополняют тему. Наиболее яркие из них использованы при подготовке настоящего обзора.

«Название... «Заповедники в России» на первый взгляд очень простое и одновременно брос-

кое, даже амбициозное. Ожидаешь увидеть толстую книгу с приложениями, с огромным списком литературы и, конечно, с графиками и фотографиями. Однако небольшая по объему публикация с текстом на 48 страницах, лишённая ярких фото и других атрибутов издательского искусства, и скромная приписка в скобках — (подходы к обобщению опыта) — заставляют задуматься и внимательнее отнестись к содержанию... Авторы достигли замечательного результата. Они сконцентрировали колоссальный опыт работы и подали его почти в тезисном виде» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

<sup>1</sup> Авторы брошюры «Заповедники в России» в 2006 г. стали лауреатами конкурса МПР РФ «Рациональное природопользование и охрана окружающей среды — стратегия устойчивого развития России в XXI веке».



В брошюре «Заповедное дело рассматривается как составная часть охраны природы, а заповедники — как лидеры природоохранного движения» (Алибаев, Горичев — Южно-Уральский заповедник).

«За последний десяток лет немало написано книг об охране природы и о заповедниках. Часто авторы этих книг — люди далёкие и от практической охраны природы и от работы в заповедниках. Сам по себе взгляд со стороны мог бы быть полезен для совершенствования деятельности заповедников, если бы в той же мере в печати, в СМИ, было представлено мнение людей, профессионально занимающихся охраной природы непосредственно в заповедниках. Однако баланс здесь не в пользу профессионалов» (Возьмитель, Квашнина — заповедник «Денежкин Камень»).

«Авторы, что очень важно, тоже работали и работают в заповедниках, к тому же в разное время и в разных природных зонах и, конечно, имеют четкое практическое знание проблем. Они поднимают вопросы, которые часто отодвигают на задний план, а то и вовсе не ставят. Это вопросы не просто существования заповедников, а их **встроенности в общую жизнь** страны, в народное хозяйство и, безусловно, в мировое сообщество» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Небольшой объём книги делает её доступной для прочтения неспециалистами, во власти которых оказывается судьба многих заповедников, учителями, школьниками. Вместе с тем, книга содержит необходимую и вполне достаточную информацию для понимания современного состояния заповедников.... В книге присутствует исторический аспект, необходимый для осознания современной ситуации» (Возьмитель, Квашнина — заповедник «Денежкин Камень»).

«В главе «Условия становления» указаны предпосылки возникновения заповедников, авторами убедительно показано, что возникновение заповедников в России тесным образом связано с национальными традициями, особенностями ведения сельского и лесного хозяйства, даже «особенностями национальной охоты» (Алибаев, Горичев — Южно-Уральский заповедник).

«Авторами сделана весьма интересная попытка разностороннего рассмотрения заповедника как территории и как организации. Показано, что заповедники, взятые вместе с другими существующими в России ООПТ «не могут служить гарантией сохранения биологического разнообразия, поддержания биосферных процессов, поскольку они удалены на значительные расстояния друг от друга, а их площадь составляет около 2% территории России». Из чего вполне логично формулируют дополнительные меры по обеспечению охраны природы, в частности, по коренной оптимизации системы ведения лесного хозяйства страны в соответствии с предлагаемой схемой ор-

ганизации природно-заповедного фонда...» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«Анализируя деятельность заповедника, как учреждения, авторы справедливо указывают на непреходящую ее сущность, покоящуюся на «трех китах»: охрана, изучение и экологическое просвещение. При этом указывается на опасность вовлечения заповедников в туристический бизнес.... Разбирается в рецензируемой брошюре и вопрос о критериях оценки работы отдельного заповедника, указывается на определенную ущербность существующей системы оценок, опирающейся на формальные показатели. Большое внимание авторами уделено формулированию социальной значимости системы ООПТ» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«... настоящей оценки заповедников России и их деятельности еще нет. Авторы ... в отдельной главе подтверждают эту мысль. Они считают, что оценку ООПТ надо проводить не с узких позиций, а с позиций такого понятия, как национальная безопасность. Заповедный фонд России является таким же национальным достоянием, как, например, картинные галереи, архитектурные сооружения и др. ... авторы совершенно справедливо подчеркивают, что заповедные территории не потеряны для народного хозяйства, они — основной капитал, «который хороший хозяин никогда не потратит». (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«В книге проходит, как говорится «красной линией», мысль, что заповедники такие же организации, как и другие, где люди хотят жить и работать нормально. Но одновременно это все-таки особые учреждения, которые стоят на переднем крае охраны (скорее именно сохранения) природы, и если они не будут иметь серьезную поддержку, то это принесет нашему государству, народу и всему мировому сообществу невосполнимый вред и огромные проблемы. Пока что Россия — это, действительно, «единственная страна, вставшая на путь сохранения дикой природы ... путем создания заповедников без особой сиюминутной выгоды» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Особый интерес представляет раздел, посвященный организации природно-заповедного фонда (в терминологии Экологической Доктрины РФ). Здесь, основное внимание авторов обращено на ведение лесного хозяйства... Рекомендации их разумны и убедительны, но очень сомнительно, чтобы они были услышаны властью имущими...» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«... раздел «Партнеры» — это прямо пособие для руководства и не только молодым директорам» (Мегалинский — Печоро-Илычский заповедник).

«Интересен также обзор сотрудничества заповедника с различными партнерами от местного населения до международных связей. Вполне справедливо указывается на весьма фрагментарные ус-

пехи заповедников по участию в программе МАВ (Человек и биосфера) и недостаточное вовлечение российских заповедников во Всемирную сеть биосферных резерватов. Трудно не согласиться и с таким тезисом: «По своей сути заповедники России являются биосферными резерватами, хотя не все они имеют официальный статус» (биосферных заповедников) (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«В последние годы наблюдается кризис системы государственного управления заповедниками и национальными парками. Тем самым является весьма актуальным выход книги «Заповедники в России» (Алибаев, Горичев — Южно-Уральский заповедник).

«... дана вполне объективная картина развала системы управления заповедниками в последнее десятилетие. Скрупулезно обозначены обстоятельства, обусловившие погружение нашего общества в «идеологический вакуум в области охраны природы». Это, в основном, связано с социально-экономическими причинами, но немаловажную роль играет и «отсутствие единой международной и национальной политики в области охраны природы» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«Авторы публикации справедливо констатируют это положение и предлагают «создать отсутствующую вертикаль управления». Действительно, наверху по существу **нет органа, который управлял бы ООПТ**, защищал бы заповедники и заповедных людей, решал бы проблемы в соответствии с конкретными задачами» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Последний раздел брошюры посвящен состоянию финансирования заповедников. На конкретных примерах авторы демонстрируют ее вопиющие недостатки и формулируют подходы к их устранению» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«Не обсуждая раздел в целом, можно заметить, что не только студенты не будут возвращаться на работу в заповедники, но и последние кадры либо уйдут, либо уже вымрут. Годами не проводить капитального строительства, ремонта ни производственных, ни жилых помещений?... Как это расценивать? Это — управление, поддержка? Или это — выживание?» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Обобщение теоретического наследия по заповедному делу будет способствовать успешному развитию творческой деятельности работников наших заповедников. Приведенный в книге фактический материал позволяет заключить, что заповедное дело имеет собственный объект исследований, свои специфические цели и задачи, имеет право на собственную теорию и методологию. Природные комплексы заповедников, рассмотренные в целом в связи с окружающей территорией, могут считаться первоосновой целостной системы опорных станций биосферной службы» (Бойченко —

Байкальский заповедник). В тоже время, «...подготовкой кадров для ООПТ не занимается никто. И отрасль никогда не станет настоящей отраслью, если не будет иметь свои кадры» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Брошюра написана в логической последовательности, научно-популярным языком, что делает ее доступной для широких слоев населения. Вместе с тем она может быть рекомендована... как учебное пособие для студентов при освоении дисциплины «Заповедное дело», которая преподается ...» в ряде ВУЗов страны (Дворникова — Вятская государственная сельскохозяйственная академия).

«Как часто бывает, недостатки книги есть продолжение ее достоинств. Несмотря на доступность изложения, она все-таки остается изданием для специалистов.... Хотелось бы видеть издания, написанные на столь же высоком профессиональном уровне, которые были бы школьному учителю, родителю необходимы...» (Прокудин, учитель биологии Московской государственной пятидесят седьмой школы).

«Разумеется, рассматриваемая работа не лишена и некоторых недостатков. Можно было бы указать на наличие некоторых стилистических дефектов, или посетовать на недостаточную всесторонность охвата всех проблем работы заповедников на современном этапе. В частности, лишь вскользь упомянуто важное для Висимского заповедника решение о «переносе центральной усадьбы из п. Висим в г. Кировоград». Таким путем снимаются проблемы обеспечения быта сотрудников заповедника, облегчается решение кадровых вопросов. Но в результате теряется и специфичность научных исследований заповедника, обусловленная непрерывным контактом исследователя с природой заповедника. Было бы полезным осветить вопрос о кооперировании ООПТ различного ранга и других организаций в деле организации новых биосферных резерватов» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

«Обсуждать можно каждое положение. Можно добавить, можно навести критику, но суть не изменится. Ситуация тревожная и требует вмешательства государства, чтобы сохранить эту уникальную систему. Кто услышит это? Во всяком случае, авторы этой книги попытались обратить внимание на сложную и важную проблему» (Макарова — заповедник «Пасвик»).

«Писать книги «о себе» — занятие не благодарное. Хочется выразить авторам книги благодарность за то, что они нашли в себе силы и возможности, время проанализировать ситуацию и изложить её в простой и доступной форме» (Возьмитель, Квашнина — заповедник «Денежкин Камень»).

«... согласны с авторами ..., что понимание объективной необходимости существования системы заповедников и других категорий ООПТ является одним из важных отличительных при-

знаков Человека разумного» (Алибаев, Горичев — Южно-Уральский заповедник).

«... работа действительно хорошая и главное, очень нужная и своевременная... Ведь угроза потери государственного статуса для заповедников сейчас весьма реальна». Правильно отмечено, «... что у общества есть желание сохранять дикую природу». Но противостоять «ползучему» разрушению заповедной системы оно пока не может из-за слабой консолидации и отсутствия должного опыта. Это должны делать профессионалы, но их на это нужно подвигнуть» (Мегалинский — Печоро-Илычский заповедник).

«... следует подчеркнуть, что публикация этой актуальной и полезной книги весьма своевременна, и представляет для многих специалистов заповедного дела очень ценный материал для размышлений и действий...» (Бойченко — Байкальский заповедник).

«Однако не будем забывать, что рецензируемая работа не претендует на роль всеобъемлющей монографии, а всего лишь предлагает читателям обзор подходов к обобщению опыта работы заповедников. С этой задачей авторы успешно справились» (Краснобаев, Кудинов — Жигулевский заповедник).

### **Предложения к Резолюции научной конференции «Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике» 2–3 октября 2006 г.**

**В.Н.Большаков<sup>1</sup>, А.С.Мишин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> – *Институт экологии растений и животных УрО РАН Vladimir.bolsyakov@ipae.uran.ru*

<sup>2</sup> – *Висимский государственный природный заповедник visim@krv.ekt.usi.ru*

Экологические исследования играют ключевую роль в жизни заповедников, поскольку их результаты служат фундаментом для работы отделов охраны и экологического просвещения, а также важны для всего общества при формировании природно-заповедного фонда – основы устойчивого развития.

Принципы заповедного дела: сохранение природы ради самой природы, изучение и мониторинг процессов в природе впервые сформулированы в конце 19 века профессором В.В.Докучаевым и остаются неизменными до сих пор. Не менее важно, что В.В.Докучаев организовал первый, в современном понимании, неофициальный заповедник в Деркульской степи. Среди ученых мирового уровня, участвовавших в организации заповедников и их исследовании, Г.А.Кожевников, И.П.Бородин, В.Н.Сукачев, Г.Ф.Морозов и многие другие.

Первый официальный заповедник России - Баргузинский был учрежден 29 декабря 1916 года (по старому стилю) и положил начало системе, в которую сейчас входит 101 заповедник. Заповедники являются частью природного и культурного наследия, в котором формировались народы России и предстоит жить будущим поколениям.

Многолетнему изучению природы Висимского заповедника посвящен юбилейный сборник, в подготовке статей которого участвовали 60 авторов. Среди них: 9 сотрудников заповедника, 27 сотрудников Уральского отделения РАН, 24 сотрудника из других отделений РАН, высших учебных заведений, государственных учреждений и неправительственных организаций. Всего 51 статья, среди них 12 совместных работ сотрудников заповедника и ученых разных институтов.

Это свидетельство правильности выбора территории для организации заповедника, развитых научных связей, непроходящем интересе к изучению природы Висимского заповедника, успехах сотрудников и наших партнеров. Поэтому юбилейная конференция, посвященная 90-летию заповедного дела в России и 35-летию Висимского биосферного заповедника, проводится совместно с Институтом экологии растений и животных УрО РАН.

Следует отметить, что разработки практических мер по сохранению природы в заповедниках далеки от современных потребностей.

Основными причинами отставания являются:

1. Отсутствие единой государственной политики охраны природы.
2. Отсутствие координации исследований со стороны руководства заповедным делом.
3. Ликвидация комиссии по заповедному делу академии наук в конце 20 века.
4. Слабая материальная база заповедников и неупкомплектованность кадрами.
5. Фрагментарное изучение сопредельных территорий, что не дает возможности сравнивать заповедные территории с ландшафтами, измененными антропогенной деятельностью.

Главной задачей заповедников, академических институтов и учебных заведений следует считать организацию и проведение сопряженных исследований биоты заповедников и окружающих территорий. К важнейшим направлениям изучения относятся:

1. Космический, авиационный и наземный мониторинг заповедников и сопредельных территорий.

2. Изучение влияния промышленных выбросов на биоту заповедников, идентификация источников загрязнений.
3. Изучение механизмов регуляции биоты заповедников и сопредельных территорий.
4. Исследование и обобщение материалов по модельным заповедникам в регионах с разной степенью нарушенности природных систем.
5. Изучение ветровалов в историческом и географическом аспектах, с целью установления связи между антропогенными нарушениями ландшафтов и изменениями климата.
6. Широкое внедрение ГИС технологий в заповедники.
7. Разработка рекомендаций по созданию в субъектах РФ элементов природно-заповедного

фонда для поддержания природных процессов в режиме естественной регуляции, как одной из важнейших составляющих социальной и демографической политики Российской Федерации.

Участники конференции обращаются к органам власти субъектов Российской Федерации, федеральных округов, Министерству природных ресурсов РФ, Федеральной службе по надзору в сфере природопользования с призывом предпринять необходимые усилия для поддержки экологических исследований в заповедниках, комплектования кадрами, укрепления материальной базы, усиления охраны и организации экологического просвещения.



# ИССЛЕДОВАНИЯ БИОТЫ ЗАПОВЕДНИКА

## Влияние штормовых ветров на леса заповедников Урала

Ю. М. Алесенков<sup>1</sup>, А. С. Мишин<sup>2</sup>, А. А. Успин<sup>3</sup>, А. Б. Якушев<sup>4</sup>

<sup>1</sup> — Ботанический сад УрО РАН

<sup>2</sup> — Висимский государственный природный заповедник, [visim@krv.ekt.usi.ru](mailto:visim@krv.ekt.usi.ru)

<sup>3</sup> — Институт глобального климата и экологии (Москва)

<sup>4</sup> — Печоро-Илычский государственный природный заповедник

Лесные экосистемы регулярно испытывают воздействие штормовых ветров, в результате которых случаются ветровалы. Обычно, ветровалы рассматривают как стихийное бедствие, наносящее материальный ущерб.

Разрушения, наносимые ветром лесным экосистемам, весьма значительны, поэтому большое число работ посвящено непосредственной характеристике масштабов ущерба, в первую очередь для лесного хозяйства (Дамберг, 1916; Правдин, 1931; Тимофеев, 1947; Мелехов, 1980; Рожков, Козак, 1989 и др.). Достаточно много работ посвящено другим сторонам воздействия штормового ветра (Турков, 1979; Скворцова и др., 1983; Schopenberger и др. 1992; Васнев, Таргульян, 1995; Алесенков и др., 1998; Беляева, 1998; Сибгатулин, 2000 и др.), в частности, характеру повреждений леса и анализу погоды (Мишин, 1996, 2002; Успин, 2000; и др.).

В последних работах интерес представляет «экологическая составляющая» феномена ветровала — факторов, которые усиливают воздействие ветра, — главного разрушающего агента лесных экосистем. Установить причинно следственные связи аномалии погоды с «экологической составляющей» трудно. Видимо, этим объясняется то, что таких связей выявлено немного.

Эволюция растительных сообществ, их адаптация к изменениям климата, погоды проходили одновременно и, поэтому они «привычны» друг к другу. Леса приспособлены к воздействию ветров, но и ослабляют их силу. Штормовые ветра постоянно испытывают на прочность, как лесные сообщества, так и отдельные деревья, «проверяя» прочность ствола, ветвей, соответствие размеров кроны корневой системе и почвенным условиям. Приспособленность лесных биоценозов к ветровым нагрузкам не абсолютна и проявляется при экстремальных нагрузках.

К примеру, 22 октября 1973 г., при штормовом ветре до 24 м/сек, в Висимском заповеднике на площади нескольких сотнях гектаров отмечен отпад деревьев (в среднем 8 % по запасу), который рассматривается как явление естественное, закономерное и положительное (Турков, 1979). В таких

случаях в лесу происходит постепенная смена поколений и складывается адекватная воздействию ветра возрастная структура, которая является одним из факторов стабильности лесных сообществ.

Реже в этот процесс вмешиваются более мощные погодные факторы, или их сочетания, которые усиливаются антропогенными изменениями лесных ландшафтов, и тогда естественный процесс смены поколений многократно ускоряется, и превращается в смену сообществ.

Так, повреждения леса от снежной бури 6 июня 1995 года в Свердловской области оцениваются, как минимум, в 100 млн. кубометров на площади более 300 тысяч га. Можно полагать, что в первые 2–3 года после ветровала, только треть этой древесины была заготовлена и вывезена. Дальнейшая разработка ветровалов теряет смысл из-за потери качества древесины. При этом затраты на разработку ветровалов на 30–50 % выше, чем при обычной заготовке леса.

Кроме упомянутых, на Урале известны сплошные локальные ветровалы. В северо-западной части охранной зоны Висимского заповедника в 1978 году обнаружен ветровал, площадью до 1 га, 5–10 летней давности. Или аналогичные ветровалы, обнаруженные в Печоро-Илычском заповеднике в кварталах 897–900 (урочище Желоба) в 1993 и 2004 годах.

Причины локальных ветровалов не ясны и, скорее всего, связаны с местным неустойчивым состоянием атмосферы, или другими факторами. Такие ветровалы, и даже более крупные, не удается выявить по данным метеослужбы и установить дату события, поскольку станции не могут зафиксировать отклонения погоды на удалении в 20–30 км. Чаще их отмечают случайно. При лесоустроительной дешифровке аэрофотоснимков, они не всегда выделяются в таксационном описании, тем более что лесоустройство в заповедниках проводится не регулярно. Последнее лесоустройство Печоро-Илычского заповедника проведено в 1978 году, а лесоустройство в Вишерском заповеднике проводится через 15 лет после организации. Между вторым и третьим лесоустройством Висимского заповедника также прошло 15 лет.

В то же время информация о ветровалах важна для мониторинга состояния леса.

В работе приводятся сведения по ветровалам за 30 лет, выявленным в Висимском, Вишерском и Печоро-Илычском заповедниках в Свердловской, Пермской областях, республике Коми соответственно.

При подготовке работы использованы: свидетельства очевидцев, данные визуального и аэровизуального обследования, материалы метеорологических станций, маршрутные и стационарные наблюдения за постветровальной динамикой лесной растительности, а по Висимскому и Вишерскому заповедникам космические снимки.

#### ВЕТРОВАЛ В ВИСИМСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Наиболее полные материалы по ветровалу 1995 года собраны для Висимского заповедника и его охранной зоны. Снежная буря прошла 6 июня и для реконструкции картины использованы все упомянутые выше возможности. Обследование проведено в 1995 и 1996 гг. при финансовой поддержке правительства Свердловской области

Удару стихии подверглись от 1 до 2 млн. га лесов 8 государственных лесхозов. Площадь определяется ориентировочно, поскольку проявления стихии в эпицентре и на периферии, а также в зависимости от возраста леса существенно различаются. В эту площадь вошли леса заповедника, расположенные в низкогорной части Среднего Урала, и куда пришелся эпицентр разрушений. По данным управления лесного хозяйства Свердловской области, больше всего пострадали перестойные, спелые и приспевающие леса на площади более 300 тыс. гектаров. Смешанные средневозрастные леса и молодняки пострадали меньше.

В течение нескольких недель до 6 июня 1995 года в Свердловской области наблюдалась сухая жаркая погода и гидрометеослужба не выдавала штормового предупреждения. В ночь с 5 на 6 июня в Кировграде пошел дождь, который при продолжающемся понижении температуры перешел в обильный мокрый снег с одновременным усилением ветра северо-восточного направления.

На космическом снимке на этот день видно, что от мощного циклона, пришедшего с северо-запада, в районе Екатеринбурга отделился частный циклон с направлением движения на северо-восток, где в это время располагался обширный, малоподвижный Таймырский антициклон. Завихрение, столкнувшись с антициклоном, продолжило движение в юго-западном направлении, в зону пониженного атмосферного давления, образовавшуюся после прохождения холодного фронта. Скорость ветра в районе метеостанции «Висим» достигла штормовой отметки — 26 м/с, температура воздуха понизилась до 0°C и, дождь перешел

в обильный снегопад. Установился временный снежный покров высотой 13–26 см, сохранявшийся до трех суток. В заповеднике высота снежного покрова в квартале 46 составила 50 см.

По данным управления гидрометеослужбы Свердловской области летние снегопады на Урале происходят один раз в 15–20 лет, вызывая снеголом отдельных деревьев. Обильный летний снегопад метеорологи относят к аномальным явлениям (Успин, 2000).

Снег имел рыхло-водяную структуру, и началось его налипание. Величина отложений мокрого снега на проводах гололедного станка по данным метеостанции «Висим» достигла 190 мм. Такая величина отмечена впервые за все время наблюдений (Успин, 2000). Отложения мокрого снега на деревьях будут превышать данные метеостанций из-за особенностей строения кроны. Забитая снегом крона становится мало продуваемой и настолько тяжелой, что при раскачивании попадает в резонанс с порывами ветра, и стволы испытывают перегрузку на излом и обламываются или дерево вываливается, если не развита корневая система.

Для сплошного массива лесов Висимского заповедника проявления аномальных факторов погоды усугубились его отличием от окружающей территории, естественные ландшафты которой были нарушены сплошными и выборочными рубками. Охранная зона заповедника площадью 66,1 тысяч га оставалась сырьевой базой нескольких леспромхозов и интенсивно вырубалась. О масштабах рубки леса южнее заповедника можно судить по площади молодняков и культур — около 12000 га из 19990 га, принятых в состав заповедника в 2001 году (Мишин и др., 2005). Примерно такое же соотношение вырубок, молодняков и спелого леса наблюдается в северной и западной части охранной зоны.

Исследования метеорологов показывают, что над относительно однородной территорией изменения ветрового режима и распределение осадков происходят плавно, в отличие от ландшафтов, нарушенных рубками. Ветровые потоки, набрав ускорение на обширных, прилегающих к территории заповедника вырубках, в условиях гористой местности, поступив в зону первобытной тайги, приобретали неупорядоченное движение, и порывы ветра в отдельных направлениях значительно превышали средние значения. Отмечены крупные березы, буквально открученные выше комля ветровыми потоками, что говорит о громадной силе вихрей. А неподалеку, в западной равнинной части в пихто-ельниках полосы поваленных деревьев чередуются с полосами сохранившегося леса, что свидетельствует об ослаблении силы ветра спелыми насаждениями в приземном слое.

Характерны особенности повреждений. В целом березняки пострадали меньше, чем ельники.

В смешанных еловых выделах с березой во втором ярусе вершины елей были обломаны на высоте второго яруса. На переувлажненных почвах в квартале 41 отмечен 100% вывал в чистых сосняках. В то же время, в сложных по составу участках, перестойные крупные кедры и сосны возрастом более 150 лет устояли и не вывалились в последующем.

На вершинах гор Пахомиха и Б. Сутук (700 м. над у. м.) древостой хорошо сохранился, зато ниже по склонам и на более низких вершинах сильно пострадал. Предполагается, что на вершинах температура воздуха была ниже и, налипания снега на кроны не было, а одной скорости ветра было недостаточно для разрушения леса. Отчасти это может быть связано с приспособленностью леса на вершинах к повышенным ветровым нагрузкам. В охранной зоне сильно пострадали участки, где были проведены выборочные санитарные рубки.

В последующие десять лет проходило перестроение древостоев. Усыхали и вываливались крупные деревья, корневая система которых была повреждена в результате сильного раскачивания перегруженных мокрым снегом деревьев, повлекшего обрывы корней. Большинство елей с обломанными вершинами засохли, хотя и остались стоять.

Следует отметить, что обильный снегопад начался южнее г. Серова (Успин, 2000), где разрушений леса не наблюдалось, т.к. там была ниже температура, и налипания снега не было. Стихия сделала «шаг» длиной в 200 км и в районе Нижнего Тагила развернулась во всю свою мощь. Редкое сочетание четырех явлений, нехарактерных для летнего сезона: штормового ветра, снегопада, обильного снегопада и отложения мокрого снега, вместе с ландшафтными особенностями, привели к катастрофическим последствиям для лесных экосистем на огромной территории, включая заповедник.

Возможно, над Нижним Тагилом атмосфера была насыщена ядрами конденсации от промышленных выбросов, что усилило интенсивность выпадения осадков, а температурный режим и ветер привели к рекордному налипанию снега в кронах. В ста километрах южнее Нижнего Тагила было теплее, вместо снега шел дождь, и разрушения леса здесь не отмечено.

В 1998 году в заповеднике по ветровалу прошел пожар от сухой грозы, охвативший более 1500 га. С момента организации в 1971 году, это был первый пожар в заповеднике. В этот год леса южной части Свердловской области сильно пострадали от пожаров из-за засухи.

#### ВЕТРОВАЛЫ В ВИШЕРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

В 1999–2000 гг. в Вишерском заповеднике (расположен на западном склоне Урала на 500 км севернее Висимского заповедника) проведено

натурное обследование ветровала, произошедшего в северной части Пермской области 7 июня 1975 года на общей площади свыше 260 тыс. га, а запас поврежденного леса превысил 22 млн. кубометров. Поврежденные леса имели вытянутую в широтном направлении конфигурацию длиной до 150 и шириной до 20–50 км. (Рожков, Козак, 1984). При организации Вишерского заповедника в 1991 году часть ветровалов вошла в его состав.

Анализ космических снимков показал, что разрушение древесного полога массива темнохвойной тайги имеет характер полос разрушенного, мало разрушенного и совсем не пострадавшего леса. Направление падения стволов запад-восток.

Логично предположить, что в данном случае или лес имел высокую устойчивость к ветровым нагрузкам, или ветер был недостаточно сильным для сплошного вывала. Но в результате взаимодействия с возвышенными элементами рельефа был расчленен на ряд параллельных потоков с более высокой скоростью ветра, что и нашло выражение в постветровальной структуре лесного покрова. Возможно, в таких местах проявился эффект домино, когда падение одного дерева вызывало падение соседнего, и далее целую череду падений и вывал полос леса.

За прошедшие со времени природной катастрофы 25 лет, сохранившиеся структурные части лесных экосистем адаптировались. Прежде всего, это относится к подросту и тонкомеру. На сильно разрушенных участках леса произошли пионерные сукцессии, повлекшие смену пород. В настоящее время, на цветных спектральных снимках полосы сильно разрушенных участков идентифицируются как лиственные молодняки с преобладанием березы и значительным участием ивы, рябины, осины.

Крупный пожар по ветровалам возник в районе р. Лыпя в 1982 году, по прошествии семи лет. Гарь в Вишерском заповеднике восстановилась лиственными видами с преобладанием березы и с небольшим участием осины, ивы и рябины. Среди лиственного молодняка встречаются единичные экземпляры ели и пихты в возрасте 14 лет и моложе, групповые всходы и самосев кедра, что свидетельствует о постепенном формировании коренной лесной растительности взамен пионерных сообществ.

По сообщению директора Вишерского заповедника П.Н. Бахарева в верховьях Вишеры 28 июня 2005 года также произошел ветровал, характеризующийся участками поваленного и сохранившегося леса. В это же время произошел ветровал между городами Красновишерск и Соликамск шириной 5–10 км и протяженностью до 30 км. В обоих случаях направление падения деревьев северо-восточное. Специального обследования этих ветровалов не проводилось.

## ВЕТРОВАЛЫ В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Обзор составлен по опросам сотрудников и отчасти специальных работ.

На территории заповедника, площадью более 721 тысяч га (расположен на 150 км севернее Вишерского заповедника), физически невозможно учесть все ветровальные участки. Поэтому случаи разрушения лесов под влиянием ветра отмечены в доступных и посещаемых районах: вдоль границ заповедника, по берегам рек, на постоянных пробных площадях и маршрутах.

В боровом участке у п. Якша 26 мая 1981 года в квартале 882 отмечен ветровал, который произошел во время сильной грозы. Ветровал представляет полосу шириной около 60 м и длиной 200 м, с падением деревьев в северо-восточном направлении. С корнем вывалена 31 сосна. Состав древостоя на выделе 10С, полнота 0,5, класс возраста третий с единичными деревьями до 160 лет, тип леса — сосняк лишайниковый.

В июле 1993 года в верховьях р. Илыч во время гроз, сопровождавшихся шквальными ветрами, произошел массовый ветровал и бурелом приречных ельников. Особенно сильно пострадали участки от р. Сотчем-Еля до устья р. Лопью в кварталах 254 и 255, а также на сопредельной территории. Направление падения деревьев северо-западное, полосой около 6 км от р. Илыч до горы Эбелиз. Площадь ветровала около 600 га, а сплошной вывал произошел на площади свыше 100 га. Разрушению подверглись ельники черничники с примесью пихты, кедра и единичными деревьями сосны и березы. Насажение восьмого класса возраста, средняя полнота 0,6.

В 2000 году в квартале 255 по вывалам от удара молнии возник верховой пожар, который охватил площадь свыше 2000 га, из них в заповеднике 944 га.

В 1995 году обнаружены свежие ветровалы по реке Кедровка в кварталах 696 и 731. Пострадали сосняки 6–7 класса возраста.

В 1996 и 1997 годах, в этих местах вновь были отмечены ветровалы в кварталах 731, 768, 769, 827 и 828 в среднем течении р. Кедровка. Направление падения деревьев с юга на север. Если в 13–15 км от устья Кедровки вывал был незначительным по площади и имел куртинный характер, то примерно с 37 по 47 км наблюдалось массовое повреждение древостоев. Ширина полосы разрушенных насаждений составила от 0,5 до 2 км.

Были повреждены как сосновые насаждения (по возвышенностям), так и елово-березовые древостои, 6–8 класса возраста, полнотой 0,6–0,8, имевшие в своем составе единичные деревья пихты, кедра и лиственницы. Отдельные крупные деревья березы, видимо с мощной корневой

системой, были откручены аналогично, как и в Висимском заповеднике.

Участок находится на первой надпойменной террасе Печоры, с аккумулятивными неглубокими дерново-подзолистыми суглинистыми почвами. На пробных площадях проведен учет валежа, запас которого составил 350 м<sup>3</sup>/га. Подроста предварительной (до ветровала) генерации сохранилось немного, в основном порослевая пихта. За короткий период, прошедший после ветровала чрезвычайно развился подлесок из шиповника и малины. В напочвенном покрове доминирует кипрей.

На территории Якшинского лесничества 3 августа 2001 года произошел ветровал, охвативший участок шириной 2–2,5 км от устья Малой Горевки до северной границы лесничества. Направление падения деревьев с юга на север в виде многочисленных узких лент шириной 10–20 метров и длиной до 200 метров. Общая площадь ветровала свыше 1,5 тысяч га, хотя суммарная площадь сплошного вывала не превышала 5 %. Средний класс возраста погибших насаждений 8–10, включал черничниковые, брусничниковые, лишайниковые типы леса с полнотой 0,6–0,8.

На западном склоне г. Медвежий Камень на высоте около 600 м над у. м. был обнаружен в большом количестве валеж 20–30 летней давности, средней степени разложения древесины. Ветви мелкие и средние разложились полностью. Сохранились лишь крупные, вертикально торчащие ветви, хвойных видов (ели, пихты, кедра). Почвенные ямы (искори) неглубокие, ополоченные, заросшие травой. Почвенные бугры осыпавшиеся, выположенные.

Древесная растительность представлена одинокими сухостойными и растущими деревьями на безлесных участках. Травянистая растительность представлена преимущественно высокотравьем и папоротниками.

В Печоро-Илычском заповеднике также идентифицированы насаждения, возникшие на субстрате из валежа, образовавшегося в результате ветровала, произошедшего более 100 лет назад. Об этом свидетельствует сохранившейся порядок расположения в пространстве — рядами, соответствующими направлению, в котором расположен валеж, послуживший субстратом для возобновления последующей генерации древесной растительности.

## ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Масштабные буревалы, по архивным данным за 200 лет, проходят на Среднем Урале один раз в 50–75 лет (Турков, 1979). Вывалы леса под воздействием ветра прослеживаются в лесах Печоро-Илычского заповедника за сто лет.



В последние 30 лет, близкие по масштабам нарушения лесного фонда, произошли в Пермской (250 тыс. га) и в Свердловской областях (300 тыс. га спелых и перестойных лесов). В этих областях лесной фонд давно и интенсивно эксплуатировался без учета влияния безлесных пространств на сохранность леса.

Леса юго-восточной части республики Коми относятся к наиболее сохранившейся тайге европейского севера России. Поэтому крупный участок леса Печоро-Илычского заповедника (721 тыс. га) не испытал масштабных разрушений, а лесозаготовки проходят далеко от его границ. Однако и здесь, разрушения происходят регулярно и весьма значительны.

Судя по имеющимся данным о площадях и интенсивности разрушения лесов, ущерб от стихии увеличивается с севера на юг. Связано ли это только с вырубками леса вблизи заповедника, или с широтой местности, или с направлением прохождения циклонов в летнее время года, или другими факторами сказать однозначно нельзя. Вопрос требует специального изучения.

Крупные ветровалы в Свердловской и Пермской областях позволяют предположить близкие показатели масштабов стихии. С другой стороны выпадение леса полосами в Вишерском, местами в Висимском, и на некоторых участках Печоро-Илычского заповедника говорит о близкой интенсивности нагрузок и общей приспособленности леса к ветру. Тем не менее, крупные березы, открученные ветром у комля в Висимском и Печоро-Илычском заповедниках, говорят о громадной локальной скорости ветра, гораздо выше данных метеостанций.

Ветровал 1995 года в Висимском заповеднике весьма специфичен по причинам и последствиям и отличается от ветровалов в Вишерском и Печоро-Илычском заповедниках.

Аномалии в разных условиях проявляет себя по-разному, что находит отражение в разнообразии откликов древесной растительности на стихию и хорошо прослеживается в Висимском заповеднике. Здесь интенсивность разрушения лесных экосистем варьировала в широких пределах и зависела от параметров погоды и условий: орографии, структуры древостоев, почв, глубины залегания подстилающих пород, влажности почв, уровня грунтовых вод, лесохозяйственной деятельности. Поэтому для получения общей картины необходимо учитывать конфигурацию ветровала в сочетании с характеристиками погоды и направлением прохождения циклонов.

Форма вывалов зависит от силы ветра, продолжительности воздействия и направления удара ветра. О последней характеристике можно судить по форме ветровала. Куртинный характер разрушений леса в наветренной части, скорее всего, связан с острым углом направления ветрового пото-

ка по отношению к земле, а в подветренной части характеризует процесс затухания ветра. Такие разрушения отмечены в Печоро-Илычском заповеднике, в районе р. Кедровка в 1996 году и в Вишерском заповеднике в 2005 году. Они напоминают полет брошенного над водой камня, который после удара о воду подскакивает, пролетает над водой, снова стучается о воду и т.д. То же и в случае ветровала 1995 года в Свердловской области, только масштабы здесь другие: от Серова до Нижнего Тагила более 200 км. По характеру ветровалов, видимо, можно изучать особенности движения воздушных потоков.

Как правило, протяженность поврежденных участков на порядок превышает их ширину (ветровал в Вишерском заповеднике 2005 года и некоторые ветровалы в Печоро-Илычском заповеднике). Эта же особенность ветровалов на Урале отмечена еще в 19 веке (Турков, 1979). В Печоро-Илычском заповеднике отмечен ветровал по конфигурации напоминающий прохождение смерча, которые не характерны для сплошных лесных массивов. Ветровал в Свердловской области 1995 года имел овальную форму: протяженность около 150 км с запада на восток и примерно 100 км с севера на юг, что, видимо, говорит о траектории ветра близкой к вертикальной по отношению к земле.

Наблюдения за микроклиматом в Висимском заповеднике в зоне ветровала, показывают значительное уменьшение влажности приземного слоя воздуха. Это связано с отсутствием отеняющего действия древесного полога, усилением поверхностного стока из-за повреждения напочвенного покрова и уменьшения доли мхов и, как следствие, отсутствие накопления влаги в нем, что вместе с большим количеством горючего материала обуславливает высокую пожарную опасность, не свойственную природе ельников.

Подтверждением служат пожары по ветровалам в Висимском через три, а в Вишерском и Печоро-Илычском заповедниках через семь лет. Разница во времени возникновения пожаров, возможно, связана с географическим положением заповедников. Во время пожаров по ветровалам сочетаются элементы верхового и устойчивого низового пожара, поэтому по интенсивности горения и степени воздействия на биоту, эти пожары значительно превосходят другие виды лесных пожаров. В зависимости от пожарной зрелости, накопившегося горючего материала, и его массы, гарь приобретает весьма специфические черты.

Прогорание столь значительно, что происходит полное уничтожение органического горизонта почвы, провоцируется линейная и местами плоскостная эрозия, что в горных условиях приводит к полному смыву неглубоких щебнистых почв до материнской горной породы. Предлагается выделить новый тип гарей — «гарь по ветровалу».

Пожары по ветровалам, отмеченные в трех заповедниках, даже для ельников, подтверждают последовательность событий: вывал леса — пожар через определенный период времени, по крайней мере, для крупных ветровалов (Алесенков 2000).

Возобновление леса после ветровала происходит при жесткой конкуренции травянистой растительности, которая в большинстве микроэкотопов постепенно вытесняется самосевом.

Отмечены 3 типа ветровалов: обычные, при скоростях ветра около 25 м/сек. Аномальные, включая не характерные для лесной зоны явления типа смерча, и локальные со 100% вывалом деревьев, но небольшие по площади до 1 га. Предполагается, что они соответствуют процессам, происходящим в атмосфере: затуханию циклонов в приземном слое, аномалий погоды в сочетании с местными особенностями и зарождению динамических процессов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдения за ветровалами, которые наносят серьезный экологический и материальный ущерб, имеют большое теоретическое и практическое значение. Особенно актуальна проблема ветровалов при планировании лесохозяйственных мероприятий и для сохранности небольших по площади заповедников.

Также как количество отмирающих деревьев характеризует состояние насаждения, целесообразно разрушающее влияние ветра на лесные сообщества рассматривать как интегрированный показатель воздействия собственно ветра, соответствия леса параметрам ветровых нагрузок, а также степени нарушенности природных систем.

Наблюдения за ветровалами удобнее проводить в заповедниках, поскольку здесь на естественные процессы не накладывается деятельность человека. Даже по прошествии многих лет в заповедниках можно с высокой степенью вероятности восстановить общую картину вывалов при изучении лесных сукцессий. В тоже время, зачастую в научных отделах заповедников нет ни одного специалиста лесоведения, кто мог бы инициировать эту работу. Но для выполнения необходимого объема работ потребуется дополнительное финансирование и подключение заинтересованных специалистов других учреждений.

Молодняки меньше страдают от ветровалов. Это не означает, что чем интенсивнее рубки леса, тем лучше для сохранности ландшафтов. Наоборот, в условиях мелких каменистых почв Урала и высокой ветровой активности, нужно максимально бережно относиться к сохранности лесов. Это усилит их экологическую значимость, благотворно скажется на ведении лесного хозяйства, в том числе на снижении пожарной опасности.

Организация дистанционного мониторинга ветровалов и наземного обследования насущ-

ная потребность деятельности заповедников (Мишин, 2002) и лесохозяйственной практики. Приведенные материалы дают возможность приступить к сбору материалов с целью разработки руководства по ведению лесного хозяйства в районах, где периодически происходит повреждение и гибель лесов от штормовых ветров.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алесенков Ю. М., Поздеев Е. Г., Шлыкова Н. А., Теринов Н. Н., Иванина Н. А. О последствиях ветровала 1995 года в Висимском заповеднике // Леса Урала и хозяйство в них. — Екатеринбург, 1998. Вып. 20. С. 272-278.
- Алесенков Ю. М. Ветровалы, их эколого-лесоводственное значение и задачи исследований // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 7-12.
- Беляева Н. В. Катастрофический ветровал и изменение травяно-кустарничкового и мохового яруса в лесах Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 46-62.
- Васенев И. И., Таргульян В. О. Ветровал и таежное почвообразование. — М.: Наука, 1995. 247 с.
- Дамберг З. Ф. Бурелом в Лазаревичской даче Тихвинского лесничества // Лесной журнал, 1916. Вып. 9-10. С. 983-988.
- Мелехов М. С. Лесоведение. — М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Мишин А. С. Катастрофический вывал леса 6 июня 1995 года // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 12.
- Мишин А. С. Аномалия погоды в Свердловской области 6 июня 1995 года // Исследования лесов Урала. — Екатеринбург: УрО РАН, 2002. С. 33-34.
- Мишин А. С., Панкевич С. Э., Семевский Ф. Н. Заповедники в России (Подходы к обобщению опыта). — Екатеринбург: «Аналит», 2005. 48 с.
- Правдин Л. Ф. Бурелом ели в Удельном парке в бурю 23 сентября 1924 года // Исследования по лесоводству. — М.: Л., 1931. С. 306-319.
- Рожков А. А., Козак В. Т. Устойчивость лесов. — М.: Агропромиздат, 1989. 240 с.
- Сибгатуллин Р. З., Шлыкова Н. А. Влияние катастрофического ветровала 1995 года на леса Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 24-31.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Тимофеев В. П. Влияние почвенно-грунтовых условий на ветровал и бурелом // Изв. Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Вып. 6. — М., 1947. С. 125-146.
- Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении (на примере горных елово-пихтовых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 121-140.
- Успин А. А. Метеорологическая характеристика катастрофического ветровала на Среднем Урале (июнь

1995 года)//Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 18–24.

Schonenberger W Kasper A., Lassig R. Forschungsproekt zur Widerbewaldung von Sturmsschadenflächen//Schweiz. Zs. Forstwesung. 1992. Bd. 143. № 10 S. 829-847.

УДК 630\*182.2 + 630\*561.25

## Изучение формирования и роста производного березняка на основе анализа радиального прироста деревьев

Г. В. Андреев, Е. Г. Поздеев, С. В. Иванчиков, Ю. Н. Ходырева

Отдел лесоведения Ботанического сада УрО РАН, e\_pozdeev@mail.ru

В настоящее время леса Висимского заповедника существенно изменены катастрофическим ветровалом в 1995 году и пожаром по вывалу в 1998 году, в связи с чем особый интерес вызывает изучение происходящих изменений в составе и структуре древостоев в ходе демулационных смен.

Одним из методов исследования изменения древостоев является аналитический метод, при котором изучение роста и развития проводят с использованием анализа роста древесных стволов. Принято за аксиому, что наиболее крупные деревья, не испытывающие угнетения, не меняют своего ценотического положения и в наибольшей степени отражают динамику насаждений. К сожалению, этот подход не совсем приемлем при изучении динамики сложных и смешанных древостоев. В этом случае определяющее значение приобретают данные дендрохронологического анализа радиальных приростов деревьев, по которым можно

восстановить историю роста и развития лесных экосистем после разрушительных внешних воздействий, взаимоотношение между разными элементами древостоя на разных возрастных этапах, а также получить прогностические модели будущих древостоев.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в охранной зоне Висимского заповедника в квартале № 80 Верхнетагильского лесничества Кировоградского лесхоза в 100 летнем высокотравно-папоротниковом березняке III класса бонитета, возникшем на вырубке 1903 года с огневой очисткой лесосеки. Первый ярус древостоя представлен практически одной березой с единичной примесью крупных елей, а II ярус — елью и пихтой, появившимися одновременно с березой (табл. 1).

Таблица 1

Лесоводственно-таксационные показатели растущей части древостоя

| Состав по запасу /количеству деревьев, % | Состав по запасу /количеству деревьев по ярусам, % | Элемент древостоя | А, лет | Н, м | Д, см | Бонитет | Н, экз./га | SG, м <sup>2</sup> /га | Р    | М, м <sup>3</sup> /га |
|--|--|-------------------|--------|------|-------|---------|------------|------------------------|------|-----------------------|
| 78/41                                    | I 100/100  | Б                 | 100    | 21,1 | 19,7  | 3       | 557        | 16,92                  | 0,58 | 163                   |
| 16/41                                    | II 73/69   | Е                 | 100    | 10,3 | 11,4  | 5а      | 566        | 5,81                   | 0,24 | 32                    |
| 6/18                                     | II 27/31   | П                 | 100    | 9    | 11    | 5а      | 251        | 2,38                   | 0,11 | 12                    |
| Всего                                    |  |                   |        |      |       |         | 1374       | 25,11                  | 0,93 | 207                   |

При изучении взаимоотношений основных лесобразующих видов в процессе восстановительно-возрастных смен использована методика, которая позволяет вычлнить этапы роста деревьев (и насаждений), внутри которых сохраняются постоянные тенденции динамики прироста биомассы и, следовательно, динамики энергетических процессов (Фильрозе, 1965; 1967; 1987; Фильрозе, Шмелькова, 1971; Фильрозе и др., 1993). Наиболее тес-

но объем ствола (и биомасса дерева) связан с его площадью сечения, поэтому данные радиального прироста ( $\Delta r$ ) целесообразно трансформировать в приросты по площади сечения ( $\Delta S$ ) (Алексеев, 1997; Фильрозе, 1987). В пределах этапа доля изменения максимальных и минимальных приростов будет постоянной. Сохраняются и темпы изменения флюктуаций прироста: в зависимости от экологической ситуации они могут увеличиваться

от начала к концу этапа, уменьшаться или оставаться стабильными. Переход от этапа к этапу маркирован ломкой тенденций, разрывами между отрезками прямых. Результаты вычленения этапов роста для каждого элемента леса в изучаемом древостое приведены в таблице 2.

Анализ радиальных приростов выполнялся по древесным кернам, взятых путем бурения стволов. У ели и пихты керны брались по возможности ближе от поверхности земли (у крупных елей — на высоте 20–35 см, у ели и пихты II яруса — 20 и 25 см соответственно). У березы, чтобы не допустить попадания бурава в комлевую гниль, керны были взяты на высоте 1,3 м. Всего было взято 20 кернов деревьев, в том числе березы — 5, пихты II яруса — 3, ели II яруса — 4, а у единичных деревьев ели I яруса, не вошедших в перечень — 8. Замеры приростов были сделаны с использованием микроскопа МБС-10 с точностью до 0,05 мм.

Для получения более подробных данных об истории и развития ели было выделено 4 группы деревьев по их происхождению, особенностям хода роста и ценотическому положению.

I группу составили крупные единичные деревья ели I яруса, возникшие из крупного подростка или тонкомера предварительного происхождения, которые не испытывали конкурентного воздействия со стороны березы — их рост по диаметру значительно лучше, чем у березы (3 керна) — наиболее информативные образцы.

II группа представлена деревьями I яруса, которые представляют мелкий или средний подрост предварительной генерации, которые росли хуже березы до ее 25-ти летия, но в дальнейшем их рост усилился и в настоящий момент они находятся в основном ярусе (3 керна).

К III группе были отнесены единичные экземпляры ели I яруса, возникшие одновременно с березой, но их вершины, вероятно, не перекрывались кронами берез (2 керна) и они смогли выйти в основной ярус примерно 10 лет назад.

IV группа является фоновой — она характеризует ель II яруса, возникшей одновременно с березой (4 керна) и испытывает угнетение со стороны I яруса.

На основе соотношения среднего диаметра модельных деревьев в коре (полученных путем замеров диаметров) и без коры (на основе пересчитанных промеров кернов) был получен пересчет хода роста по диаметру в коре ели, пихты и березы. На основе соотношения среднего диаметра элементов древостоя и средних диаметров моделей были введены соответствующие корректировки в ход роста по диаметру каждого элемента древостоя. В дальнейшем был рассчитан ход роста по высоте и запасу каждого элемента древостоя на основе уравнения Дракина-Вуевского (Анучин, 1982; Загреев и др., 1992) и формулы Бараева (1963).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Этапы роста древостоя.** Начальный этап (см. табл.2) характеризует появление березы на вырубке и ее усиленный рост до 1924 года (стадия молодняка) около первых 20 лет. Минимальный прирост оказался в 1910 году и составил 0,08 см<sup>2</sup>/год, а максимальный в 1924–4,00 см<sup>2</sup>. С 1924 по 1940 года наблюдается стадия жердняка или резкого усиления внутривидовой конкуренции между деревьями I яруса березы. Имеет место тенденция уменьшения приростов. Максимальный прирост составил 4,18 в 1934, а минимальный — 1,97 см<sup>2</sup> в 1933 и 1940 годах. В этот же период наблюдается и увеличение флюктуаций приростов, соответствующих усилению отпада деревьев. С 1940 по 1952 годы имеет место тенденция нового увеличения приростов. Минимальным он оказался 1,97 в 1940 году, а максимальным — 5,81 см<sup>2</sup> в 1952 году. В 1952–1961 годы наблюдается повторная тенденция уменьшения приростов с 5,18 до 1,61 см<sup>2</sup>. После отпада части деревьев с 1961 по 1967 годы приросты у березы вновь увеличиваются до 4,83 см<sup>2</sup>. С 1967 по 1989 (1995) годы для березы имеет место тенденция уменьшения приростов с увеличением их флюктуаций. Минимальный прирост оказался в 1982 году и составил — 1,64, а максимальный — 4,84 см<sup>2</sup> в 1972 году. С 1995 года после ветровала и отпада части деревьев верхнего яруса вновь наблюдается тенденция увеличения приростов у березы при довольно-таки высоких флюктуациях. Минимальный прирост оказался в 1995 году и составил 2,79, а максимальный — в 2003 и составил 6,62 см<sup>2</sup>.

Ель II яруса характеризуется значительно меньшими значениями приростов по сравнению с березой. Это обусловлено как замедленным ростом ели по сравнению с березой на начальных этапах онтогенеза, так и последующим угнетающим конкурентным воздействием экземпляров основного яруса древостоя. С 1933 по 1957 год ель II яруса характеризуется низкими значениями приростов по площади сечений по сравнению с березой. Минимальное значение составило 0,35 см<sup>2</sup> в 1933, а максимальное — 0,95 см<sup>2</sup> в 1957 году. Следует отметить, что пониженные значения приростов березы с 1957 по 1964 годы способствовали увеличению приростов экземпляров II яруса ели. Приросты ели оказались близки к приростам березы. Пихта II яруса среагировала на это слабее. Тем не менее, в 1963 г прирост пихты оказался больше приростов березы. С 1964 по 1973 год наблюдается усиление конкурентного воздействия березы на ель II яруса. Приросты ели варьируют в пределах от 0,80 в 1973 до 1,15 см<sup>2</sup> в 1968 году. С 1973 по 1991 году имеет место тенденция небольшого увеличения приростов. Минимальными они оказались в 1973–0,80, а максимальными — в 1988–1,96 см<sup>2</sup>. С 1991 по 1997 год наблюдается резкое увеличение при-



Таблица 2

## Этапы роста и развития насаждения, выделенные на основе анализа радиальных приростов

| Годы             | Стадии роста и развития  | Уравнения тренда, коэффициенты детерминации и | Средний прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Мини-мальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Макси-мальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Средне-квадратическое отклонение при-ростов, см <sup>2</sup> | Ошибка среднего при-роста, см <sup>2</sup> | Кэф-фициент вари-ации при-ростов, % | Показа-тель точ-ности, % |
|------------------|--|---|---|--|---|--|--|-------------------------------------|--------------------------|
| 1                | 2  | 3   | 4   | 5  | 6   | 7  | 8  | 9                                   | 10                       |
| Для березы       |  |   |   |  |   |  |  |                                     |                          |
| 1910–1924        | Стадия молодняка, начальный этап роста и развития  | $y=0,2582x-492,67$<br>$R^2=0,8273$            | 2,25  | 0,08   | 3,88  | 1,27   | 0,33                                       | 56                                  | 15                       |
| 1924–1940        | Стадия жердняка, усиление конкурентных взаимоотношений, резкое увеличение флюктуаций приростов   | $y=-0,0446x+89,009$<br>$R^2=0,1199$           | 2,88  | 2,07   | 4,4   | 0,65   | 0,16                                       | 22                                  | 5                        |
| 1940–1952        | После отпада части деревьев происходит увеличение приростов                                      | $y=0,2395x-462,21$<br>$R^2=0,7495$            | 3,94  | 2,07   | 6,11  | 1,08   | 0,3  | 27                                  | 8                        |
| 1952–1961        | Усиление конкуренции между деревьями березы, тенденция уменьшения приростов                      | $y=-0,3676x+722,65$<br>$R^2=0,7788$           | 3,51  | 2,28   | 4,55  | 1,26   | 0,4  | 39                                  | 15                       |
| 1961–1967        | Усиление приростов после отпада части деревьев   | $y=0,464x-908,42$<br>$R^2=0,7888$             | 2,89  | 1,7  | 5,08  | 1,13   | 0,43                                       | 39                                  | 15                       |
| 1967–1989        | Тенденция уменьшения приростов, усиление конкуренции, увеличение флюктуации приростов            | $y=-0,0711x+144,4$<br>$R^2=0,2799$            | 3,79  | 1,64   | 5,08  | 0,91   | 0,19                                       | 24                                  | 5                        |
| 1989–2003        | Тенденция увеличения приростов после отпада части деревьев                                       | $y=0,1902x-374,99$<br>$R^2=0,4568$            | 4,57  | 2,65   | 6,96  | 1,26   | 0,32                                       | 28                                  | 7                        |
| Для ели I группы |  |   |   |  |   |  |  |                                     |                          |
| 1885–1903        | Нахождение под пологом древостоя, испытывает сильное конкурентное воздействие со стороны I яруса | $R^2=0$                                       | 0,38  | 0,18   | 0,88  | 0,16   | 0,04                                       | 41                                  | 10                       |
| 1903–1910        | Резкое увеличение приростов после рубки древостоя в 1903 году                                    | $y=2E-253e^{0,3056x}$<br>$R^2=0,9365$         | 2,34  | 0,5  | 5,02  | 1,59   | 0,56                                       | 68                                  | 24                       |
| 1910–1927        | Смыкание древостоя, увеличение конкуренции между деревьями I яруса                               | $y=24E-48e^{0,0574x}$<br>$R^2=0,712$          | 8,36  | 4,46   | 18,74   | 3,41   | 0,8  | 41                                  | 10                       |
| 1927–1965        | Стадия резкого усиления конкуренции, резкое увеличение флюктуаций                                | Коэффициент детерминации практически равен 0  | 12,04   | 6,53   | 19,56   | 3,29   | 0,53                                       | 27                                  | 4                        |

| Годы                         | Стадии роста и развития  | Уравнения тренда, коэффициенты детерминации  | Средний прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Минимальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Максимальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Средне-квадратическое отклонение приростов, см <sup>2</sup> | Ошибка среднего прироста, см <sup>2</sup> | Коеффициент вариации приростов, % | Показатель точности, % |
|------------------------------|--|--|---|---|--|---|---|-----------------------------------|------------------------|
| 1965–1990                    | Еще более резкое увеличение конкуренции, имеет место тенденция снижения приростов                            | $y = -0,0949x + 198,35$<br>$R^2 = 0,1306$    | 10,68   | 6,66  | 14,19  | 2,01  | 0,39                                      | 19                                | 4                      |
| 1990–2003                    | Стадия увенчания приростов деревьев из-за отпада части деревьев  | $y = 1E - 51e^{0,06x}$<br>$R^2 = 0,5106$     | 16,55   | 7,28  | 24,42  | 5,28  | 1,41                                      | 32                                | 9                      |
| Для ели II группы            |  |  |   |   |  |   |   |                                   |                        |
| 1917–1927                    | Хороший рост после осветления основного яруса  | $y = 3E - 150e^{0,1795x}$<br>$R^2 = 0,9045$  | 3,04  | 1,18  | 7,16   | 1,93  | 0,58                                      | 64                                | 19                     |
| 1927–1937                    | Тенденция уменьшения приростов, усиление конкуренции со стороны березы I яруса, резкое увеличение флюктуаций | $y = -0,0623x + 126,14$<br>$R^2 = 0,0614$    | 5,84  | 4,42  | 7,16   | 0,83  | 0,25                                      | 14                                | 4                      |
| 1937–1962                    | Тенденция уменьшения конкуренции со стороны березы, ель выходит в I ярус                                     | $y = 0,1907x - 362,02$<br>$R^2 = 0,2198$     | 9,79  | 4,9   | 17,25  | 3,11  | 0,61                                      | 32                                | 6                      |
| 1962–1977                    | Новая тенденция уменьшения приростов, усиление конкуренции в I ярусе   | $y = -0,3259x + 653,21$<br>$R^2 = 0,2048$    | 11,42   | 6,24  | 17,25  | 3,43  | 0,86                                      | 30                                | 8                      |
| 1977–1988                    | Стадия увеличения приростов после отпада части деревьев  | $y = 0,5085x - 995,76$<br>$R^2 = 0,3719$     | 12,38   | 6,24  | 16,57  | 3,01  | 0,87                                      | 27                                | 7                      |
| 1988–1995                    | Еще более резкое увеличение приростов  | $y = 2,7787x - 5514$<br>$R^2 = 0,911$        | 19,77   | 10,52   | 28,98  | 7,13  | 2,52                                      | 36                                | 13                     |
| 1995–2003                    | Стадия депрессии деревьев после ветровала и ослабления деревьев  | $y = -0,5594x + 1134,9$<br>$R^2 = 0,0767$    | 16,73   | 9,79  | 28,98  | 5,53  | 1,84                                      | 33                                | 11                     |
| Для ели III группы           |  |  |   |   |  |   |   |                                   |                        |
| 1917–1949                    | Начальный этап появления и роста ели   | $y = 9E - 40e^{0,0468x}$<br>$R^2 = 0,7518$   | 2,11  | 0,5   | 5,08   | 1,06  | 0,19                                      | 50                                | 9                      |
| 1949–1977                    | Усиление конкуренции со стороны I яруса  | $y = 0,1273x - 245,22$<br>$R^2 = 0,4336$ или | 4,69  | 1,81  | 8,26   | 1,65  | 0,31                                      | 35                                | 7                      |
| 1977–1995                    | Тенденция увеличения приростов, с усилением их флюктуаций  | $y = 2E - 54e^{0,0635x}$<br>$R^2 = 0,548$    | 11,04   | 4   | 24,51  | 5,22  | 1,2                                       | 47                                | 11                     |
| 1995–2003                    | Послеветровая тенденция уменьшения приростов   | $y = -0,5379x + 1088,2$<br>$R^2 = 0,0892$    | 12,88   | 8,97  | 24,51  | 4,93  | 1,64                                      | 38                                | 13                     |
| Для ели IV группы (II яруса) |  |  |   |   |  |   |   |                                   |                        |
| 1909–1920                    | Начальная стадия роста ели   | $y = 0,0056x - 10,618$<br>$R^2 = 0,1089$     | 0,14  | 0,05  | 0,27   | 0,06  | 0,02                                      | 44                                | 13                     |

| Годы               | Стадии роста и развития   | Уравнения тренда, коэффициенты детерминации и | Средний прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Минимальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Максимальный прирост по площади сечений, см <sup>2</sup> | Средне-квадратичское отклонение приростов, см <sup>2</sup> | Ошибка среднего прироста, см <sup>2</sup> | Коэффициент вариации приростов, % | Показатель точности, % |
|--------------------|---|---|---|---|--|--|---|-----------------------------------|------------------------|
| 1920–1957          | Усиление роста ели II яруса   | $y=0,0447x-85,764$<br>$R^2=0,9047$            | 0,86  | 0,08  | 1,74   | 0,52   | 0,08                                      | 60                                | 10                     |
| 1909–1957          | Начальная стадия роста ели под пологом древостоя  | $y=2E-58e^{0,683x}$<br>$R^2=0,8934$           | 0,7   | 0,05  | 1,74   | 0,55   | 0,08                                      | 78                                | 11                     |
| 1957–1973          | Усиление конкурентного воздействия березы I яруса, тенденция снижения приростов, усиление их флюктуаций | $y=-0,0633x+125,44$<br>$R^2=0,2334$           | 2,1   | 1,49  | 3,97   | 0,66   | 0,16                                      | 31                                | 8                      |
| 1973–1991          | После отпада части деревьев наблюдается увеличение приростов  | $y=0,1045x-204,57$<br>$R^2=0,7001$            | 2,61  | 1,49  | 3,68   | 0,7  | 0,16                                      | 27                                | 6                      |
| 1991–1998          | Тенденция увеличения приростов, с увеличением их флюктуаций   | $y=0,7486x-1486,1$<br>$R^2=0,5737$            | 7,1   | 3,14  | 10,35  | 2,42   | 0,86                                      | 34                                | 12                     |
| 1998–2003          | Тенденция уменьшения приростов из-за усиления конкурентного воздействия I яруса                         | $y=-0,3675x+740,71$<br>$R^2=0,5519$           | 5,61  | 4,67  | 7,17   | 0,93   | 0,38                                      | 16                                | 7                      |
| Для пихты II яруса |   |   |   |   |  |  |   |                                   |                        |
| 1919–1925          | Начальная стадия роста и развития пихты   | $y=0,0142x-21,314$<br>$R^2=0,8561$            | 0,05  | 0,01  | 0,1  | 0,03   | 0,01                                      | 71                                | 27                     |
| 1925–1948          | Этап смыкания крон деревьев I яруса и усиление конкуренции  | $y=0,0549x-56,819$<br>$R^2=0,7026$            | 0,98  | 0,1   | 1,94   | 0,46   | 0,09                                      | 47                                | 10                     |
| 1948–1985          | Усиление конкуренции со стороны деревьев I яруса, увеличение флюктуаций                                 | $y=0,03x-56,819$<br>$R^2=0,3701$              | 2,2   | 1,23  | 3,2  | 0,55   | 0,09                                      | 25                                | 4                      |
| 1985–1991          | Этап максимального конкурентного воздействия I яруса, тенденция уменьшения приростов                    | $y=-0,2886x+575,99$<br>$R^2=0,9153$           | 2,23  | 1,31  | 3,14   | 0,65   | 0,25                                      | 29                                | 11                     |
| 1991–2000          | Усиление прироста после частичного отпада деревьев I яруса  | $y=0,3809x-757,12$<br>$R^2=0,9038$            | 2,95  | 1,31  | 4,63   | 1,21   | 0,38                                      | 41                                | 13                     |

ростов ели II яруса. В 1995 и 1997 годы приросты ели оказались больше приростов березы и составили 5,37 и 5,47 см<sup>2</sup> соответственно. Воздействие ветровала, вероятнее всего, тоже отрицательно сказалось и на росте ели II яруса, хотя и запоздало на два года. С 1997 по 2003 год наблюдается тенденция снижения приростов ели. Минимальные значения приростов отмечены 2001 и 2002 годах и оказались 2,47 и 2,48 см<sup>2</sup>.

Ель первого яруса в зависимости от ее происхождения (I, II III группа) имеет свои особенности роста. До 1903 года экземпляры ели I группы находятся под пологом древостоя. Приросты варьируют в пределах 0,25 до 0,51 см<sup>2</sup>. После рубки древостоя в 1903 году наблюдается резкое увеличение приростов по площади сечений до 8,55 см<sup>2</sup> в 1917 году. Приросты ели этой группы в несколько раз больше березы. Этот период в какой-

то степени продолжается и до 1927 года, когда максимальный прирост составил 15,09 см<sup>2</sup>, но с увеличением флюктуации приростов. С 1927 по 1963 года наблюдается этап усиления конкуренции между деревьями яруса. Тенденция приростов остается постоянной. Минимальные приросты наблюдаются в 1933 (5,47), 1941 (5,21), 1952 (5,70) и 1960 (6,79 см<sup>2</sup>), а максимальные — 1938 (11,66), 1949 (15,48) и 1963 году (15,51 см<sup>2</sup>). С 1964 по 1990 годы наблюдается новый этап жизни деревьев: имеет место тенденция уменьшения приростов с уменьшением флюктуаций: максимальный прирост оказался в 1972 году и составил 11,23, а минимальный — 5,27 см<sup>2</sup> в 1982 году. С 1990 по 1995 год наблюдается небольшой период довольно-таки резкого увеличения приростов: они возрастают с 5,76 до 19,30 см<sup>2</sup>. Ветровал 1995 года прервал эту положительную тенденцию и начался новый этап, продолжающийся до 2003 года, характеризующийся усилением флюктуаций приростов, хотя после низких приростов 1996 года (8,39 см<sup>2</sup>) наблюдается повторная тенденция увеличения приростов.

Несколько отличается ель II группы. До 1924 она характеризуется меньшими приростами по сравнению с березой, а после — большими. Тенденция увеличения приростов наблюдается до 1949 года. Тем не менее, с 1927 года наблюдается синхронизация минимальных и максимальных приростов с елью I группы. Стадия стабилизации приростов с увеличением их флюктуаций наблюдается в период с 1949 по 1977 года. Минимальными приростами за этот период характеризуются 1952 (4,96), 1960 (7,33), 1969 (7,44), 1975 (6,13), 1977 год (5,53 см<sup>2</sup>). Максимальные приросты оказались в 1962 (15,33), 1963 (14,89), 1971 (13,26), 1972 год (13,14). С 1977 по 1991 наблюдается тенденция увеличения приростов с 5,53 в 1977 до 12,51 см<sup>2</sup> в 1991 году. В последующие 4 года наблюдается резкое увеличение приростов до 25,58 в 1995 году. После ветровала 1995 года наблюдается падение приростов с увеличением их флюктуаций до 8,64–18,61 см<sup>2</sup>.

Ель III группы характеризуется до 1960 года меньшими приростами по сравнению с березой (0,99–5,14 см<sup>2</sup>). Тем не менее, имеет место тенденция увеличения приростов к 1964 году. С 1964 года флюктуации совпадают флюктуациями приростов с экземплярами елей I и II групп при одновременной тенденции усиления приростов, что обусловлено резким усилением конкуренции со стороны березы. При этом тенденция наибольшего уве-

личения приростов характерна за период с 1977 по 1995 год (с 2,91 до 17,71 см<sup>2</sup>). Выход экземпляров этой группы елей в основной ярус привел к резкому увеличению приростов в 1989–1995 году. Деревья этой группы также хорошо среагировали на ветровал 1995 года последующим уменьшением приростов до 6,48–11,71 см<sup>2</sup>.

Приросты пихты характеризуется довольно пониженной информационной ценностью из-за ограниченности таблиц соотношения диаметров пня (высоты взятия кернов) и диаметром на высоте груди. С 1950 по 1985 год приросты по площади сечений пихты находятся в пределах от 1,00 до 2,00 см<sup>2</sup>, за исключением 1962 и 1963 годов, когда они составили 0,89 и 2,35 см<sup>2</sup> соответственно. С 1985 по 1991 годы наблюдается этап снижения приростов пихты с 1,80 до 0,75 см<sup>2</sup>. С 1985 года приросты по площади сечений пихты становятся также значительно ниже приростов ели II яруса, а до этого приросты были больше у пихты. С 1991 по 1999 год наблюдается тенденция увеличения приростов по площади сечений с 0,75 до 2,61 см<sup>2</sup> в 1999 году. Следует отметить, что исследуемые экземпляры пихты непосредственно не среагировали на ветровал 1995 года. Самый последний этап с 1999 по 2003 годы характеризует уменьшение приростов пихты. Скорее всего, это связано с усилением конкурентного воздействия березы основного яруса, усилением ее роста после ветровала.

**Ход роста древостоя по диаметру, высоте и объему.** По данным таблицы 3 видно, что береза характеризуется значительно лучшим ростом по высоте и диаметру и, соответственно по объему, по сравнению с елью и пихтой одного возраста. В возрасте 30 лет береза на 5,8 см толще ели и на 4,8 см толще пихты. В возрасте рубки березы в эксплуатационных лесах (60 лет) разница составляет 8,5 и 7,5 см. В 2003 году береза на 8,3 см толще ели и на 8,8 см — пихты. В 30 лет береза в 6 раз выше ели и в 7 раз пихты, в 60 лет в 3,2 и 3,6 раз, а в 100 лет — в 2 и 2,3 раза. В 30 лет по объему стволы березы в 32 раза крупнее стволов ели, в 60 лет — в 13 раз крупнее ели и 11 раз пихты, в возрасте 100 лет — в 5 раз ели и 6 раз пихты.

Таким образом, спустя 100 лет после рубки ель и пихта занимают подчиненное положение в древостое. Следует отметить, что лишь в последние 10 лет рост ели II яруса по диаметру улучшается и она растет лучше пихты.



Таблица 3

**Ход роста березы, ели и пихты по диаметру (D), высоте (H) и объему (V)**

| Возраст, лет | Береза I яруса |      |                   | Ель II яруса |      |                   | Пихта II яруса |      |                   |
|--------------|----------------|------|-------------------|--------------|------|-------------------|----------------|------|-------------------|
|              | D, см          | H, м | V, м <sup>3</sup> | D, см        | H, м | V, м <sup>3</sup> | D, см          | H, м | V, м <sup>3</sup> |
| 10           | 2,2            | 4,2  | 0,001             | —            | 0,22 | —                 | —              | 0,19 | —                 |
| 20           | 5,5            | 7,8  | 0,01              | —            | 0,86 | —                 | —              | 0,74 | —                 |
| 30           | 8,2            | 10,8 | 0,029             | 2,4          | 1,8  | 0,001             | 3,4            | 1,56 | —                 |
| 40           | 10,6           | 13,2 | 0,057             | 3,5          | 2,9  | 0,002             | 4,6            | 2,5  | 0,004             |
| 50           | 12,6           | 15,2 | 0,091             | 4,7          | 4,2  | 0,005             | 5,8            | 3,6  | 0,007             |
| 60           | 14,4           | 16,9 | 0,129             | 5,9          | 5,4  | 0,01              | 6,9            | 4,7  | 0,012             |
| 70           | 15,9           | 18,3 | 0,17              | 7,2          | 6,7  | 0,017             | 8              | 5,9  | 0,019             |
| 80           | 17,3           | 19,4 | 0,211             | 8,6          | 8    | 0,027             | 9              | 7    | 0,027             |
| 90           | 18,6           | 20,3 | 0,252             | 10           | 9,1  | 0,04              | 10             | 8    | 0,036             |
| 100          | 19,7           | 21,1 | 0,292             | 11,4         | 10,4 | 0,057             | 10,9           | 9    | 0,047             |

Другим интересным моментом является сравнительный анализ роста по диаметру ели разного

ценотического положения, а также березы и пихты, показанный в таблице 4.

Таблица 4

**Ход роста по диаметру ели разного ценотического положения, березы и пихты на высоте 1,3 м**

|      | Ель I группы | Ель II группы | Ель III группы | Ель IV группы | Пихта | Береза |
|------|--------------|---------------|----------------|---------------|-------|--------|
| 1893 | 2,4          | —             | —              | —             | —     | —      |
| 1903 | 2,8          | —             | —              | —             | —     | —      |
| 1913 | 6,1          | —             | —              | —             | —     | 2,2    |
| 1923 | 10,7         | 4,4           | 2,9            | —             | —     | 5,5    |
| 1933 | 15,3         | 9,1           | 5,1            | 2,4           | 3,4   | 8,2    |
| 1943 | 18,3         | 12,8          | 6,9            | 3,5           | 4,6   | 10,6   |
| 1953 | 21,6         | 16,8          | 8,9            | 4,7           | 5,8   | 12,6   |
| 1963 | 24,4         | 20,3          | 10,8           | 5,9           | 6,9   | 14,4   |
| 1973 | 26,6         | 23,2          | 13             | 7,2           | 8     | 15,9   |
| 1983 | 28,5         | 25,7          | 15,2           | 8,6           | 9     | 17,3   |
| 1993 | 30,4         | 29,1          | 18,4           | 10            | 10    | 18,6   |
| 2003 | 33,2         | 32,2          | 21,5           | 11,4          | 10,9  | 19,7   |

Наибольшим ростом по диаметру характеризуется ель первой группы. В момент рубки (1903 год) ее диаметр на высоте груди составлял 2,8 см. В дальнейшем она лучше всего растет по диаметру. В возрасте рубки березы 60 лет в эксплуатационных лесах (1963 год) ее диаметр на 10 см толще березы, в настоящий момент разница составляет 13,5 см. Ель II группы, возникшей из среднего подроста предварительной генерации, до 25 летия березы растет хуже по диаметру, а в более старшем возрасте ее рост усиливается. В возрасте рубки березы (60 лет) ель II группы примерно на 6 см толще, в настоящий момент — на 12,5 см толще. Наихудшим ростом по диаметру среди ели I яруса характеризуется ель III группы, возникшая из мелкого подроста предварительного происхождения, либо возникшая одновременно с березой, но растущая в окнах полога древостоя (ее кроны не перекрывались кронами берез). В возрасте рубки березы она на 3,6 см тоньше.

Примерно 10 лет назад ель III группы достигла размеров березы, а в настоящий момент (2003 год) она толще березы почти на 2 см и находится в I ярусе.

Следовательно, составить конкуренцию березе в росте по диаметру может только ель из крупного подростка и тонкомера, имеющая в момент рубки или ветровала средний диаметр не менее 2,5–3 см на высоте 1,3 м.

Средний подрост предварительной генерации отстаёт в росте по диаметру от березы до достижения ей 25 летнего возраста, а в более старшем возрасте растет лучше березы и в настоящий момент также находятся в основном ярусе.

В I ярус могут также выходить единичные деревья ели, возникшие одновременно с березой или мелкий подрост предварительного происхождения, при условии, что их вершины не перекрываются кронами, в возрасте березы около 90 лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С использованием оригинальных методик выделяются количественно разные этапы роста и развития элементов древостоев. Эти возрастные периоды определяются онтогенетическими (возрастными) особенностями лесообразующих видов, хозяйственной деятельностью (рубки), стихийными бедствиями (ветровалы и пожары), а также экстремальными годами (по соотношению количества осадков и тепла).

Показано, что конкурентоспособность ели (возможность и время выхода в основной ярус древостоя, ее рост) относительно березы определяется размерами, возможно, и оптимальным возрастом в момент рубки или ветровала.

Особенности роста основных лесообразующих пород показали, что в 100-летнем березняке со II ярусом ели и пихты, возникших одновременно с березой не наблюдается улучшения роста темнохвойных. Основная часть деревьев ели, возникших одновременно с березой, формирует II ярус и даже в 100-летнем возрасте (когда должен был бы наблюдаться массовый отпад березы) не может выйти в основной ярус.

Существующая структура исследуемого древостоя обусловлена практически полным отсутствием в составе ели и пихты предварительного происхождения, обусловленной огневой очисткой лесосек. Другим фактором, способствующим сохранению преобладания березы, являлся, возможно, ветровал 1995 года, после которого выпала значительная часть ели основного яруса и произошло увеличение приростов березы.

Особенности хода роста ели, пихты и березы, а также существующая структура подтвердили, что данный древостой следует относить к длительно-производным насаждениям.

Таким образом, древостой высокотравно-папоротникового типа леса после ветровала и последующего огневого воздействия будут восстанавливаться по подобному сценарию.

*Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ-Урал (грант № 04-04-96132).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. С. Мониторинг лесных экосистем. — СПб: ЛТА, 1997. 116 с.
- Анучин Н. П. Лесная таксация. — М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
- Бараев С. К. Определение запасов без обмера модельных деревьев // Лесное хозяйство, 1963. № 8. С. 26–29.
- Загребев В. В., Сухих В. И., Швиденко А. З., Гусев Н. Н., Мошкалева А. Г. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. Справочник. — М.: Колос, 1992. 495 с.
- Фильрозе Е. М. Процессы дифференциации, рост и развитие древостоев // Физиология и экология древесных растений // Труды Института биологии УФАН СССР. Вып. 43. — Свердловск, 1965. С. 243–249.
- Фильрозе Е. М. К методике исследования динамики роста деревьев и насаждений — Лесоведение, 1967. № 2. С. 74–79.
- Фильрозе Е. М. Выявление и оценка этапов роста деревьев и насаждений // Дендрохронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании. — Иркутск, 1987. С. 206–208.
- Фильрозе Е. М., Андреев Г. В., Гладушко Г. М. Динамика прироста ели, пихты и березы в онтогенезе коротко-производных древостоев в разных регионах Южного Урала // Вид и его продуктивность в ареале // Материалы VI международного совещания. — СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 341–343.
- Фильрозе Е. М., Шмелькова Т. А. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания // Экология, 1971. № 2. С. 15–26.

## Некоторые компоненты лесных растительных сообществ Висимского заповедника на начальных этапах послеветровальных и послепожарных сукцессий

Н. В. Беляева

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

Ветровалы и пожары являются мощными разрушительными факторами, играющими важную роль в динамике лесных экосистем (Алесенков, Иванина, 2002; Скворцова и др., 1983). В июне 1995 г. леса Висимского заповедника подверглись массовому ветровалу, а в июне 1998 г. на части ветровальных площадей прошел пожар. Изменившись после разрушения древесного яруса радиационный, микроклиматический и гидрологический режимы биогеоценозов, неоднородное строение

ветровальных окон повлияли на состояние нижних ярусов лесных растительных сообществ. В сукцессионный процесс были вовлечены даже те участки, почва и растительность нижних ярусов которых сохранили свою целостность. В связи с попаданием ряда постоянных объектов наблюдения в зону крупномасштабного пожара представляет интерес изучение пирогенной сукцессии растительного покрова «нового типа гари — по ветровалу» (Состояние и прогноз..., 2000).

Цель настоящей работы — охарактеризовать динамические процессы некоторых компонентов лесных растительных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара: травяно-кустарничковый ярус после ветровала, древесные, кустарниковые и травяно-кустарничковые виды растений после пожара, моховой ярус в целом после пожара и ветровала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1994 г. на постоянных фенологических площадях (ПФП) Висимского заповедника были начаты наблюдения за динамикой нижних ярусов лесных растительных сообществ. ПФП расположены в пределах единого топоэкологического профиля (табл. 1). Размещение ПФП на профиле и их характеристика приводились нами ранее (Беляева, 2001). В тексте статьи и в таблицах порядок размещения ПФП соответствует их положению на профиле.

Все ПФП, в той или иной степени подверглись ветровалу: ПФП-4, 1, 2 – массовому (50% и более погибших деревьев), остальные — среднему и малому. Пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, с расположенной в нем ПФП-6, подвергся ветровалу в различной степени, в зависимости от расположения его участков на пологой привершинной части г. Малый Сутук. В связи с этим с 1996 г. в данном типе леса наблюдения стали проводиться на трех ПФП, расположенных по градиенту последствий ветровала: ПФП-17, заложена в сентябре 1995 г. в практически не затронутом ветровалом участке леса; ранее существовавшая ПФП-6, большей частью не пострадала от ветровала, но расположена на границе ветровального окна; ПФП-6' заложена в 1996 г. в окне массового ветровала, примыкает с востока к ПФП-6.

ПФП-4, 1, 2 попали в зону пожара. ПФП-1 и ПФП-2 характеризовались по классификации Т.А. Комаровой (1993) сильной и очень сильной интенсивностью выгорания до полной минерализации поверхности почвы в местах скопления сухого ветровального валежа. На ПФП-4, находящейся вблизи поймы р. Сакальи, отмечена умеренная интенсивность выгорания — древесный ярус погиб полностью, а травяно-кустарничковый, моховой и вегетативно возникшая стланиковая форма пихты частично сохранились.

В настоящую работу вошли результаты наблюдений за 1994–2005 гг. С помощью точечного метода (Понятовская, 1964; Василевич, 1969; Лайвиня, 1983) измерялось проективное покрытие видов растений травяно-кустарничкового яруса, общее покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов, а также проективное покрытие древесных и кустарниковых видов растений, начавших рост после пожара. Закладываемые при точечном методе учетные площадки сведены

к точкам, а исследователем регистрируется наличие или отсутствие вида над их определенным числом. Доля точек, над которыми вид присутствует, и представляет собой процент его проективного покрытия в сообществе. Способом обозначения точек на местности являются уколы металлической спицей. За одно обследование на каждой ПФП делали 200 уколов, которые производили на определенном, из года в год повторяющемся маршруте на расстоянии шага друг от друга. Кроме того, в каждой точке измерялась максимальная высота травостоя и рассчитывалась его средняя максимальная высота для каждой ПФП. Измерения показателей обилия производили ежегодно в период максимальной вегетации — в конце июля — начале августа. Наблюдения за постветровальными изменениями проводили на тех участках лесных биогеоценозов, почвенный и напочвенный покров которых не был нарушен в результате выворачивания корневых систем и появления завалов из упавших деревьев. На гари обходился стороной несгоревший валеж и хорошо выраженные западины вывалов.

По результатам измерения проективного покрытия видов для всех ПФП рассчитывались показатели разнообразия травяно-кустарничкового яруса; для ПФП-4, 1, 2 после пожара — пирогенных сообществ в целом (с учетом древесных и кустарниковых видов растений):

1) богатство видов:  $d = S / \log_2 A$ , где  $S$  — число видов в описании,  $A$  — площадь описания (ПФП, кв. м);

2) концентрация доминирования (индекс Симпсона):  $C = \sum (n_i/N)^2$ , где  $N$  — сумма значимостей (проективных покрытий) всех видов в описании,  $n_i$  — значимость (проективное покрытие) отдельных видов;

3) равномерность распределения (информационный индекс Шеннона-Винера):  $H' = -\sum (n_i/N) \log_2 (n_i/N)$ , где  $N$  — сумма значимостей (проективных покрытий) всех видов в описании,  $n_i$  — значимость (проективное покрытие) отдельных видов (Р. Уиттекер, 1980).

Кроме того, разнообразие оценивалось при помощи показателя внутрипопуляционного разнообразия Л. А. Животовского (1980):

$\mu = (\sum \sqrt{n_i/N})^2$ , где  $N$  — сумма значимостей (проективных покрытий) всех видов в описании,  $n_i$  — значимость (проективное покрытие) отдельных видов. Несмотря на преимущественное использование в популяционных исследованиях, этот показатель рекомендовался автором для описания разнообразия и на биоценотическом уровне. Целесообразность применения этого индекса связана с возможностью расчета ошибок его определения:

$s_\mu = \sqrt{\mu (m - \mu) / N}$ , где  $m$  — число видов,  $N$  — сумма значимостей всех видов в описании, позволяющих оценить существенность различий между

сообществами с помощью приближенного критерия:

$$t = |\mu_1 - \mu_2| / \sqrt{s_1^2 + s_2^2}$$

Латинские названия видов приведены по С. К. Черепанову (1995).

С разрешения Л. В. Мариной в работе использованы ее неопубликованные данные по принадлежности видов флоры заповедника к различным эколого-биологическим группам.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Постветровальные изменения травяно-кустарничкового яруса

До ветровала и пожара ПФП-4, 1, 2, 13, 6 характеризовались одинаковым разнообразием травяно-кустарничкового яруса, несмотря на различия его состава и структуры (табл. 3–6, 8). Расчеты показали недостоверность разницы индексов Животовского на 5%-ном уровне значимости (табл. 2). Существенно более разнообразным был травяно-кустарничковый ярус ПФП-3 (табл. 10), характеризовавшийся большим видовым богатством, более выровненным распределением видовых обилий и меньшей концентрацией доминирования. Наиболее беден видами травяно-кустарничковый ярус ПФП-12 с единственным доминантом *Calamagrostis arundinacea* (табл. 11). После нарушения лесов заповедника ветровалом разнообразие травяно-кустарничкового яруса на ПФП не изменилось (табл. 2). В течение 1994–2002 гг. видовой состав всех ПФП, за исключением попавших в 1998 г. в зону пожара, оставался стабильным (табл. 3–11). В 2004–2005 гг. число вегетирующих на них травяно-кустарничковых видов растений уменьшилось. Наиболее заметно это произошло в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом с массовым ветровалом (ПФП-6') и на границе с ним (ПФП-6), что привело к уменьшению показателей видового богатства на этих ПФП (табл. 2). Эти изменения легко объяснялись бы конкурентным вытеснением одних видов другими, если бы не аналогичное уменьшение их числа на других ПФП, в том числе менее пострадавших от ветровала. Вероятно, пусковым механизмом этого процесса являются погодные условия 2003–2005 гг., характеризовавшихся, в частности, жаркими и засушливыми вегетационными периодами. Но в настоящей работе мы не рассматриваем подробно вопрос о влиянии погодных факторов на динамику растительных сообществ.

В результате внезапного образования больших открытых пространств (окон) в древесном ярусе лесов заповедника, повлекшего за собой изменения радиационного и микроклиматического режима ветровальных биотопов (Состояние и прогноз..., 2000; Сибгатуллин, 2001), растительность нижних ярусов оказалась в совершенно новой экологической обстановке. Как было показано

ранее (Беляева, 2000), сильнейший стресс, испытанный лесной растительностью, повлек за собой уменьшение обилия травяно-кустарничковых видов растений, а значит и общего проективного покрытия яруса в целом в год ветровала (табл. 3–5, 8). Непосредственно во время катаклизма были сломаны и затем погибли молодые побеги многих видов, что выразилось в снижении максимальной высоты травостоя (табл. 12).

В коренных пихто-ельниках, сильно нарушенных ветровалом (ПФП-4, 1, 2), в течение 1996–1997 гг., до того как они сторели, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не достигло уровня 1994 г. (табл. 3–5). Это связано с резким падением обилия почти всех видов, на адаптацию которых к новым условиям и структурную перестройку сообществ требуется больше времени, чем в средне- и слабонарушенных коренных и производных лесах. На ПФП-13, 6, 3, 12 со средним и малым процентом погибших деревьев общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в 1997 г. достигло, а в некоторых случаях даже превысило доветровальный уровень (табл. 6, 8, 10, 11). Согласно литературным данным (Состояние и прогноз..., 2000) это будет являться препятствием для появления всходов древесных пород из-за увеличивающейся конкуренции со стороны травянистых растений.

Наиболее уязвимой частью яруса в изменившихся экологических условиях оказались различные виды папоротников, господствовавшие в пихто-ельнике крупнопапоротниковом (ПФП-1) и высокотравно-папоротниковом (ПФП-6, 6'), игравшие существенную роль в сложении травостоя пихто-ельника большехвостоосоково-липнякового (ПФП-2) (табл. 4, 5, 8, 9). Примером неблагоприятного воздействия среды на данную группу растений может служить тот факт, что молодые нежные вайи папоротников стали поражаться июньскими заморозками, ранее несвойственными коренным темнохвойным лесам заповедника. Так, например, в ночь с 17 на 18 июня 1997 г. в результате падения температуры воздуха ниже 0°C в местах массового ветровала папоротники замерзли. На ПФП-1 проективное покрытие *Dryopteris dilatata* (ранее определялся как *Dryopteris austriaca*) в этот год снизилось с 16.3% 14 июня до 7.0% 27 июня и 31 июля в период максимальной вегетации составило лишь 7.5%, в то время как 28 июля 1996 г. оно равнялось 19.5%. В кедрово-ельнике хвощово-сфагновом (ПФП-4) аналогичным образом от заморозка пострадал *Gymnocarpium dryopteris* (табл. 3). Его доля в сложении яруса уменьшилась с 11% в 1994 г. до 4% в 1997 г. На выположенной привершинной части г. Малый Сутук на границе массового ветровала и незначительно пострадавшего участка пихто-ельника высокотравно-папоротниковом (ПФП-6, 6'), благодаря смягчающему действию сохранившегося древесного яруса, зна-



чительного понижения температуры не наблюдалось. В первой половине вегетационного сезона шел закономерный рост вай папоротников, значительных отличий их суммарного проективного покрытия и относительного обилия в 1997–1996 гг. не отмечено (табл. 8, 9). Аналогичная картина наблюдалась в ненарушенном участке пихто-ельника высокотравно-папоротникового (ПФП-17) и пихто-ельнике нагорном (ПФП-12) (табл. 7, 11).

Вместо папоротников лидирующее положение на массовом ветровале заняли вейники (Сибгатуллин, 2001), усиленное разрастание которых обычно наблюдается при уменьшающейся конкуренции со стороны корневых систем деревьев (Карпов, 1969). На границе леса и в окне массового ветровала пихто-ельника высокотравно-папоротникового (ПФП-6, б') наблюдалось постепенное увеличение общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса за счет разрастания *Calamagrostis obtusata* и *Calamagrostis langsdorffii* (табл. 8, 9). Сейчас можно сказать, что первые два года после ветровала были скрытой или латентной фазой начального этапа постветровальной сукцессии в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом, что не позволило нам ранее сделать вывод о начавшейся в нем структурной перестройке (Беляева, 2000). Причем, экспансия злаков вглубь леса происходит именно со стороны окна массового ветровала. Смена доминантов на обеих ПФП сопровождалась закономерным увеличением средней максимальной высоты травяно-кустарничкового яруса (табл. 12).

В 1996–1997 гг. в условиях массового ветровала изменилось соотношение видов в сложении травостоя, произошла смена доминантов. Связанное с ветровалом ухудшение гидрологического режима и без того экстремального по увлажнению кедрово-ельника хвощово-сфагнового (ПФП-4) привело к смене доминанта-мезофита *Equisetum sylvaticum* на доминант-гигрофит *Carex globularis*, содоминирует *Linnaea borealis* (табл. 3). В пихто-ельнике крупнопоротниковом (ПФП-1) господство папоротников сменилось доминированием двух видов вейников (*Calamagrostis obtusata* и *Calamagrostis langsdorffii*), сохранили свои позиции *Equisetum sylvaticum* и *Oxalis acetosella* (табл. 4). В пихто-ельнике большехвостоосоково-липняковом (ПФП-2) вместо группы видов с наибольшей долей участия в сложении травостоя (*Calamagrostis obtusata*, *Dryopteris dilatata*, *Carex macroura*, *Oxalis acetosella*) появился единственный бесспорный доминант — *Calamagrostis obtusata* (табл. 5). Для сравнения: в елово-березовом большехвостоосоково-липняковом лесу (ПФП-13), производном от вышеназванного пихто-ельника, доминирующее положение *Carex macroura* за этот период не изменилось (табл. 6). Менялись лишь содоминанты: в 1994 г. — *Oxalis acetosella* и *Pulmonaria obscura*, в 1996 г. добавилась *Stellaria bungeana*, а с 1997 г. это *Cerastium*

*pauciflorum*. Значительно разросшийся в местах массового ветровала *Calamagrostis obtusata* на ПФП-13 лишь в 1995 и 1999 гг., существенно увеличивал свое обилие и выходил в содоминанты. Аналогичная картина наблюдалась в практически не пострадавших от ветровала березняке злаково-высокотравном (ПФП-3) и пихто-ельнике нагорном (ПФП-12) (табл. 10, 11).

#### Растительность гари на начальных этапах послепожарной сукцессии.

При изучении пирогенных сукцессий имеет место модель «первичного флористического состава» (Trabaud, 1987) — все виды, свойственные фитоценозу до пожара, незамедлительно появляются после его воздействия. Это подтвердилось и в 1998 г. в Висимском заповеднике: большая часть аборигенных видов растений, действительно, начала прорастать сразу после пожара. Исключением являются *Orthilia secunda*, *Asarum europaeum*, *Adoxa moschatellina*, *Listera cordata*, *Vaccinium myrtillus*, *Goodyera repens*, *Moneses uniflora*, которых пока не отмечено в составе травяно-кустарничкового яруса гаревых фитоценозов (Сибгатуллин, 2006).

Но если в перераспределении экологических ниш ненарушенного ветровалом почвенного и напочвенного покрова участвуют только аборигенные виды растений, то пожары активизируют семенное возобновление так называемых инициальных или пионерных видов (Комарова, 1980, 1985, 1995). Им принадлежит подавляющая масса семян почвенных запасов (Карпов, 1969). В нашем случае это — повсеместно доминирующий после пожара *Chamaenerion angustifolium*, а также *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis tenuis*, *Cirsium palustre*, *Cirsium setosum*, *Impatiens noli-tangere*, *Taraxacum officinale*, *Epilobium palustre* (табл. 3–5).

Несмотря на быстрое зарастание гари большинством аборигенных, а также пионерными видами растений, число видов на каждой из обследуемых ПФП значительно уменьшилось что, естественно, привело к уменьшению значений индексов видового богатства (табл. 2, 13). В год пожара разнообразие сообществ и их травяно-кустарничкового яруса достоверно снизилось, о чем свидетельствует расчет t-критерия на уровне значимости 5%. При этом возрос уровень доминирования и снизилась выровненность видов по обилию. На неполностью сгоревшей ПФП-4 уже в 1999 г. разнообразие достигло прежнего уровня. Напротив, ПФП-1 и ПФП-2 на протяжении всех послепожарных лет характеризовались высокой концентрацией доминирования и низкой выровненностью обилий как травяно-кустарничковых, так и древесных и кустарниковых видов растений.

Сочетание верхового и низового пожаров огромной силы, так как горел хорошо просохший за три года ветровальный валеж, привело к обра-

зованию масштабной гари особого типа — по ветровалу (Состояние и прогноз..., 2000). Но благодаря сохранности подземных органов и почвенных запасов семян сразу после пожара начался мозаичный рост растений, свидетельствующий о неравномерном их выгорании в зависимости от условий микрорельефа, микроклимата и пожарной устойчивости видов. Флористическая композиция, устанавливающаяся сразу после пожара, является основным детерминантом послепожарного развития фитоценозов (Hobbs, Gimingham, 1984). В связи с этим вегетационный период 1998 г. мы назвали инициальной стадией пирогенной сукцессии (Беляева, 2001).

За исключением наиболее выжженных и сухих участков, на гари произошло быстрое восстановление напочвенного покрова: общее проективное покрытие травяно-кустарничковых видов растений достигло, а максимальная высота превысила допожарный уровень (табл. 3–5, 12). Доминируют *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis obtusata*, *Calamagrostis langsдорffii*, среди которых вкраплены микрогруппировки аборигенных видов растений, что позволяет обозначить настоящую стадию пирогенной сукцессии как вейниково-кипрейную. Начало следующей стадии будет зависеть от роста деревьев, при формировании сомкнутого полога которых пионерные сообщества начинают разрушаться и трансформироваться в нижние ярусы лесных сообществ (Карпов, 1969).

#### Древесные и кустарниковые виды растений после пожара.

Возобновление древесных и кустарниковых видов растений началось сразу после пожара (табл. 14). Окружение гари со всех сторон мелколиственными и смешанными лесами, с доминирующей в них *Betula pubescens*, продуцирующей почти ежегодно огромное количество легко разносимых ветром и частично накапливающихся в почве семян, определило приоритет этого вида как дерева-пионера. Более всего проростков *Betula pubescens* появилось на ПФП-4. Проективное покрытие проростков, ювенильных и иматурных особей этого вида на ней достигло максимума в 2002 г. Сохранившиеся после пожара подушки сфагнума на ПФП-4 представляют, по данным И. С. Мелехова (1980), благоприятный субстрат для возобновления *Betula pubescens*. На ПФП-1 и ПФП-2 появились единичные особи *Betula pubescens* и *Betula pendula*, возобновление которых носит мозаичный характер. Они приурочены к понижениям с обнаженной почвой и развитым моховым покровом, оказывающим благоприятное увлажняющее влияние на прорастание семян. В 2004–2005 гг. некоторые березы достигли виргинильного онтогенетического состояния.

В качестве пионерных видов активно осваивали пространство гари нитрофильные кустарники *Rubus idaeus* и *Rubus matsumuranus*. Общее

проективное покрытие малины до и после ветровала составляло на ПФП-1–10,0%, на ПФП-2 – всего 2,5%. После пожара оно достигло максимума на ПФП-1 в 2001 г., на ПФП-2 в 2002 г. (табл. 14) и превысило допожарный уровень от 4 до 23 раз. В отличие от первого гемизвритопного вида, второй встречался на территории заповедника очень редко (Марина, 1987, 2000). По данным В. Г. Карпова (1969) почвы коренных и производных лесных растительных сообществ содержат большое количество семян *Rubus idaeus*. Интенсивное семенное возобновление *Rubus matsumuranus* после пожара говорит о насыщенности почвы лесов горной части заповедника ее жизнеспособными семенами. Проективное покрытие *Rubus matsumuranus* достигло максимума в 2002 г.

Из трех гаревых фитоценозов кустарники слабее всего развиты на ПФП-4 (табл. 14), поскольку в коренном кедрово-ельнике хвощово-сфагновом не было хорошо развитого подлеска в силу приуроченности данного типа леса к сырому и холодному экотопу вблизи поймы р. Сакальи. Последнее обстоятельство определило умеренную интенсивность выгорания ПФП-4. Из древесных видов растений на ней сохранилась вегетативно возникшая стланиковая форма *Abies sibirica*. Здесь же появились первые особи *Picea obovata*, достигшие в 2001 г. первой иматурной онтогенетической подгруппы. В 2005 г. этот вид не попал в учет проективного покрытия точечным методом. Раннее возобновление *Picea obovata* на ПФП-4 связано с близким расположением сохранившихся во время пожара материнских деревьев-обсеменителей по берегу р. Сакальи.

На месте пихто-ельника большехвостосоково-липнякового (ПФП-2) началось интенсивное вегетативное возобновление *Tilia cordata* (табл. 14). По данным А. А. Чистяковой (1978) в лесах заповедника, находящихся на северо-восточной границе ареала этого вида, преобладают два варианта жизненной формы *Tilia cordata*. Первая — куртинообразующие деревья, достигающие в пихтово-еловых липняковых лесах заповедника второго яруса и переходящие в благоприятных по освещенности условиях в генеративное состояние. Вторая — кустовидная (факультативный стланик): создающая подлесок угнетенная жизненная форма, парциальные образования которой в неизменных фитоценологических условиях отмирают, не достигая генеративного состояния. Возобновление вида после пожара стало возможно за счет резерва спящих почек, расположенных на лигнифицированных корневищах, так называемых ксилоризомах. Выросшие из пробудившихся почек индивиду *Tilia cordata* в подавляющем большинстве могут быть отнесены к жизненной форме, определяемой А. А. Чистяковой (1978) как короткоксилоризомное многоствольное дерево, или многоствольное дерево-«куст». Порослевые *Tilia cordata* растут

быстро (Шиманюк, 1974), и уже в 2004–2005 гг. отмечен переход некоторых из них в генеративное состояние.

### Травяно-кустарничковые виды растений после пожара

Восстановление травяно-кустарничкового яруса на каждой ПФП имеет свои особенности. Более всего нарушаются пожарами сухие и периодически сухие местообитания (Комарова, 1993), к которым может быть отнесена привершинная часть г. Липовый Сутук, с расположенной на ней ПФП-2. За весь послепожарный период на ней отмечены лишь 13 аборигенных видов яруса, обилие которых оставалось на очень низком уровне (табл. 5). В 1998 г. суммарное проективное покрытие трех наиболее обильных видов *Maianthemum bifolium*, *Calamagrostis obtusata*, *Luzula pilosa* не превысило 1 %.

Напротив, на ПФП-1 и ПФП-4 уже в 1999 г. общее проективное покрытие яруса превысило уровень коренных фитоценозов (табл. 3, 4). Быстрое восстановление свидетельствует о достаточно хорошей сохранности почвенного семенного банка и подземных органов растений с почками возобновления. На ПФП-1 лучше всех из аборигенных видов сохранились и разрослись *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis langsdorffii*, в меньшей степени *Calamagrostis obtusata*. Благодаря защите почек возобновления розетками сухих оснований листьев сохранились отдельные особи *Dryopteris dilatata*. В настоящее время на ПФП-1 они находятся в сильно угнетенном состоянии. На обойденных огнем участках ПФП-4 сохранились в жизнеспособном состоянии виды растений с поверхностным или неглубоким расположением почек возобновления: *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Rubus humilifolius*, *Carex globularis*.

Среди жизненных форм (в смысле Раункиера) лучше всего перенесли пожар гемикриптофиты. Они не снижают возобновления, благодаря почвенному запасу жизнеспособных семян (Chapman, Crow, 1981). На следующий год после пожара наблюдалось увеличение обилия *Stellaria bungeana* (табл. 4, 5), чьи всхожие семена сохраняются во время пожара в нижних слоях гумусового горизонта (Комарова, 1986). Увеличение доли гемикриптофитов произошло также за счет появления на гари относящихся к этой группе пионерных видов трав, в первую очередь — *Chamaenerion angustifolium*.

Сильно пострадали во время пожара хамефиты, имеющие поверхностное расположение почек возобновления (*Vaccinium vitis-idaea*, *Stellaria longifolia*, *Rubus humilifolius*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Cerastium pauciflorum*, *Asarum europaeum*). Геофиты с подземными почками, напротив, долж-

ны быть наиболее устойчивы к воздействию огня (Chapman, Crow, 1981; Mallik, Gimingham, 1983, Reader et al., 1984). Но с точки зрения пожарной устойчивости видов жизненная форма геофитов, по-видимому, — группа сборная. К ней относится, например, такой пожароустойчивый вид как *Equisetum sylvaticum* (Чижов, Санникова, 1978), глубокое расположение корневищ которого позволило виду прекрасно восстановиться и занять на гари одно из доминирующих положений (табл. 3, 4). С другой стороны, к геофитам относятся неустойчивые к пожарам представители таежного мелкотравья — столонообразующие *Adoxa moschatellina* и *Trientalis europaea*, клубнеобразующий *Circaea alpina*, ползучие длиннокорневищные *Listera cordata*, *Maianthemum bifolium*, *Moneses uniflora*. Полного исчезновения не происходит, так как старые части побеговых систем располагаются не только в подстилке, но и в минеральном горизонте почвы (Чижов, Санникова, 1978). Значительное снижение проективного покрытия пожароустойчивых мелких корневищных папоротников *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*, вероятно, вызвано неблагоприятным косвенным действием огня на важные для них экологические факторы (Чижов, Санникова, 1978).

В результате полного исчезновения древесного полога увеличилось обилие светолюбивых видов (*Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis tenuis*, *Epilobium palustre*, *Carex globularis*, *Calamagrostis langsdorffii* и др.). На минерализованных участках почвы ПФП-4 разросся ксеромезофит *Agrostis tenuis* (табл. 3). Обогащение почвы золой при отсутствии конкуренции со стороны корневых систем деревьев за минеральное питание привело к увеличению обилия видов, тяготеющих к более богатым почвам — нитрофильных мезополитрофов (*Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis tenuis*, *Epilobium palustre*, *Carex globularis*, *Calamagrostis langsdorffii* и др.).

### Изменения обилия мохового яруса после ветровала и пожара

Прямая солнечная радиация и возросшая сухость приземного слоя воздуха, а также угнетающее влияние разрастающегося травяно-кустарничкового яруса при отсутствии конкуренции со стороны корневых систем деревьев (Карпов, 1969) привели к уменьшению проективного покрытия зеленых листостебельных мхов на массиве ветровала (табл. 15). Однако, мощный моховой покров обладает высокой сопротивляемостью разрастанию трав: проективное покрытие сфагнума на ПФП-4 после ветровала изменилось незначительно. В ветровальном окне (ПФП-6') и на его границе с пихто-ельником высокотравно-папоротниковым (ПФП-6) обилие мхов стало заметно уменьшаться по сравнению с не пострадавшим участком леса (ПФП-17). Но вывод о снижении



обилия мохового яруса именно в результате ветровала делая рано, поскольку на ПФП, в меньшей степени подвергшихся ветровалу, наметилась такая же тенденция. В дальнейшем необходимо проанализировать влияние метеорологических факторов на динамику обилия мхов.

Моховой ярус является важнейшей частью гаревого фитоценоза, определяет ход растительной сукцессии и изменения органической части почвы (Казакевич и др., 1998). В 1998 г. на ПФП-1 и ПФП-2 моховой покров полностью сгорел (табл. 15). На ПФП-2 прогорание было настолько сильным, что ярус начал восстанавливаться лишь в 2000 г. По-видимому, его восстановление напрямую связано с увеличением на гари проективного покрытия сосудистых растений, создающих благоприятный микроклимат для произрастания мхов. Как и в других случаях, упоминавшихся в литературе (Петров, Груздева, 1979; Казакевич и др., 1998), повсеместно пионером обнаженного грунта и наиболее выжженных участков стали печеночные мхи. Способные жить только во влажных затененных местах (Казакевич и др., 1998), при обсыхании субстрата они были вытеснены листостебельными мхами и травами. На ПФП-4 сфагновые мхи достаточно хорошо сохранились во время пожара. Колебания их проективного покрытия по годам, по-видимому, связаны с меняющимися метеорологическими условиями.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время лесные растительные сообщества Висимского заповедника, подвергшиеся катастрофическому воздействию ветровала и пожара, находятся на начальных этапах восстановительных сукцессий.

Сильнейший стресс, испытанный травяно-кустарничковым ярусом даже ненарушенных в результате ветровала участков биогеоценозов, повлек за собой его коренную структурную перестройку. Наиболее уязвимыми в изменившихся экологических условиях оказались папоротники и таежное мелкотравье. Ранее доминировавшие в коренных лесах, они уступили место вейникам (*Calamagrostis obtusata* и *Calamagrostis langsdorffii*). Причем, экспансия последних происходит из ветровальных окон в граничащие с ними малонарушенные участки леса. В перераспределении экологических ниш постветровальных сообществ участвуют только аборигенные виды растений. В лесах со средним и малым процентом погибших деревьев в течение описываемого периода смены доминантов не зафиксировано, а изменения показателей обилия отдельных видов растений и яруса в целом являются свидетельством его погодичных изменений.

В результате пожара в заповеднике появилась гарь особого типа — по ветровалу. Характер ее зарастания определяется степенью нарушен-

ности растительного покрова и почвы на различных ее участках. Травяно-кустарничковая растительность частично сохранилась в непройденных огнем поймах рек и ручьев заповедника, в местах микровыклинивания грунтовых вод, а ее жизнеспособные подземные побеги, почки возобновления и семена — повсеместно в непрогоревшем гумусовом горизонте почвы влажных микроэкотопов. Вегетационный период года пожара можно назвать инициальной стадией пирогенной сукцессии, характеризующейся интенсивным семенным возобновлением пионерных видов растений, способствовавшим быстрому восстановлению напочвенного покрова. Среди травяно-кустарничковых видов растений на настоящем этапе послепожарной сукцессии постветровальных сообществ доминируют *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis obtusata*, *Calamagrostis langsdorffii* (вейниково-кипрейная стадия).

Сразу после пожара началось возобновление древесных и кустарниковых видов растений, среди которых лидируют *Betula pubescens*, *Rubus idaeus* и *Rubus matsumuranus*. В менее пострадавшем от пожара кедрово-ельнике хвощово-сфагновом появились проростки *Picea obovata*, что определяется близким расположением негоревших материнских деревьев-обсеменителей в пойме р. Сакальи. На гари на месте пихто-ельника большехвостосоково-липнякового наблюдалось интенсивное вегетативное возобновление *Tilia cordata*, в виде короткоксилоризомных многоствольных деревьев, в 2004–2005 гг. достигших генеративного состояния.

До ветровала и пожара большая часть ПФП характеризовалась одинаковым разнообразием травяно-кустарничкового яруса. Исключение составляли березняк злаково-высокотравный и пихто-ельник нагорный, отличающиеся соответственно достоверно большим и меньшим разнообразием яруса. После нарушения лесов заповедника ветровалом разнообразие травяно-кустарничкового яруса на ПФП не изменилось. Разнообразие же растительных сообществ на начальных этапах пирогенной сукцессии достоверно снизилось. ПФП-1 и ПФП-2, с полностью уничтоженным во время пожара напочвенным покровом, на протяжении всех послепожарных лет характеризовались высокой концентрацией доминирования и низкой выровненностью обилий как травяно-кустарничковых, так и древесных и кустарниковых видов растений.

Изменившиеся микроклиматические условия массового ветровала, а также угнетающее влияние разрастающегося травяно-кустарничкового яруса при сниженной конкуренции со стороны корневых систем деревьев привели к уменьшению проективного покрытия зеленых листостебельных мхов. После пожара пионерами обнаженного грунта и наиболее выжженных участков ста-



ли печеночные мхи, постепенно вытесняемые при обсыхании субстрата листостебельными мхами и травами. К понижениям с обнаженной почвой и развитым моховым покровом, оказывающим благоприятное увлажняющее влияние на прорастание семян, приурочено появление на гари древесных пионеров — берез.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алесенков Ю. М., Иванина Н. А. Некоторые итоги стационарных исследований девственных лесов Урала // Исследование лесов Урала: Материалы научных чтений, посвященных памяти Б. П. Колесникова. — Екатеринбург: УрО РАН, 2002. С. 3–5.
- Беляева Н. В. Катастрофический ветровал и изменения травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесах Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 46–62.
- Беляева Н. В. Структура и разнообразие первичнопирогенных сообществ на месте коренных пихто-ельников Среднего Урала. 1. Кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы // Вестник Пермского университета. Вып. 4. Биология. 2001. С. 47–54.
- Беляева Н. В. Фенология цветения травяно-кустарничкового яруса лесных растительных сообществ Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 230–243.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. — Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общей биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Казакевич А. Л., Чернов А. И., Бобров А. А., Трофимов С. Я. Влияние локального низового пожара на почвенный покров ельников (на примере Центрально-Лесного биосферного заповедника) // Лесоведение. 1998. № 6. С. 42–54.
- Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Л.: Наука Ленингр. отд., 1969. 336 с.
- Комарова Т. А. Некоторые особенности развития инициальных видов растений на ранних этапах послепожарных сукцессий // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. — Владивосток, 1980. С. 3–18.
- Комарова Т. А. Роль лесных пожаров в прорастании семян, покоящихся в почве // Экология. 1985. № 6. С. 3–8.
- Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гаях (леса Южного Сихотэ-Алиня). — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т. А. Изменение синузальной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 86–95.
- Комарова Т. А. Анализ состава и структуры популяций в ходе послепожарных демулационных сукцессий в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Биологическое разнообразие лесных экосистем. — М.: Международн. ин-т леса, 1995. С. 259–262.
- Лайвина С. Х. Применение метода точечных квадратов в исследованиях растительных сообществ // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. — Рига: «Зинатне», 1983. С. 94–101.
- Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. (Оперативно-информационные материалы). — М.: Комиссия АН СССР по заповедникам, 1987. 43 с.
- Марина Л. В. Внутриландшафтная активность видов флоры Висимского заповедника (Средний Урал) // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Материалы V рабочего совещания по сравнительной флористике, Ижевск, 1998. — СПб.: БИН РАН, 2000. С. 263–274.
- Мелехов И. С. Лесоведение. — М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Петров В. В., Груздева Л. П. Возобновление растительности на гаях и кострищах в еловых лесах Калининского верхневолжья // Экология растений южной тайги. — Калинин, 1979. С. 75–78.
- Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. — М., Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209–299.
- Сибгатуллин Р. З. Состояние и динамика лесной растительности Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы научной конференции, посвященной 30-летию Висимского заповедника). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 373–394.
- Сибгатуллин Р. З. Сукцессионные процессы в коренных и производных лесах Висимского заповедника после крупномасштабных природных нарушений. В настоящем сборнике.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Состояние и прогноз развития природных комплексов Висимского заповедника под влиянием катастрофического ветровала и пожара. Отчет по научно-исследовательской работе (заключительный). — Екатеринбург, 2000. 111 с. (Рукопись).
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. — СПб.: «Мир и семья», 1995. 992 с.
- Чижов Б. Е., Санникова Н. С. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Лесоведение. 1978. № 5. С. 67–76.
- Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюллетень МОИП, отд. биол. 1978. Т. 83. В. 2. С. 129–137.
- Шиманюк А. П. Дендрология. — М.: «Лесная промышленность», 1974. 264 с.
- Chapman R. R., Crow G. E. Application of Raunkiaer's life form system to plant species survival after fire // Bull. Torrey Bot. Club. 1981. V. 108. № 4. P. 472–478.
- Hobbs R. J., Gimingham C. H. Studies on fire in Scottish heathland communities. II Postfire vegetation development // J. Ecol. 1984. V. 72. № 2. P. 585–610.
- Mallik A. U., Gimingham C. H. Regeneration of heathland plants following burning // Vegetatio. 1983. V. 53. № 1. P. 45–58.

Reader R.J., Mallik A.U., Hobbs R.J., Gimingham C.H. Shoot regeneration after fire or freezing temperatures and its relation to plant life-form for some heathland species // Vegetatio. 1984. V. 55. № 3. P. 181-189.

Trabaud L Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin // Ecol. mediter. 1987. V. 13. № 4. P. 25-37.

Таблица 1

### Характеристика объектов исследований до и после нарушений их ветровалом и пожаром

| ПФП | Площадь, м <sup>2</sup> | Положение в рельефе   | Тип леса  | Год  | Состав древостоя по числу живых деревьев | Число деревьев, шт. га <sup>-1</sup> | Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup> | Доля погибших деревьев, % |
|-----|-------------------------|---|---|------|--|--------------------------------------|--|---------------------------|
| 4   | 200                     | Пологий юго-западный склон долины р. Сакальи, 400 м над ур. моря                            | Кедрово-ельник хвощово-сфагновый, коренной                        | 1994 | 8Е2П, ед. К                              | 2150                                 | 200.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1996 | 5Е3П2К                                   | 650                                  | 44.0                                   | 70                        |
|     |                         |   |   | 1998 | —  | 0                                    | 0.0                                    | 100                       |
| 1   | 400                     | Средняя часть пологого северо-западного склона г. Малый Сутук, 470 м над ур. моря.          | Пихто-ельник крупнопоротниковый, коренной                         | 1994 | 5П5Е                                     | 975                                  | 450.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | —  | 25                                   | 0.2                                    | 97                        |
|     |                         |   |   | 1998 | —  | 0                                    | 0.0                                    | 100                       |
| 2   | 200                     | Очень пологая привершинная часть юго-восточного склона г. Липовый Сутук, 480 м над ур. моря | Пихто-ельник большехвостоосово-липняковый, коренной               | 1994 | 8П2Е+Лп                                  | 800                                  | 240.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | 10П                                      | 300                                  | 18.0                                   | 62                        |
|     |                         |   |   | 1998 | —  | 0                                    | 0.0                                    | 100                       |
| 13  | 1200                    | Очень пологая привершинная часть юго-западного склона г. Липовый Сутук, 480 м над ур. моря  | Елово-березовый большехвостоосово-липняковый, коротко-производный | 1994 | 5Б4Е1П                                   | 1380                                 | 400.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | 6Б3Е1П                                   | 905                                  | 280.0                                  | 35                        |
| 17  | 200                     | Очень пологая верхняя часть северо-западного склона г. Малый Сутук, 560 м над ур. моря      | Пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, коренной                | 1995 | 7П3Е                                     | 800                                  | 457.4                                  | 5                         |
| 6   | 200                     | Очень пологая верхняя часть северо-западного склона г. Малый Сутук, 560 м над ур. моря      | Пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, коренной                | 1994 | 7П3Е                                     | 1100                                 | 370.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | 6П4Е                                     | 950                                  | 132.0                                  | 14                        |
| 6'  | 200                     | Очень пологая верхняя часть северо-западного склона г. Малый Сутук, 560 м над ур. моря      | Пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, коренной                | 1990 | 7П3Е*                                    | 706                                  | 321.3                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | —  | 0                                    | 0.0                                    | 100                       |
| 3   | 200                     | Седловина между гг. Малый и Большой Сутук, 560 м над ур. моря                               | Березняк злаково-высокотравный, длительно-производный             | 1994 | I—10Б, ед. С, Ив; II—10Е                 | 1700                                 | 160.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | I—10Б, ед. С, Ив; II—10Е                 | 1550                                 | 159.0                                  | 9                         |
| 12  | 1050                    | Выровненная плоская вершина г. Большой Сутук, 699 м над ур. моря                            | Пихто-ельник нагорный, коренной                                   | 1994 | 5Е3П2Р                                   | 600                                  | 110.0                                  |                           |
|     |                         |   |   | 1995 | 5Е3П2Р                                   | 600                                  | 110.0                                  | 0                         |

Примечание: Прочерк — все деревья на ПФП погибли; \* — приведены таксационные показатели постоянной пробной площади, расположенной рядом с ПФП-6'.

Таблица 2

## Показатели разнообразия травяно-кустарничкового яруса на ПФП

| Годы  | 1994  | 1995  | 1996  | 1997  | 1998  | 1999  | 2000  | 2001  | 2002  | 2004  | 2005  |
|-------|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| № ПФП | Богатство видов (d)   |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4     | 3.53  | –     | 3.53  | 3.53  | 2.49  | 2.62  | 2.75  | 2.88  | 2.88  | 2.75  | 3.14  |
| 1     | 3.47  | 3.47  | 3.47  | 3.47  | 2.55  | 2.55  | 2.55  | 2.78  | 2.66  | 2.55  | 2.78  |
| 2     | 3.66  | 3.66  | 3.66  | 3.66  | 1.70  | 1.83  | 1.57  | 1.57  | 1.70  | 1.70  | 1.96  |
| 13    | 3.91  | 3.91  | 3.91  | 3.91  | 4.01  | 4.01  | 3.81  | 3.81  | 3.91  | 3.32  | 3.32  |
| 17    | –   | –     | 4.19  | 4.19  | 4.19  | 4.19  | 4.19  | 4.19  | 4.19  | 3.40  | 3.66  |
| 6     | –   | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 3.79  | 3.92  |
| 6'    | –   | –     | 5.10  | 5.10  | 5.23  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 5.10  | 3.01  | 3.01  |
| 3     | 7.20  | 7.20  | 7.20  | 7.20  | 7.20  | 7.20  | 7.20  | 7.33  | 7.20  | 6.67  | 6.67  |
| 12    | 1.89  | –     | 1.89  | 1.89  | 1.89  | 1.89  | 1.89  | 1.89  | 1.89  | 1.59  | 1.39  |
|       | Индекс Симпсона (С)   |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4     | 0.17  | –     | 0.20  | 0.18  | 0.47  | 0.28  | 0.18  | 0.30  | 0.19  | 0.27  | 0.21  |
| 1     | 0.13  | 0.18  | 0.13  | 0.13  | 0.50  | 0.33  | 0.28  | 0.26  | 0.27  | 0.27  | 0.33  |
| 2     | 0.17  | 0.20  | 0.22  | 0.26  | 0.33  | 0.92  | 0.73  | 0.87  | 0.64  | 0.58  | 0.28  |
| 13    | 0.15  | 0.19  | 0.13  | 0.16  | 0.20  | 0.16  | 0.17  | 0.23  | 0.18  | 0.31  | 0.32  |
| 17    | –   | –     | 0.24  | 0.23  | 0.17  | 0.16  | 0.18  | 0.19  | 0.24  | 0.28  | 0.33  |
| 6     | –   | 0.19  | 0.18  | 0.14  | 0.13  | 0.13  | 0.13  | 0.11  | 0.10  | 0.11  | 0.12  |
| 6'    | –   | –     | 0.19  | 0.17  | 0.32  | 0.29  | 0.20  | 0.28  | 0.20  | 0.31  | 0.32  |
| 3     | 0.07  | 0.06  | 0.08  | 0.08  | 0.09  | 0.08  | 0.07  | 0.06  | 0.05  | 0.09  | 0.08  |
| 12    | 0.56  | –     | 0.56  | 0.63  | 0.61  | 0.54  | 0.49  | 0.45  | 0.42  | 0.50  | 0.59  |
|       | Индекс Шеннона–Винера (H')  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4     | 3.02  | –     | 2.76  | 2.99  | 1.62  | 2.44  | 2.92  | 2.24  | 2.82  | 2.45  | 2.76  |
| 1     | 3.13  | 2.77  | 3.24  | 3.26  | 1.52  | 2.01  | 2.22  | 2.40  | 2.17  | 2.08  | 2.05  |
| 2     | 2.87  | 2.80  | 2.40  | 2.61  | 1.70  | 0.30  | 0.90  | 0.45  | 1.21  | 1.29  | 2.33  |
| 13    | 3.17  | 2.86  | 3.29  | 3.30  | 2.93  | 3.19  | 3.21  | 2.86  | 3.10  | 2.52  | 2.46  |
| 17    | –   | –     | 2.48  | 2.37  | 2.84  | 2.93  | 2.89  | 2.82  | 2.51  | 2.31  | 2.16  |
| 6     | –   | 2.93  | 3.15  | 3.35  | 3.37  | 3.38  | 3.38  | 3.62  | 3.64  | 3.56  | 3.47  |
| 6'    | –   | –     | 2.93  | 3.09  | 2.32  | 2.64  | 2.89  | 2.31  | 2.82  | 2.32  | 2.30  |
| 3     | 4.28  | 4.35  | 4.12  | 4.20  | 3.99  | 4.13  | 4.32  | 4.42  | 4.54  | 4.08  | 4.20  |
| 12    | 1.56  | –     | 1.47  | 1.30  | 1.32  | 1.58  | 1.65  | 1.91  | 1.99  | 1.69  | 1.29  |
|       | Индекс Животовского ( $\mu$ , в верхней строке) с ошибкой определения ( $\sigma$ , в нижней строке) |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4     | 10.16   | –     | 8.76  | 10.53 | 4.63  | 7.54  | 10.32 | 7.42  | 9.25  | 7.51  | 8.67  |
|       | 1.28  | –     | 1.59  | 1.41  | 1.14  | 0.98  | 0.86  | 1.08  | 0.90  | 0.80  | 1.08  |
| 1     | 10.43   | 8.82  | 11.27 | 11.69 | 4.73  | 5.53  | 6.31  | 7.89  | 6.29  | 5.24  | 6.30  |
|       | 1.08  | 1.54  | 1.14  | 1.19  | 1.05  | 0.81  | 0.83  | 1.12  | 0.80  | 0.71  | 0.84  |
| 2     | 9.68  | 9.62  | 6.37  | 8.79  | 4.19  | 1.80  | 3.24  | 2.07  | 3.81  | 3.70  | 6.91  |
|       | 1.60  | 1.89  | 1.57  | 1.35  | 6.56  | 0.96  | 0.83  | 0.67  | 0.67  | 0.74  | 1.10  |
| 13    | 12.02   | 9.92  | 12.48 | 13.24 | 10.72 | 12.26 | 12.46 | 11.20 | 12.27 | 9.75  | 9.51  |
|       | 1.94  | 1.82  | 1.85  | 1.57  | 1.65  | 1.54  | 1.49  | 1.51  | 1.66  | 1.60  | 1.45  |
| 17    | –   | –     | 7.47  | 6.70  | 9.43  | 10.13 | 10.24 | 9.88  | 7.44  | 7.28  | 7.06  |
|       | –   | –     | 1.32  | 1.07  | 1.32  | 1.26  | 1.13  | 1.22  | 1.08  | 0.97  | 1.10  |
| 6     | –   | 10.88 | 12.94 | 14.68 | 13.71 | 13.95 | 13.94 | 16.25 | 15.36 | 15.87 | 15.01 |
|       | –   | 1.92  | 1.72  | 1.47  | 1.69  | 1.43  | 1.30  | 1.37  | 1.17  | 1.05  | 1.04  |
| 6'    | –   | –     | 11.17 | 12.14 | 8.36  | 10.54 | 10.98 | 7.25  | 10.42 | 8.14  | 7.92  |
|       | –   | –     | 1.67  | 1.50  | 1.48  | 1.42  | 1.27  | 1.18  | 1.27  | 0.87  | 0.86  |
| 3     | 24.40   | 25.29 | 22.43 | 23.40 | 21.63 | 23.88 | 25.55 | 26.59 | 27.36 | 23.10 | 24.25 |
|       | 2.22  | 2.36  | 2.17  | 2.06  | 2.27  | 2.11  | 1.97  | 2.00  | 1.81  | 1.94  | 2.23  |
| 12    | 5.41  | –     | 4.59  | 4.50  | 4.30  | 5.17  | 5.09  | 6.34  | 6.13  | 5.67  | 3.93  |
|       | 0.94  | –     | 0.90  | 0.85  | 0.85  | 0.92  | 0.83  | 0.78  | 0.76  | 0.73  | 0.71  |

Примечание: прочерк — наблюдения не проводились.

Таблица 3

## Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-4

| Виды                              | Годы | 1994 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Agrostis tenuis</i>            |      |      |      |      | +    | 3.9  | 10.4 | 0.5  | 13.4 | +    | 4.2  |
| <i>Anemonoides altaica</i>        |      | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Bistorta major</i>             |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | +    |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i> |      | +    | +    | +    | +    | +    | 2.0  | 2.0  | 5.5  | 11.0 | 8.4  |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>     |      | 3.0  | 1.5  | 5.4  | 6.5  | 6.4  | 22.3 | 7.0  | 10.9 | 10.5 | 17.8 |
| <i>Carex globularis</i>           |      | 8.5  | 10.5 | 26.2 | 34.2 | 47.8 | 46.5 | 38.0 | 50.2 | 75.0 | 44.4 |
| <i>Carex vaginata</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>      |      | 1.0  | +    | 1.0  | +    | +    | 2.5  | 0.5  | 1.0  | +    | +    |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> |      | +    | +    | +    | +    | 15.3 | 16.3 | 32.5 | 25.9 | 26.0 | 11.7 |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>      |      | +    | 1.0  | 0.5  | +    | 2.0  | 3.0  | +    | 6.0  | 3.0  | 4.7  |
| <i>Dryopteris dilatata</i>        |      | 0.5  | +    | +    |      |      |      |      |      |      | 0.5  |
| <i>Epilobium palustre</i>         |      |      |      |      | +    | +    | 0.5  | 1.0  | 1.5  | +    | +    |
| <i>Equisetum sylvaticum</i>       |      | 31.8 | 20.5 | 3.0  | 3.0  | 11.3 | 30.2 | 3.5  | 20.4 | 14.5 | 7.5  |
| <i>Geum rivale</i>                |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Goodyera repens</i>            |      | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i>    |      | 10.9 | 3.0  | 3.5  |      |      |      | 0.5  | 1.0  | 1.0  | 0.9  |
| <i>Linnaea borealis</i>           |      | 7.0  | 6.0  | 16.8 | 5.0  | 3.4  | 7.9  | 3.5  | 7.0  | 11.5 | 8.4  |
| <i>Listera cordata</i>            |      | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>              |      | +    | +    | 2.5  | 0.5  | +    | 2.0  | 1.0  | 1.0  | +    | +    |
| <i>Maianthemum bifolium</i>       |      | 6.5  | 2.5  | 7.4  | +    | 3.0  | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Milium effusum</i>             |      | +    | +    | +    |      |      | 0.5  | +    | +    | +    | +    |
| <i>Moneses uniflora</i>           |      | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Orthilia secunda</i>           |      | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Oxalis acetosella</i>          |      | 10.0 | 1.0  | 1.0  |      | 2.0  | 1.0  | +    | +    | +    | +    |
| <i>Rubus arcticus</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    |
| <i>Rubus humilifolius</i>         |      | 12.9 | 10.0 | 8.9  | 1.5  | 3.4  | 3.5  | 2.0  | 1.0  | 5.5  | 5.1  |
| <i>Stellaria longifolia</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      | +    |
| <i>Trientalis europaea</i>        |      | 4.0  | 3.0  | 2.0  | 0.5  | +    | 1.0  | 0.5  | +    | 1.0  | +    |
| <i>Vaccinium myrtillus</i>        |      | 1.5  | +    | 0.5  |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i>      |      | 0.5  | 0.5  | 3.0  | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    |
| Общее проективное покрытие яруса  |      | 69.2 | 49.5 | 59.9 | 46.2 | 80.3 | 92.6 | 72.5 | 91.5 | 94.0 | 79.0 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 4

## Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-1

| Виды                                | Годы | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Adoxa moschatellina</i>          |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Agrostis tenuis</i>              |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | 0.5  | +    | 0.5  |
| <i>Anemonoides altaica</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |      | +    |      | +    |
| <i>Athyrium filix-femina</i>        |      | 3.0  | +    | 2.0  | 2.8  | 1.0  | +    | 0.5  | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i>   |      | 1.0  | +    | 10.5 | 13.6 | 14.0 | 16.9 | 16.4 | 7.0  | 44.5 | 58.0 | 74.5 |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>       |      | 22.8 | 13.0 | 23.0 | 28.6 | 3.1  | 4.5  | 8.5  | 11.5 | 6.0  | 26.0 | 13.2 |
| <i>Carex sp.</i>                    |      |      |      |      |      |      |      |      | 1.5  | +    |      | +    |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>        |      | +    | 1.5  | 2.5  | 7.0  | 0.5  | 1.0  | 3.2  | 1.0  | 1.5  | +    | +    |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i>   |      | +    | +    | +    | 0.5  | 0.3  | 20.4 | 27.5 | 38.0 | 56.0 | 56.5 | 30.2 |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Circaea alpina</i>               |      | 5.4  | 2.5  | 7.5  | 3.3  |      |      |      | 0.5  | +    |      |      |
| <i>Cirsium palustre</i>             |      |      |      |      |      | +    | +    | +    | 0.5  | 2.5  | 1.5  | 0.9  |
| <i>Cirsium setosum</i>              |      |      |      |      |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |
| <i>Crepis paludosa</i>              |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |



| Виды                             | Годы | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Deschampsia cespitosa</i>     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Diplazium sibiricum</i>       |      | 23.8 | 9.5  | 20.5 | 8.9  | 0.8  | 1.0  | +    | 1.5  | +    | +    | +    |
| <i>Dryopteris dilatata</i>       |      | 36.1 | 15.0 | 19.5 | 7.5  | 0.5  | +    | 1.1  | 1.5  | 0.5  | +    | 1.9  |
| <i>Epilobium palustre</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |      |
| <i>Equisetum sylvaticum</i>      |      | 20.3 | 8.0  | 33.0 | 29.1 | 47.3 | 72.6 | 66.1 | 32.0 | 35.0 | 27.5 | 23.1 |
| <i>Geranium sylvaticum</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      | +    |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i>   |      | 8.4  | 0.5  | 2.0  | 4.2  | +    | +    | +    | 2.5  | 0.5  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Linnaea borealis</i>          |      | +    | 0.5  | 0.5  | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>             |      | +    | 0.5  | +    | 0.5  | +    | 0.5  | +    | +    | +    | 0.5  | 0.5  |
| <i>Maianthemum bifolium</i>      |      | 4.0  | 0.5  | 1.0  | 0.5  | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Milium effusum</i>            |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Oxalis acetosella</i>         |      | 17.8 | 21.0 | 12.0 | 21.6 | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Paris quadrifolia</i>         |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Phegopteris connectilis</i>   |      | 21.8 | 2.5  | 15.5 | 5.6  |      | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    |
| <i>Poa annua</i>                 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Ranunculus repens</i>         |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | +    |      |
| <i>Rubus humilifolius</i>        |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Stellaria bungeana</i>        |      | 2.5  | +    | 5.5  | 8.0  | 2.6  | 21.9 | 19.6 | 2.5  | 5.0  | 1.5  | 1.4  |
| <i>Stellaria holostea</i>        |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Stellaria longifolia</i>      |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Trientalis europaea</i>       |      | 0.5  | +    | +    | +    |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Viola selkirkii</i>           |      | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | 1.0  | +    | +    |
| Общее проективное покрытие яруса |      | 90.1 | 54.0 | 84.5 | 85.4 | 60.5 | 92.5 | 94.7 | 89.5 | 96.5 | 96.0 | 97.2 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 5

### Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-2

| Виды                              | Годы | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Aegopodium podagraria</i>      |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Agrostis tenuis</i>            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 2.0  |
| <i>Anemonoides altaica</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |      | +    | +    | +    |
| <i>Asarum europaeum</i>           |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i> |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 0.5  |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>     |      | 13.9 | 14.6 | 16.5 | 41.9 | 0.3  | +    | 3.6  | 0.5  | 3.0  | 3.5  | 6.6  |
| <i>Carex digitata</i>             |      | +    | 0.5  | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Carex macroura</i>             |      | 11.4 | 12.1 | 15.0 | 9.4  | +    | +    | 0.5  | 1.5  | 3.0  | 6.0  | 4.1  |
| <i>Carex vaginata</i>             |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>      |      | 1.0  | 0.5  | +    | 1.0  | +    | 0.5  | 0.5  | +    | 0.5  | +    |      |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> |      | +    | +    | +    | +    | +    | 22.6 | 34.9 | 42.5 | 55.0 | 42.5 | 19.4 |
| <i>Cirsium setosum</i>            |      |      |      |      |      | +    | +    |      |      |      |      |      |
| <i>Dryopteris dilatata</i>        |      | 14.4 | 7.0  | 3.5  | 6.4  |      | +    | +    | +    | +    |      | 0.5  |
| <i>Equisetum sylvaticum</i>       |      | 0.5  | +    | +    | +    |      | +    |      |      |      |      |      |
| <i>Fragaria vesca</i>             |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i>    |      | 0.5  | 0.5  | +    | 1.5  |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Linnaea borealis</i>           |      | 2.0  | 1.0  | +    | 2.0  |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>              |      | 0.5  | 2.5  | +    | 3.9  | 0.3  | 0.5  | 0.5  | +    | 2.5  | 1.0  | 1.0  |
| <i>Maianthemum bifolium</i>       |      | 1.5  | 1.5  | 9.0  | 7.4  | 0.3  | +    | 0.5  | +    | 5.0  | 3.0  | 5.6  |
| <i>Melica nutans</i>              |      | 6.9  | 2.5  | 6.0  | 8.4  |      |      |      |      |      |      | +    |
| <i>Moneses uniflora</i>           |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Oxalis acetosella</i>          |      | 11.4 | 2.5  | 1.0  | 3.9  |      | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Paris quadrifolia</i> L.       |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Phegopteris connectilis</i>    |      | 0.5  | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Pulmonaria obscura</i>         |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Rubus saxatilis</i>            |      | +    | +    | +    | +    |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Stellaria bungeana</i>         |      | 0.5  | 1.0  | 2.5  | 2.0  | +    | +    | +    | 1.0  | 0.5  | +    | 0.5  |





|                                     |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Athyrium filix-femina</i>        | 0.5  | 1.5  | 2.9  | 0.5  | 2.4  | 5.7  | 10.5 | 7.5  | 9.9  | 14.1 |
| <i>Cacalia hastata</i>              | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      | +    |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i>   | 1.0  | 3.5  | 1.4  | 8.8  | 9.2  | 5.2  | 25.0 | 30.5 | 30.2 | 29.8 |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>       | 4.0  | 11.5 | 26.0 | 25.5 | 29.1 | 36.1 | 35.5 | 33.0 | 30.7 | 35.4 |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i>   | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | 0.5  | +    |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Cicerbita uralensis</i>          | +    | +    | +    | +    | 1.0  | +    | +    | +    | +    | 1.0  |
| <i>Circaea alpina</i>               | +    | +    | 1.9  | 1.0  | 2.4  | 3.6  | 8.5  | 4.5  | 0.5  | 0.5  |
| <i>Cirsium heterophyllum</i>        | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Corydalis bulbosa</i>            | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Diplazium sibiricum</i>          | 1.0  | 2.5  | 5.3  | 2.9  | 1.9  | 8.2  | 12.0 | 27.0 | 14.4 | 15.7 |
| <i>Dryopteris dilatata</i>          | 19.4 | 37.0 | 32.2 | 19.6 | 17.5 | 32.0 | 28.0 | 18.0 | 26.7 | 31.3 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i>         | 1.0  | 1.0  | 1.4  | 0.5  | +    | +    | 2.5  | 0.5  | 1.5  | 3.0  |
| <i>Geranium sylvaticum</i>          | +    | 1.0  | +    | 0.5  | 0.5  | +    | 2.5  | 8.0  | 2.5  | 3.0  |
| <i>Lamium album</i>                 | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>                | +    | +    | 0.5  | +    | +    | 1.5  | +    | +    |      |      |
| <i>Maianthemum bifolium</i>         | +    | 2.0  | 1.0  | +    | 1.9  | 1.5  | +    | 2.0  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Melica nutans</i>                | +    | +    | 0.5  | +    | 0.5  | 0.5  | +    | +    |      |      |
| <i>Milium effusum</i>               | 3.0  | 5.0  | 14.4 | 7.4  | 20.9 | 29.4 | 12.5 | 36.0 | 11.9 | 13.6 |
| <i>Myosotis sylvatica</i>           | 1.5  | +    | 1.0  | 1.0  | 7.3  | 1.5  | 1.0  | 8.0  | 3.0  | 2.0  |
| <i>Oxalis acetosella</i>            | 12.4 | 10.0 | 19.2 | 8.8  | 13.6 | 21.1 | 10.0 | 8.0  | 5.0  | 7.1  |
| <i>Paris quadrifolia</i>            | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    |
| <i>Phegopteris connectilis</i>      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Pulmonaria obscura</i>           | 4.0  | 2.5  | 1.4  | 5.9  | 8.7  | 6.2  | 2.5  | 9.5  | 8.4  | 7.1  |
| <i>Senecio nemorensis</i>           | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Stachys sylvatica</i>            | 1.5  | 1.0  | 1.4  | 1.0  | 0.5  | 1.0  | 1.5  | 2.5  | 3.0  | 0.5  |
| <i>Stellaria nemorum</i>            | 22.9 | 17.5 | 26.4 | 16.7 | 32.5 | 26.8 | 12.5 | 33.5 | 16.3 | 5.6  |
| <i>Thalictrum minus</i>             | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | 0.5  | 0.5  |
| <i>Trientalis europaea</i>          | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | 1.0  | +    | 0.5  | +    |
| <i>Valeriana wolgensis</i>          | +    | 0.5  | 0.5  | +    | +    | 1.0  | 1.0  | 6.0  | 1.5  | 0.5  |
| <i>Veratrum lobelianum</i>          | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | 0.5  | +    |
| <i>Viola selkirkii</i>              | +    | 3.0  | 4.8  | 2.5  | 1.0  | 2.6  | 3.5  | 1.0  | 2.0  | 1.0  |
| Общее проективное покрытие яруса    | 56.7 | 80.0 | 91.3 | 79.9 | 91.3 | 96.4 | 97.0 | 99.5 | 95.0 | 94.9 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 9

### Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-6'

| Виды                                | Годы | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Aconitum septentrionale</i>      |      | 1.0  | 2.0  | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Adoxa moschatellina</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Aegopodium podagraria</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Ajuga reptans</i>                |      | 1.0  | 1.0  | 1.5  | 2.0  | 1.0  | 1.5  | 2.0  | 0.5  | 1.0  |
| <i>Anemonoides altaica</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Asarum europaeum</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Athyrium filix-femina</i>        |      | +    | 1.0  | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    |
| <i>Cacalia hastata</i>              |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i>   |      | 1.5  | 10.3 | 24.5 | 9.9  | 11.8 | 17.5 | 35.5 | 16.3 | 19.8 |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>       |      | 30.5 | 44.6 | 58.7 | 69.8 | 65.7 | 69.0 | 60.5 | 68.9 | 75.1 |
| <i>Carex sp.</i>                    |      |      |      | 1.5  |      |      |      |      |      |      |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 1.0  | 1.0  |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i>   |      | +    | +    | +    | 0.5  | 1.0  | +    | 0.5  | +    | +    |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Cicerbita uralensis</i>          |      | 1.0  | 1.5  | +    | +    | 1.0  | +    | 0.5  | +    | +    |
| <i>Circaea alpina</i>               |      | 0.5  | 0.5  | 3.1  | 2.0  | 1.5  | +    | 2.5  | +    | 0.5  |
| <i>Corydalis bulbosa</i>            |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Diplazium sibiricum</i>          |      | 4.5  | 5.9  | 4.1  | 10.4 | 18.1 | 10.0 | 20.0 | 9.2  | 9.6  |



| Виды                             | Годы | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Dryopteris dilatata</i>       |      | 17.0 | 21.1 | 7.1  | 10.9 | 23.0 | 38.5 | 13.0 | 26.0 | 12.7 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i>      |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Equisetum sylvaticum</i>      |      | +    | 2.9  | 0.5  | 2.0  | 2.9  | +    | 0.5  |      |      |
| <i>Geranium sylvaticum</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Lamium album</i>              |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>             |      | +    | +    | 0.5  | +    | 0.5  | +    | 0.5  |      |      |
| <i>Maianthemum bifolium</i>      |      | 0.5  | 2.5  | +    | 1.5  | 2.9  | +    | 2.5  | 2.0  | 0.5  |
| <i>Melica nutans</i>             |      | 5.5  | 0.5  | +    | 1.0  | 1.0  | +    | +    |      |      |
| <i>Milium effusum</i>            |      | 7.5  | 15.2 | +    | 9.4  | 15.2 | 1.5  | 13.5 | 4.6  | 8.1  |
| <i>Myosotis sylvatica</i>        |      | 0.5  | 2.5  | 1.5  | 1.5  | 0.5  | +    | 1.5  | 0.5  | 1.0  |
| <i>Oxalis acetosella</i>         |      | 3.5  | 6.9  | +    | 2.0  | 4.4  | 3.0  | 1.5  | 0.5  | 0.5  |
| <i>Paris quadrifolia</i>         |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    |
| <i>Phegopteris connectilis</i>   |      | +    | +    | +    | +    | +    | 1.0  | +    |      |      |
| <i>Pulmonaria obscura</i>        |      | 1.5  | 1.0  | 1.0  | +    | 0.5  | +    | 1.5  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Senecio nemorensis</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Stachys sylvatica</i>         |      | 1.0  | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Stellaria nemorum</i>         |      | 25.0 | 15.2 | 6.6  | 13.4 | 23.5 | 11.0 | 12.5 | 5.1  | 9.1  |
| <i>Thalictrum minus</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Trientalis europaea</i>       |      | +    | +    | +    | 0.5  | 1.5  | 1.5  | 2.0  | 0.5  | 0.5  |
| <i>Valeriana wolgensis</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Veratrum lobelianum</i>       |      | 1.0  | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Viola selkirkii</i>           |      | +    | 0.5  | 2.6  | 1.0  | +    | 1.5  | +    | 0.5  | 1.0  |
| Общее проективное покрытие яруса |      | 80.5 | 86.8 | 89.3 | 92.1 | 96.6 | 96.0 | 98.0 | 96.4 | 93.9 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 10

### Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-3

| Виды                              | Годы | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Achillea millefolium</i>       |      | 0.5  | 0.9  | 0.5  | 0.7  | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Aconitum septentrionale</i>    |      | 1.9  | 2.6  | 2.5  | 3.7  | 3.2  | 3.0  | 8.9  | 6.0  | 8.5  | 8.0  | 3.7  |
| <i>Aegopodium podagraria</i>      |      | 9.6  | 6.1  | 12.5 | 3.7  | 4.2  | 6.5  | 7.6  | 11.5 | 11.5 | 10.0 | 6.0  |
| <i>Agrostis tenuis</i>            |      | 3.8  | 11.4 | 4.0  | 3.0  | 6.5  | 4.5  | 4.9  | 7.0  | 8.5  | 1.0  | 1.9  |
| <i>Ajuga reptans</i>              |      | 10.6 | 7.0  | 2.5  | 3.0  | 0.9  | 0.5  | 2.2  | 4.5  | 4.5  | 4.5  | 6.0  |
| <i>Alchemilla sp.</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Anemonoides altaica</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Angelica sylvestris</i>        |      | 0.5  | +    | 1.5  | 1.5  | +    | +    | 0.4  | 0.5  | 4.5  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Anthriscus sylvestris</i>      |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Asarum europaeum</i>           |      | 3.8  | 2.6  | 1.5  | 1.5  | 2.8  | 1.0  | 3.1  | 2.5  | 3.5  | 2.0  | 1.9  |
| <i>Athyrium filix-femina</i>      |      | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i> |      | 2.9  | 1.3  | 4.5  | 5.2  | 4.6  | 4.5  | 8.0  | 7.5  | 11.0 | 6.0  | 8.4  |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>     |      | 1.9  | 2.6  | 1.5  | 6.0  | 12.0 | 24.9 | 25.8 | 16.5 | 20.0 | 29.5 | 15.8 |
| <i>Carex macroura</i>             |      | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | 2.0  | +    | +    | 1.9  |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>      |      | 5.3  | 10.0 | 5.5  | 8.2  | 10.2 | 19.9 | 16.9 | 10.5 | 10.5 | 4.5  | 6.5  |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> |      | +    | 0.4  | +    | +    | +    | 1.0  | +    | 0.5  | 1.5  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Cicerbita uralensis</i>        |      | 3.8  | 3.5  | 5.5  | 5.2  | 2.3  | 4.5  | 5.3  | 5.5  | 13.0 | 4.5  | 3.3  |
| <i>Cirsium heterophyllum</i>      |      | 11.5 | 12.7 | 21.0 | 18.7 | 20.8 | 11.4 | 15.1 | 16.0 | 18.0 | 9.5  | 9.8  |
| <i>Dactylis glomerata</i>         |      | +    | 1.3  | 3.5  | 2.2  | +    | 1.5  | +    | 1.5  | 2.0  | +    | +    |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>      |      | 19.2 | 14.8 | 20.0 | 21.6 | 17.6 | 15.9 | 18.7 | 11.5 | 13.0 | 10.5 | 5.1  |
| <i>Dryopteris dilatata</i>        |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Festuca sp.</i>                |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |      |      |
| <i>Fragaria vesca</i>             |      | 2.9  | 3.5  | 2.5  | +    | 2.3  | 3.0  | 1.3  | 3.5  | 2.5  | 3.0  | 0.5  |
| <i>Gagea sp.</i>                  |      |      |      |      |      |      |      |      | +    |      |      |      |
| <i>Geranium sylvaticum</i>        |      | 3.8  | 3.1  | 5.0  | 8.2  | 5.1  | +    | 7.1  | 7.0  | 18.0 | 8.5  | 3.7  |
| <i>Hieracium sp.</i>              |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.9  | 4.0  | 3.0  | +    | +    |

| Виды                             | Годы | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Lathyrus gmelinii</i>         |      | 3.4  | 0.4  | 1.5  | 5.2  | +    | 2.0  | 1.3  | +    | 8.0  | 1.0  | 0.9  |
| <i>Lathyrus vernus</i>           |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Leucanthemum vulgare</i>      |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Luzula pilosa</i>             |      | +    | 1.7  | 1.0  | 0.7  | 0.9  | 1.5  | 4.0  | 1.5  | 1.0  | 1.0  | 0.9  |
| <i>Lycopodium sp.</i>            |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Maianthemum bifolium</i>      |      | 0.5  | 0.9  | 1.0  | 3.7  | 0.5  | 1.0  | 1.3  | 0.5  | 0.5  | +    | 2.3  |
| <i>Melampyrum pratense</i>       |      | 0.5  | +    | +    | +    | +    | +    | 1.3  | 0.5  | +    | 5.5  | 1.9  |
| <i>Melica nutans</i>             |      | 22.1 | 14.4 | 22.5 | 29.1 | 21.3 | 20.4 | 19.1 | 27.0 | 10.0 | 33.5 | 23.3 |
| <i>Milium effusum</i>            |      | 9.1  | 7.9  | 9.5  | 7.5  | 4.6  | 9.5  | 4.0  | 8.0  | 16.0 | 7.5  | +    |
| <i>Myosotis sylvatica</i>        |      | 5.3  | 2.2  | 4.0  | 0.7  | 1.4  | 0.5  | 0.4  | +    | 1.5  | 2.5  | 1.9  |
| <i>Oxalis acetosella</i>         |      | 1.9  | 1.7  | +    | 0.7  | 0.5  | 0.5  | 2.2  | 1.0  | 0.5  | 1.5  | +    |
| <i>Phegopteris connectilis</i>   |      | +    | 0.4  | +    | +    | 0.5  | 1.0  | 2.2  | 0.5  | +    | 1.0  | +    |
| <i>Picris hieracioides</i>       |      | 2.4  | 1.3  | 2.5  | 4.5  | +    | 1.5  | 4.4  | 2.0  | 3.5  | 3.5  | 3.3  |
| <i>Platanthera bifolia</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Pleurospermum uralense</i>    |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.9  |
| <i>Poa sp.</i>                   |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Potentilla erecta</i>         |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Prunella vulgaris</i>         |      | +    | +    | +    | 5.2  | 1.4  | 1.0  | 0.9  | 1.5  | 3.0  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Pulmonaria obscura</i>        |      | 2.4  | 3.9  | 5.0  | 4.5  | 4.2  | 7.0  | 5.8  | 9.5  | 8.0  | 4.0  | 5.6  |
| <i>Ranunculus cassubicus</i>     |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Solidago virgaurea</i>        |      | 2.4  | 3.1  | 2.0  | 0.7  | 1.4  | 1.0  | 1.8  | 2.5  | 0.5  | 1.5  | 1.4  |
| <i>Stellaria bungeana</i>        |      | 1.4  | +    | +    | 0.7  | 0.9  | 1.5  | 0.4  | 0.5  | +    | 0.5  | +    |
| <i>Stellaria holostea</i>        |      | 1.4  | 1.7  | 2.0  | 5.2  | 0.5  | 4.0  | 2.2  | 6.0  | 6.5  | +    | 0.5  |
| <i>Thalictrum minus</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Trientalis europaea</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | 2.0  | 1.3  | 0.5  | +    | 0.5  | +    |
| <i>Trollius europaeus</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  |
| <i>Valeriana wolgensis</i>       |      | 3.8  | 0.9  | +    | +    | 0.5  | 1.0  | 1.3  | 2.0  | 3.5  | 1.0  | 0.5  |
| <i>Veratrum lobelianum</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Veronica chamaedrys</i>       |      | 6.3  | 4.8  | 5.5  | 6.7  | 3.2  | 3.5  | 7.6  | 7.0  | 3.5  | 2.0  | 5.1  |
| <i>Viola canina</i>              |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Viola mirabilis</i>           |      | 1.0  | 1.3  | 0.5  | +    | 0.5  | 0.5  | +    | +    | 2.5  | +    | +    |
| Общее проективное покрытие яруса |      | 82.7 | 80.3 | 89.5 | 85.1 | 87.5 | 91.0 | 95.6 | 95.0 | 97.0 | 92.5 | 77.7 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 11

### Проективное покрытие (%) видов травяно-кустарничкового яруса на ПФП-12

| Виды                              | Годы | 1994 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Aconogonon alpinum</i>         |      | 4.1  | +    | +    | 1.0  | 0.5  | 0.5  | 2.0  | 5.0  | 7.0  | 4.0  |
| <i>Anemonoides altaica</i>        |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Athyrium filix-femina</i>      |      | 0.6  | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i> |      |      |      |      |      |      |      |      |      | 1.5  | +    |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i>  |      | 57.6 | 55.5 | 65.3 | 62.8 | 57.5 | 65.6 | 79.4 | 79.5 | 77.0 | 59.5 |
| <i>Carex digitata</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      | +    |
| <i>Carex sp.</i>                  |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Dryopteris dilatata</i>        |      | 2.9  | 5.0  | 3.6  | 4.5  | 3.0  | 9.7  | 7.4  | 7.0  | 10.5 | 9.5  |
| <i>Dryopteris filix-mas</i>       |      | 0.6  | 0.5  | 2.0  | +    | +    | 3.6  | 7.4  | 1.0  | +    | +    |
| <i>Linnaea borealis</i>           |      | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Luzula pilosa</i>              |      | +    | +    | 0.5  | +    | 1.0  | +    | 1.0  | +    | 0.5  | 0.5  |
| <i>Maianthemum bifolium</i>       |      | 2.9  | 5.5  | 1.5  | 2.5  | 5.5  | 2.6  | 2.5  | 6.0  | 1.5  | +    |
| <i>Milium effusum</i>             |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | 1.5  | +    | 0.5  | +    |
| <i>Oxalis acetosella</i>          |      | 3.5  | 4.5  | 5.1  | 6.0  | 2.5  | 9.2  | 11.8 | 9.0  | 7.0  | 2.0  |
| <i>Paris quadrifolia</i>          |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| <i>Phegopteris connectilis</i>    |      | 0.6  | +    | 0.5  | +    | 1.5  | 0.5  | 1.0  | 4.5  | 0.5  | 1.0  |
| <i>Solidago virgaurea</i>         |      | +    | 0.5  | +    | +    | +    | 0.5  | +    | +    |      | +    |
| <i>Trientalis europaea</i>        |      | 2.9  | 1.0  | 0.5  | 0.5  | 2.0  | +    | 1.0  | 9.5  | 2.0  | +    |

| Виды                             | Годы | 1994 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Vaccinium myrtillus</i>       |      | 1.7  | 3.0  | 4.1  | 3.5  | 5.5  | 3.6  | 6.9  | 4.0  | 2.5  | 2.0  |
| <i>Veratrum lobelianum</i>       |      | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |      |
| Общее проективное покрытие яруса |      | 69.8 | 65.5 | 74.0 | 73.9 | 72.5 | 78.5 | 91.7 | 88.5 | 90.0 | 70.5 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал.

Таблица 12

## Средняя максимальная высота (см) травостоя на ПФП

| ПФП | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 4   | 19,9 | —    | 19,7 | 15,5 | 21,8 | 27,5 | 54,6 | 30,1 | 44,9 | 37,8 | 39,8 |
| 1   | 39,0 | 11,1 | 36,0 | 40,2 | 26,8 | 49,4 | 76,8 | 45,1 | 68,2 | 57,8 | 60,7 |
| 2   | 15,5 | 8,9  | 13,9 | 33,4 | 14,9 | 26,0 | 52,8 | 54,9 | 57,6 | 56,0 | 37,5 |
| 13  | 12,8 | 8,8  | 11,9 | 17,2 | 13,3 | 19,3 | 21,3 | 15,1 | 20,4 | 14,4 | 17,9 |
| 17  | —    | —    | 27,5 | 32,9 | 22,1 | 28,4 | 41,4 | 28,8 | 39,4 | 30,6 | 49,2 |
| 6   | —    | 8,9  | 29,2 | 37,0 | 23,8 | 34,9 | 51,3 | 52,7 | 63,6 | 52,7 | 67,6 |
| 6'  | —    | —    | 27,6 | 50,9 | 40,6 | 58,7 | 63,6 | 55,3 | 68,1 | 48,7 | 68,4 |
| 3   | 24,1 | 13,3 | 26,6 | 31,8 | 18,5 | 24,2 | 30,3 | 25,7 | 40,2 | 22,2 | 21,5 |
| 12  | 28,5 | —    | 19,0 | 32,1 | 19,6 | 18,9 | 27,3 | 30,3 | 32,6 | 32,9 | 44,0 |

Примечание: прочерк — наблюдения не проводились; курсив — измерения проводились по высоте всех, в том числе древесных и кустарниковых видов растений.

Таблица 13

## Показатели разнообразия растительных сообществ (с учетом всех видов) на ПФП, подвергшихся массовому ветровалу и пожару

| Годы   | 1994                | 1995  | 1996  | 1997  | 1998 | 1999 | 2000  | 2001 | 2002  | 2004  | 2005  |
|--|---------------------|-------|-------|-------|------|------|-------|------|-------|-------|-------|
| № ПФП  | Богатство видов (d) |       |       |       |      |      |       |      |       |       |       |
| 4  | 4.58                | -     | 4.58  | 4.58  | 3.01 | 3.27 | 3.40  | 3.66 | 3.79  | 3.66  | 3.92  |
| 1  | 4.74                | 4.74  | 4.74  | 4.74  | 3.24 | 3.24 | 3.24  | 3.47 | 3.35  | 3.12  | 3.35  |
| 2  | 5.49                | 5.49  | 5.49  | 5.49  | 2.62 | 2.88 | 2.62  | 2.62 | 2.88  | 2.75  | 3.14  |
| Индекс Симпсона (С)  |                     |       |       |       |      |      |       |      |       |       |       |
| 4  | 0.14                | -     | 0.16  | 0.15  | 0.46 | 0.24 | 0.17  | 0.26 | 0.15  | 0.22  | 0.18  |
| 1  | 0.10                | 0.15  | 0.11  | 0.12  | 0.37 | 0.25 | 0.21  | 0.21 | 0.21  | 0.21  | 0.26  |
| 2  | 0.10                | 0.13  | 0.14  | 0.19  | 0.48 | 0.42 | 0.41  | 0.41 | 0.35  | 0.35  | 0.30  |
| Индекс Шеннона-Винера (H')   |                     |       |       |       |      |      |       |      |       |       |       |
| 4  | 3.27                | -     | 3.18  | 3.33  | 1.73 | 2.72 | 3.09  | 2.54 | 3.23  | 2.83  | 2.99  |
| 1  | 3.57                | 3.06  | 3.43  | 3.44  | 1.96 | 2.40 | 2.63  | 2.65 | 2.53  | 2.43  | 2.35  |
| 2  | 3.53                | 3.39  | 3.08  | 3.15  | 1.41 | 1.44 | 1.63  | 1.49 | 1.90  | 1.94  | 2.36  |
| Индекс Животовского (μ, в верхней строке) с ошибкой определения (σ, в нижней строке) |                     |       |       |       |      |      |       |      |       |       |       |
| 4  | 12.76               | -     | 12.16 | 13.79 | 5.34 | 9.46 | 12.01 | 9.41 | 12.74 | 10.33 | 10.36 |
|  | 1.44                | -     | 1.97  | 1.75  | 1.34 | 1.17 | 1.03  | 1.32 | 1.11  | 0.98  | 1.27  |
| 1  | 14.44               | 11.69 | 13.76 | 14.27 | 6.23 | 7.23 | 8.10  | 9.36 | 8.00  | 6.75  | 7.41  |
|  | 1.33                | 1.96  | 1.47  | 1.55  | 1.21 | 0.93 | 0.90  | 1.13 | 0.88  | 0.79  | 0.91  |
| 2  | 15.19               | 14.79 | 11.17 | 13.35 | 4.20 | 3.68 | 4.71  | 3.88 | 5.71  | 6.05  | 8.02  |
|  | 1.97                | 2.42  | 2.14  | 1.85  | 2.53 | 1.07 | 0.80  | 0.77 | 0.77  | 0.84  | 1.13  |

Примечание: прочерк — наблюдения не проводились.

Таблица 14

## Проективное покрытие (%) древесных и кустарниковых видов растений на ПФП после пожара

|                       | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----------------------|------|------|------|------|------|------|------|
| ПФП-4                 |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Abies sibirica</i> | +    | +    | +    | 1.0  | 5.5  | 2.0  | 0.9  |

|  |      |      |      |      |      |      |      |
|--|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Betula pubescens</i>                        | 1.0  | 7.4  | 6.4  | 6.5  | 12.9 | 12.5 | 11.2 |
| <i>Lonicera pallasii</i>                       |      |      |      |      | 1.0  |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                           |      |      |      | +    | 1.0  | 3.5  | +    |
| <i>Pinus sibirica</i>                          | +    | 1.0  | 0.5  | 0.5  | +    | +    | +    |
| <i>Rubus idaeus</i>                            |      |      |      |      |      | 0.5  |      |
| <i>Rubus idaeus</i> + <i>R. matsumuranus</i> * | +    | +    | +    |      |      |      |      |
| <i>Rubus matsumuranus</i>                      | +    | +    | +    | +    | 2.0  | +    | +    |
| <i>Salix sp.</i>                               |      | 0.5  | 0.5  | +    | +    | 0.5  | +    |
| Общее проективное покрытие древесных           | 1.0  | 7.9  | 7.4  | 8.0  | 20.4 | 18.5 | 12.1 |
| Средняя максимальная высота древесных          | -    | -    | -    | 23.9 | -    | 49.9 | 76.3 |
| <b>ПФП-1</b>                                   |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Betula pubescens</i>                        | +    | +    | +    | 0.5  | 0.5  | +    | +    |
| <i>Lonicera pallasii</i>                       |      |      |      |      |      | +    | +    |
| <i>Padus avium</i>                             | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Rosa acicularis</i>                         | 0.5  | 3.0  | 6.3  | 1.5  | 1.5  | 2.0  | +    |
| <i>Rubus idaeus</i>                            |      |      |      | 9.5  | 2.0  | 3.5  | 10.4 |
| <i>Rubus idaeus</i> + <i>R. matsumuranus</i> * | 13.2 | 24.4 | 40.2 |      |      |      |      |
| <i>Rubus matsumuranus</i>                      |      |      |      | 32.5 | 37.5 | 28.0 | 17.0 |
| <i>Sambucus sibirica</i>                       | +    | +    | +    | +    | +    |      |      |
| Общее проективное покрытие древесных           | 13.7 | 27.4 | 45.0 | 43.5 | 41.0 | 32.5 | 26.9 |
| Средняя максимальная высота древесных          | -    | -    | -    | 41.3 | -    | 29.5 | 32.9 |
| <b>ПФП-2</b>                                   |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Betula pubescens</i>                        | +    | +    | +    | +    | +    | 1.0  | 0.5  |
| <i>Betula pendula</i>                          | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Padus avium</i>                             | +    | +    | +    | +    | +    | +    | +    |
| <i>Rosa acicularis</i>                         |      |      |      |      | 0.5  | 1.0  | +    |
| <i>Rubus idaeus</i>                            |      |      |      | 22.5 | 7.0  | 16.5 | 10.2 |
| <i>Rubus idaeus</i> + <i>R. matsumuranus</i> * | 5.8  | 28.1 | 56.9 |      |      |      |      |
| <i>Rubus matsumuranus</i>                      |      |      |      | 25.5 | 51.5 | 32.5 | 32.1 |
| <i>Salix caprea</i>                            | +    | +    | +    | +    | +    | 0.5  | +    |
| <i>Sambucus sibirica</i>                       |      | +    | +    | +    | +    |      |      |
| <i>Sorbus sibirica</i>                         |      |      |      |      |      |      | +    |
| <i>Tilia cordata</i>                           | 2.5  | 4.0  | 7.2  | 6.5  | 7.5  | 2.0  | 4.1  |
| Общее проективное покрытие древесных           | 8.3  | 32.2 | 61.0 | 51.0 | 63.0 | 53.5 | 45.4 |
| Средняя максимальная высота древесных          | -    | -    | -    | 44.8 | -    | 30.2 | 41.0 |

Примечание: пустая ячейка — вид на ПФП отсутствовал; + — вид на ПФП присутствовал, но в учет точечным методом не попал; прочерк — измерения не проводились; \* — в 1998–2000 гг. покрытие малины измерялось без разделения по видам.

Таблица 15

#### Общее проективное покрытие (%) мохового яруса на ПФП

| ПФП | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2004 | 2005 |
|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 4   | —    | —    | 77.5 | 72.8 | 59.3 | 60.6 | 29.7 | 61.5 | 69.7 | 74.0 | 78.5 |
| 1   | 66.3 | 49.5 | 36.5 | 36.2 | 0.0  | 36.8 | 23.3 | 49.0 | 25.0 | 19.0 | 20.3 |
| 2   | 40.6 | 31.2 | 3.5  | 21.7 | 0.0  | 0.0  | 1.5  | 6.5  | 23.0 | 30.5 | 36.7 |
| 13  | 20.5 | 17.7 | 17.5 | 20.0 | 17.3 | 11.0 | 10.2 | 5.5  | 7.5  | 8.5  | 13.2 |
| 17  | —    | —    | 21.5 | 43.2 | 30.5 | 21.7 | 31.1 | 33.5 | 42.0 | 50.8 | 24.1 |
| 6   | —    | 52.7 | 31.5 | 52.9 | 23.0 | 19.9 | 19.1 | 12.0 | 10.5 | 14.4 | 15.2 |
| 6'  | —    | —    | 15.5 | 53.4 | 31.1 | 24.8 | 22.1 | 23.5 | 21.0 | 12.8 | 13.7 |
| 3   | —    | 42.8 | 18.5 | 41.0 | 32.4 | 34.3 | 28.9 | 21.0 | 30.5 | 24.5 | 14.9 |
| 12  | -    | -    | 27.0 | 29.1 | 26.1 | 22.0 | 31.3 | 12.7 | 13.0 | 9.5  | 13.0 |

Примечание: прочерк — наблюдения не проводились.



УДК 591.431.4+599.323.43 (470.5)

## Одонтологические характеристики полевков рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850) Висимского заповедника

А. В. Бородин, Ю. А. Давыдова, М. А. Елькина

Институт экологии растений и животных УрО РАН;

bor@ipae.uran.ru, davidova@ipae.uran.ru, elf13z@mail.ru

Изучены одонтологические (морфотипические и размерные) характеристики полевков рода *Clethrionomys*, отловленных с 1997 по 2004 годы на территории Висимского заповедника (Средний Урал). Для 3 видов полевков (*Clethrionomys rufocanus*, *Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*) описаны морфотипы третьего верхнего (МЗ/) и первого нижнего (m/1) зубов по степени слияния дентиновых полей жевательной поверхности. На примере красно-серой полевки (*Cl. rufocanus*) проанализирована связь морфотипических и размерных характеристик моляров (МЗ/и m/1) с полом, возрастом животного и фазой популяционного цикла. Выявлена зависимость морфотипических и размерных характеристик от индивидуального возраста животного. Показано, что правомерно проводить сравнения только в пределах возрастных или онтогенетических классов. Без учета возраста животного за всеми полученными данными будут стоять различия в возрастной структуре популяции

**Ключевые слова:** *Clethrionomys*, одонтологические признаки, морфотип, возрастные различия, половой диморфизм, динамика численности популяции.

Полевки рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850), имеющие широкое распространение, являются типичными представителями Уральской фауны. В настоящее время виды из рода лесных полевков имеют ярко выраженную экологическую специфику, циклический характер динамики численности, а также различия в стациальных предпочтениях, что определяет высокое значение представителей этого рода и позволяет рассматривать их как индикаторные формы при экологических, палеонтологических и биостратиграфических исследованиях (Бородин, 1992, 1995; Бородин и др., 2005; Кшнясев, Давыдова, 2005). Одонтологические признаки широко используются в работах, связанных как с видовой идентификацией ископаемых остатков, так и с анализом уровня морфологической внутри и межвидовой дифференциации современных полевков. Корректность выводов зависит от адекватности интерпретации морфологических показателей. В связи с этим крайне важны данные, позволяющие оценить уровень возрастной и половой изменчивости этих признаков. Для лесных полевков подобная информация имеет первостепенное значение, поскольку, для них характерно наличие переходных форм в морфологических характеристиках зубной системы отдельных видов на фоне очень высокой возрастной изменчивости признаков. На территории Висимского государственного природного биосферного заповедника обитают три вида лесных полевков (*Cl. rufocanus*, *Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*), что позволяет исключить влияние географической изменчивости при межвидовых сравнениях.

Изучение одонтологических характеристик лесных полевков проводилось на современном ма-

териале, собранном на стационарном участке в Висимском заповеднике (57°22' СШ и 59°50' ВД, 600 м н. у. м., южная темнохвойная тайга, Средний Урал, Сутукский низкогорно-кряжевый район). Благодаря многолетнему сотрудничеству с заповедником данная популяция изучалась Ю. А. Давыдовой на протяжении 9 лет, что дает возможность оценить изменчивость одонтологических характеристик у животных, отловленных на разных фазах динамики численности с учетом пола и относительного возраста.

В данной работе проанализированы признаки третьего верхнего (МЗ/) и первого нижнего (m/1) щечных зубов, которые являются традиционными объектами для описания межвидовых и внутривидовых различий и характеристики изменчивости (Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005).

Статистический анализ выполнен в программе STATISTICA™ v. 5.11.

### МОРФОТИПИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗУБОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Морфотипические особенности жевательной поверхности зубов полевков обуславливаются конфигурацией края зуба (формой дентиновых призм, окружающей их эмалью) и степенью слияния дентиновых полей на жевательной поверхности.

#### Оценка степени слияния дентиновых полей

Дентиновые поля жевательной поверхности (рис. 1) могут быть слиты друг с другом в различных сочетаниях за счет неполного разделения призм коронки. В данной работе для формализации этого показателя использована система выделения морфотипов m/1 лесных полевков на осно-

вании регистрации слияния между парами петель (НЛ-Т1, Т1-Т2, Т2-Т3, Т3-Т4, Т4-Т5, Т5-ПНП), предложенная Нитхаммером (Niethammer, 1984). Выделяются два условно дискретных варианта соединения дентиновых полей: полное разделение (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противоположащих входящих углов не превышает толщины эмали, обозначается «-») и широкое слияние (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противоположащих входящих углов более толщины эмали, обозначается «+»).

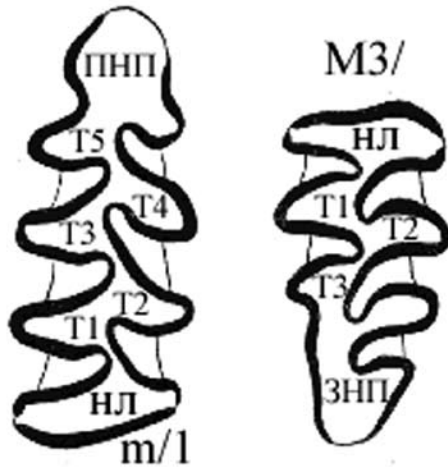


Рис. 1. Обозначение дентиновых полей жевательной поверхности *m/1* и *M3/* лесных полевок. Т1-Т5 – обозначения парных дентиновых призм; ПНП – передняя непарная петля *m/1*; ЗНП – задняя непарная петля *M3/*; НЛ – непарная лопасть.

В литературе описан 21 морфотип (варианты слияния дентиновых полей) *m/1* (Niethammer, 1984; Бородин, 1995), каждый из которых соответствует определенной последовательности плюсов и минусов. В таблице 1 приведены данные по частоте встречаемости морфотипов *m/1* трех видов лесных полевок из рассматриваемого региона в сравнении с вариантами, описанными в литературе. Существуют морфотипы, характерные для всех трех видов полевок, но частота их встречаемости у каждого вида отличается. Так, например, морфотипы 1 и 2, встреченные у красно-серой и рыжей полевки, наиболее характерны для первого вида (более 40%), а морфотип 12, встреченный у всех трех видов полевок, чаще встречается у *Cl. rutilus*. Также обнаружены морфотипы, которые характерны только для одного вида (табл. 1). Тот факт, что некоторые морфотипы были отмечены только для одного из рассматриваемых видов, наряду с тем, что в пределах изученного материала проявились не все известные варианты дентиновых слияний, требует дальнейшего изучения. Это может быть связано как с региональными особенностями данной выборки, так и с объемом материала. Необходимо отметить, что характер межвидовых различий по частотам встречаемости морфотипов *m/1* в целом соответствует литературным данным (Niethammer, 1984; Бородин, 1995).

Таблица 1

**Варианты слияний дентиновых полей на жевательной поверхности *m/1* лесных полевок и частота их встречаемости у полевок Висимского заповедника.**

*rk* – *Cl. rufocanus* (n= 525), *gl* – *Cl. glareolus* (n= 221), *rt* – *Cl. rutilus* (n= 22).

Первое значение указано для правой стороны, второе – для левой.

| Морфотип | Частота встречаемости морфотипа у полевок, % |            |           | Морфотипы <i>m/1</i> лесных полевок (по: Бородин, 1995). |        |       |       |       |       |
|----------|--|------------|-----------|--|--------|-------|-------|-------|-------|
|          | <i>rk</i>                                    | <i>gl</i>  | <i>rt</i> | Т5–ПНП   | Т5–ПНП | Т4–Т3 | Т3–Т2 | Т2–Т1 | Т1–НЛ |
| 1        | 48,7–50,4                                    | 1,81–4,5   |           | –  | –      | –     | –     | –     | –     |
| 2        | 44,5–43,9                                    | 10–11,71   |           | +  | –      | –     | –     | –     | –     |
| 3        |  |            |           | –  | +      | –     | –     | –     | –     |
| 4        | 1,9–0,89                                     | 10,9–9,9   |           | +  | +      | –     | –     | –     | –     |
| 5        | 1,9–1,14                                     | 0,9–1,8    |           | +  | –      | +     | –     | –     | –     |
| 6        |  | 0,9        | 36,4–45,4 | +  | –      | –     | –     | +     | –     |
| 7        |  |            |           | –  | +      | +     | –     | –     | –     |
| 8        |  | 0,9        |           | –  | +      | –     | –     | +     | –     |
| 9        | 1,14–0,8                                     | 5,45–4,5   |           | +  | +      | +     | –     | –     | –     |
| 10       |  | 2,72       |           | +  | +      | –     | +     | –     | –     |
| 11       |  | 6,36–2,72  | 27,3–18,2 | +  | +      | –     | –     | +     | –     |
| 12       | 1,52–2,29                                    | 18,18–18,9 | 36,7–36,7 | +  | –      | +     | –     | +     | –     |
| 13       |  | 4,54–2,72  |           | +  | +      | +     | +     | –     | –     |
| 14       | 1,59–1,14                                    | 19,1–23,42 |           | +  | +      | +     | –     | +     | –     |
| 15       |  |            |           | +  | +      | –     | +     | +     | –     |
| 16       |  |            |           | +  | +      | +     | +     | +     | –     |

| Морфотип | Частота встречаемости морфотипа у полевок, % |           |    | Морфотипы m/1 лесных полевок (по: Бородин, 1995). |        |       |       |       |       |
|----------|--|-----------|----|---|--------|-------|-------|-------|-------|
|          | rk   | gl        | rt | T5—ПНП  | T5—ПНП | T4—T3 | T3—T2 | T2—T1 | T1—НЛ |
| 17       |  |           |    | +   | +      | +     | —     | +     | +     |
| 18       |  |           |    | +   | +      | —     | +     | +     | +     |
| 19       |  | 8,18–6,54 |    | +   | +      | +     | +     | +     | +     |
| 20       |  |           |    | —   | +      | +     | —     | +     | —     |
| 21       |  |           |    | +   | —      | +     | +     | +     | —     |

По аналогии с вышеизложенным методом Е. А. Марковой (2000) было предложено 11 вариантов строения МЗ/, различных по характеру слияния дентиновых полей на жевательной повер-

хности: НЛ-T1, T1-T2, T2-T3, T3-ЗНП (рис. 1). Из таблицы 2 видно, что изученные три вида лесных полевок существенно различаются по частоте встречаемости морфотипов МЗ/.

Таблица 2

**Варианты слияний дентиновых полей на жевательной поверхности МЗ/лесных полевок и частота их встречаемости у полевок Висимского заповедника.**  
*rk* — *Cl. rufocanus*, (*n*= 494), *gl* — *Cl. glareolus* (*n*= 218), *rt* — *Cl. rutilus* (*n*= 20).  
 Первое значение указано для правой стороны, второе — для левой.

| Морфотип | Частота встречаемости морфотипа, % |            |       | Морфотипы МЗ/лесных полевок, (по: Маркова, 2000, дополнено) |       |       |        |
|----------|------------------------------------|------------|-------|---|-------|-------|--------|
|          | rk                                 | gl         | rt    | НЛ—T1   | T1—T2 | T2—T3 | T3—ЗНП |
| A        | 0,41–0,8                           | 3,67       |       | +   | +     | +     | +      |
| B        | 1,63–1,2                           | 3,67–2,75  |       | —   | +     | +     | +      |
| C        | 11–10                              | 12,84–12   |       | —   | —     | +     | +      |
| D        | 7,75–6,8                           | 18,35–19,4 | 70–80 | —   | —     | —     | +      |
| E        |                                    | 9,17–7,34  |       | +   | —     | —     | +      |
| F        |                                    | 2,75       |       | +   | —     | —     | —      |
| G        |                                    | 0,92–1,83  | 30–20 | —   | +     | —     | +      |
| H        | 0,41–0,4                           | 0,92–1,83  |       | +   | —     | +     | —      |
| I        | 0,41–0,8                           |            |       | —   | +     | —     | —      |
| J        | 10,61–12                           | 5,5–5,5    |       | —   | —     | +     | —      |
| K        | 66,53–66,7                         | 34–35,78   |       | —   | —     | —     | —      |
| L*       | 1,22–0,8                           | 8,26–7,34  |       | +   | —     | +     | +      |

\* — морфотип выделен нами

Сравнительный анализ степени слияния дентиновых полей m/1 и МЗ/трех видов лесных полевок, обитающих на территории Висимского заповедника выявил межвидовые различия, проявляющиеся в частоте встречаемости отдельных морфотипов.

Оценка изменчивости конфигурации жевательной поверхности

Наибольшие различия в конфигурации жевательной поверхности зубов обусловлены для m/1 степенью усложненности антероконидного отдела и формой его передней непарной петли, а для МЗ/ — формой задней непарной петли. Для формализации морфотипических характеристик этих отделов в данной работе использованы некоторые признаки, выделенные в качестве фенотипов для полевок рода *Clethrionomys* Н. И. Лариной и И. В. Ереминой (1988) (рис. 2).

### 1. Характеристики формы эмалевой ленты МЗ/

- 1 – передняя сторона передней непарной петли МЗ/
- 2 – вершина первого наружного выступающего угла МЗ/
- 3 – вершина первого наружного входящего угла МЗ/
- 4 – передняя сторона I наружного основного треугольника МЗ/
- 5 – задняя сторона I наружного основного треугольника МЗ/

### 2. Характеристики областей слияния дентина

- 6 – положение вершины I наружного входящего угла МЗ/
- 7 – положение вершины II наружного входящего угла МЗ/

### 3. Характеристики формы талонуса

- 8 – наружная поверхность талонуса МЗ/
- 9 – внутренняя поверхность талонуса МЗ/

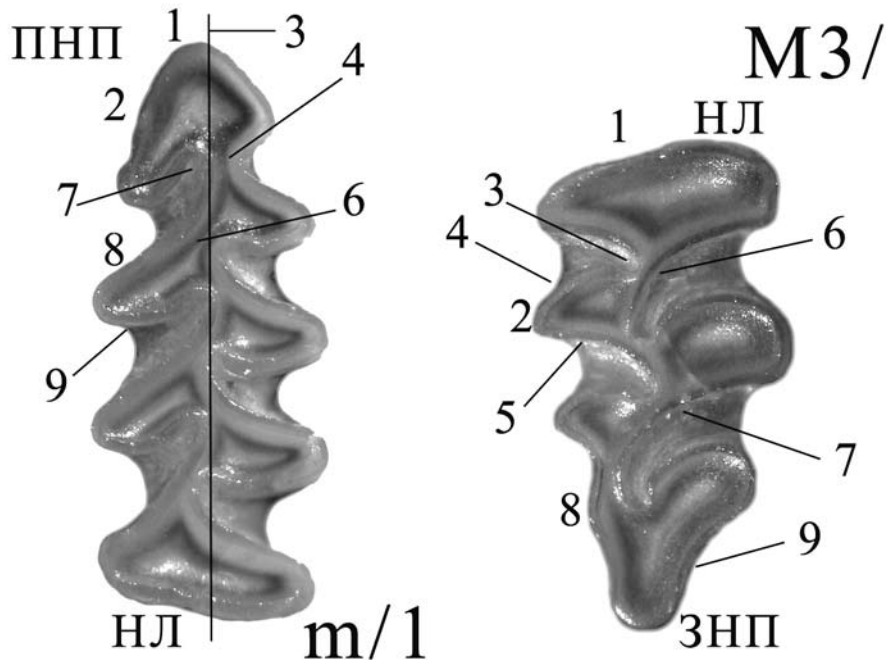


Рис. 2. Признаки, использованные для характеристики конфигурации жевательной поверхности первого нижнего (m/1) и третьего верхнего (МЗ/) зубов красно-серой полевки (по: Ларина Н. И., Еремина И. В, 1988).

#### 4. Характеристики непарной петли параконида m/1

- 1 – передняя поверхность непарной петли параконида m/1
- 2 – наружная поверхность непарной петли параконидного отдела m/1
- 3 – положение параконидного отдела m/1 относительно продольной оси зуба
- 4 – отношение длины и ширины параконида m/1
5. Характеристики областей слияния дентина
- 5 – сомкнутость шейки параконидного отдела m/1
- 6 – положение вершины I наружного входящего угла m/1
6. Характеристики первого наружного треугольника основания антероканидного отдела
- 7 – вершина I наружного входящего угла m/1
- 8 – передняя сторона I наружного основного треугольника m/1
- 9 – задняя сторона I наружного основного треугольника m/1

Оценка возможности использования данного подхода для изучения конфигурации жевательной поверхности лесных полевок на данной стадии исследования была проведена на материале по одному виду — *Cl. rufocanus*. Красно-серые полевки, относящиеся к подроду *Craseomys*, сильно отличаются от видов номинативного подрода *Clethrionomys*, включающего рыжую и красную полевок, как по размерным параметрам, так и по степени слияния дентиновых полей зубов, что позволяет исключить при работе с ископаемым материалом возможность ошибочно определенных экземпляров (Бородин, 1992).

Все отловленные животные были классифицированы по полу и трем «репродуктивно-воз-

растным» классам: неполовозрелые (juvenis), половозрелые непerezимовавшие (subadultus) и половозрелые Perezимовавшие (adultus) животные (Кшнясев, Давыдова, 2005) (табл. 3).

Для динамики плотности и структуры населения *Cl. rufocanus* в районе исследования описаны фазы трехлетнего популяционного цикла, характеризующиеся низкой плотностью — «депрессия» (1999, 2002), высокой — «пик» (1998, 2001, 2004) и промежуточной по отношению к первым численностью особей — «рост» (1997, 2000, 2003) (Кшнясев, Давыдова, 2005). В данной работе рассматривается материал, соответствующий фазам «роста» (1997, 2003) и «пика» численности (1998, 2001, 2004) (табл. 3).

Таблица 3

Количество красно-серых полевок в исследуемых выборках на разных фазах популяционного цикла.

| год  | пол | juvenis | subadultus | adultus |
|------|-----|---------|------------|---------|
| 1997 | ♂   | 6       | 8          | 1       |
|      | ♀   | 7       | 12         | 2       |
| 1998 | ♂   | 19      | 0          | 10      |
|      | ♀   | 13      | 3          | 11      |
| 1999 | ♂   | 0       | 2          | 1       |
|      | ♀   | 0       | 1          | 1       |
| 2000 | ♂   | 1       | 5          | 2       |
|      | ♀   | 0       | 3          | 1       |
| 2001 | ♂   | 13      | 0          | 13      |
|      | ♀   | 5       | 13         | 7       |
| 2002 | ♂   | 0       | 1          | 1       |
|      | ♀   | 0       | 0          | 0       |



| год  | пол | juvenis | subadultus | adultus |
|------|-----|---------|------------|---------|
| 2003 | ♂   | 10      | 6          | 0       |
|      | ♀   | 8       | 10         | 1       |
| 2004 | ♂   | 25      | 0          | 7       |
|      | ♀   | 15      | 4          | 13      |

Для статистической оценки внутривидового разнообразия полиморфных признаков взят показатель внутривидового разнообразия  $\mu$ , статистическая (выборочная) ошибка  $S\mu$  (Животовский, 1982). Для оценки различий между выборками животных разного пола и возраста ис-

пользован показатель сходства  $r$  и критерий идентичности  $I$ .

Изменчивость формы эмали и дентина характерна для полевков на разных возрастных стадиях, когда зуб претерпевает изменения от угловатых и острых форм до отдельных округлых образований за счет стачивания жевательной поверхности. Анализ признаков, описывающих эмаль, показал, что животные из 3 возрастных групп достоверно отличаются друг от друга по морфотипическим характеристикам (табл. 4).

Таблица 4

**Значения показателя сходства ( $r$ ) и критерия идентичности ( $I$ ) при сравнении животных разного возраста по характеристикам формы эмалевой ленты МЗ/.**

| возраст | N   | r   |      |      | I      |       |        | $\chi^2$ | p      | $\chi^2$ | p    |
|---------|-----|-----|------|------|--------|-------|--------|----------|--------|----------|------|
|         |     | juv | sad  | ad   | juv    | sad   | ad     |          |        |          |      |
| juv     | 125 |     | 0,8  | 0,5  |        | 38,44 | 121,22 | 32,67    | p=0,05 | 30,58    | 0,01 |
| sad     | 57  | 0,8 |      | 0,48 | 38,44  |       | 73,68  | 40,29    | p=0,01 |          |      |
| ad      | 63  | 0,5 | 0,48 |      | 121,22 | 73,68 |        |          |        |          |      |

Различия по характеристикам областей слияния дентина и талонуса значимы между неполовозрелыми сеголетками и взрослыми, а также между половозрелыми сеголетками и взрослыми

животными (табл. 5–6). Также как и при сравнении длины МЗ/и m/1, не были выявлены различия по морфотипам между неполовозрелыми и половозрелыми сеголетками.

Таблица 5

**Значения показателя сходства ( $r$ ) и критерия идентичности ( $I$ ) при сравнении животных разного возраста по характеристикам областей слияния дентина МЗ/.**

| возраст | N   | r    |      |      | I     |       |       | $\chi^2$ | p    |
|---------|-----|------|------|------|-------|-------|-------|----------|------|
|         |     | juv  | sad  | ad   | juv   | sad   | ad    |          |      |
| juv     | 125 |      | 1    | 0,85 |       |       | 49,72 | 11,34    | 0,01 |
| sad     | 57  | 1    |      | 0,86 |       |       | 32,89 | 11,34    | 0,01 |
| ad      | 63  | 0,85 | 0,86 |      | 49,72 | 32,89 |       |          |      |

Таблица 6

**Значения показателя сходства ( $r$ ) и критерия идентичности ( $I$ ) при сравнении животных разного возраста по характеристикам области талонуса МЗ/.**

| возраст | N   | r    |      |      | I     |       |       | $\chi^2$ | p    |
|---------|-----|------|------|------|-------|-------|-------|----------|------|
|         |     | juv  | sad  | ad   | juv   | sad   | ad    |          |      |
| juv     | 125 |      | 0,97 | 0,85 |       | 7,67  | 42,19 | 21,67    | 0,01 |
| sad     | 57  | 0,97 |      | 0,9  | 7,67  |       | 19,86 | 18,48    | 0,01 |
| ad      | 63  | 0,85 | 0,9  |      | 42,19 | 19,86 |       |          |      |

При анализе морфотипических характеристик жевательной поверхности m/1 выявлены достоверные различия между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными по характеристикам непарной петли и первого наружного треугольника основания антерокидонного отдела m/1 (табл. 7, 9). Также, половозрелые

сеголетки отличаются от неполовозрелых, и от взрослых животных по признакам слияния дентина (табл. 8). Хотя для всех возрастных групп в данном случае характерны идентичные наборы фенотипов, но при переходе от одного возрастного класса к другому их соотношение сильно меняется.

Таблица 7

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам непарной петли m/1.

| возрастные классы | N   | r     |       |       | I     |       |       | x <sup>2</sup> | p    |
|-------------------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------------|------|
|                   |     | juv   | sad   | ad    | juv   | sad   | ad    |                |      |
| juv               | 133 |       | 0,909 | 0,866 |       | 16,82 | 35,35 | 20,09          | 0,01 |
| sad               | 52  | 0,909 |       | 0,82  | 16,82 |       | 31,73 | 16,81          | 0,01 |
| ad                | 62  | 0,866 | 0,82  |       | 35,35 | 31,73 |       |                |      |

Таблица 8

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам областей слияния дентина m/1.

| возрастные классы | N   | r    |      |      | I     |       |       | x <sup>2</sup> | p    |
|-------------------|-----|------|------|------|-------|-------|-------|----------------|------|
|                   |     | juv  | sad  | ad   | juv   | sad   | ad    |                |      |
| juv               | 121 |      | 1    | 0,94 |       | 15,24 |       | 9,21           | 0,01 |
| sad               | 56  | 1    |      | 0,94 | 15,24 |       | 11,95 | 6,63           | 0,01 |
| ad                | 64  | 0,94 | 0,94 |      |       | 11,95 |       |                |      |

Таблица 9

Значения показателя сходства (r) и критерия идентичности (I) при сравнении животных разного возраста по характеристикам первого наружного треугольника основания антероканидного отдела m/1.

| возрастные классы | N   | r    |      |      | I     |       |       | x <sup>2</sup> | p    |
|-------------------|-----|------|------|------|-------|-------|-------|----------------|------|
|                   |     | juv  | sad  | ad   | juv   | sad   | ad    |                |      |
| juv               | 122 |      | 0,96 | 0,77 |       | 9,78  | 60,91 | 21,67          | 0,01 |
| sad               | 62  | 0,96 |      | 0,73 | 9,78  |       | 39,68 | 18,48          | 0,01 |
| ad                | 63  | 0,77 | 0,73 |      | 60,91 | 39,68 |       |                |      |

При сравнении морфотипических характеристик моляров у животных разного пола отличий выявлено не было. Исследования морфотипов у красно-серых полевок, отловленных в разные годы (на разных стадиях популяционного цикла), затруднено в связи с малочисленными выборками во время депрессии и роста численности популяции (табл. 3). При анализе признаков на стадиях роста и пика численности (1997, 1998, 2001 и 2004 годы) различий не обнаружено.

Выявлены достоверные отличия морфотипических характеристик жевательной поверхности М3/и m/1 у животных разного возраста: половозрелые животные значительно отличаются от половозрелых перезимовавших (табл. 4–9), также достоверны различия между половозрелыми непerezимовавшими и перезимовавшими красно-серыми полемками (табл. 4–9). Это указывает на то, что при сравнении разных выборок лесных полевок по морфотипическим характеристикам моляров необходимо учитывать вклад возрастной изменчивости. В противном случае, за всеми полученными данными будут стоять различия в возрастной структуре популяции.

#### Размерные характеристики зубов

Различия трех видов, обитающих на территории Висимского заповедника, проявляются и в абсолютных размерах щечных зубов. Показано, что величина средних значений зубного ряда возрастает в ряду *Cl. rutilus* — *Cl. glareolus* — *Cl. rufocanus* (Воронцов, 1961). В основном эта закономерность распространяется и на отдельные зубы (Смирнов и др., 1986; Бородин и др., 2005), за исключением М3/, для которого размеры М3/рыжей полевки оказались в среднем мельче красной, что, вероятно, связано с более сложной структурой жевательной поверхности этого зуба у *Cl. rutilus* (Бородин и др. 2005). Тем не менее, крайние значения размеров жевательной поверхности зубов рассматриваемых видов перекрываются.

Оценка связи размерных характеристик моляров с половой принадлежностью и возрастом особи проведена на примере *Cl. rufocanus*. Измерения длины и ширины зубов верхней и нижней челюсти проводились по оцифрованным изображениям в программе TPSdig (Rohlf, 2003). Для оценки возрастной изменчивости размерных характеристик моляров использована модель двухфакторно-

го дисперсионный анализа, факторы «пол» и «возраст» или «фаза» и «возраст».

Результаты дисперсионного анализа размерных характеристик красно-серых полевков свидетельствуют о достоверных различиях на высоком уровне значимости по длине МЗ/и m/1 между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными (рис. 3–4) (табл. 10–11), в то время, как по

значениям ширины зуба животные из разных возрастных групп не различаются. Также не обнаружено различий между неполовозрелыми и половозрелыми сеголетками. Животные аналогичных возрастных групп, отловленные на разных фазах динамики численности, также не отличаются по размерным характеристикам МЗ/и m/1.

Таблица 10

### Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по длине МЗ/для животных разного возраста.

|                | df Effect | MS Effect | df Error | MS Error | F      | p-level |
|----------------|-----------|-----------|----------|----------|--------|---------|
| пол            | 1         | 0,0809    | 228      | 0,0722   | 1,1209 | 0,2908  |
| возраст        | 2         | 0,5406    | 228      | 0,0722   | 7,4868 | 0,0007  |
| взаимодействие | 2         | 0,1684    | 228      | 0,0722   | 2,3324 | 0,0994  |

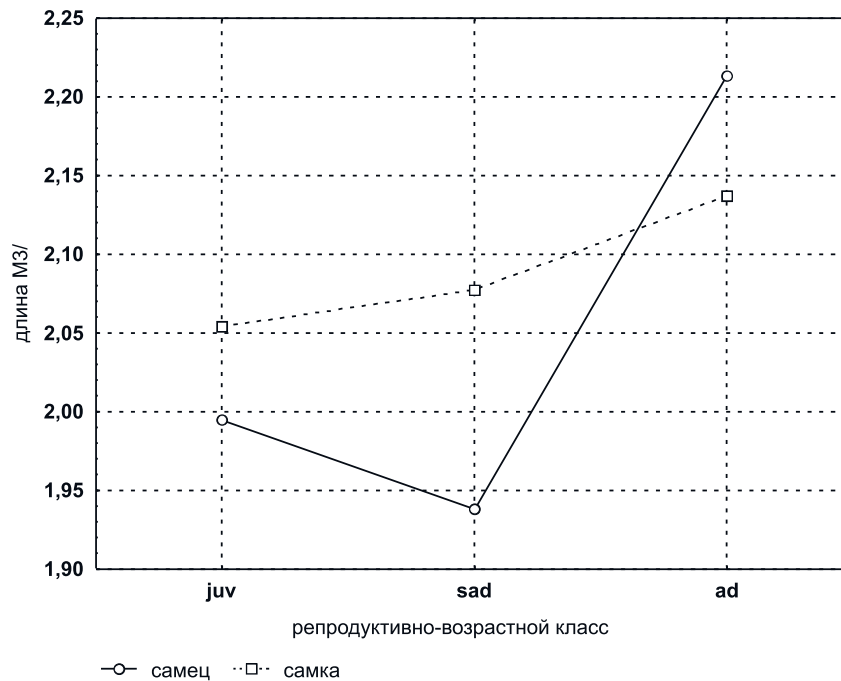


Рис. 3. Значения длины МЗ/у животных в разных репродуктивно-возрастных группах.

Таблица 11

### Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по длине m/1 для животных разного возраста.

|                | df Effect | MS Effect | df Error | MS Error | F      | p-level |
|----------------|-----------|-----------|----------|----------|--------|---------|
| пол            | 1         | 0,1254    | 233      | 0,0194   | 6,4758 | 0,0116  |
| возраст        | 2         | 0,9856    | 233      | 0,0194   | 50,902 | 0,000   |
| взаимодействие | 2         | 0,0651    | 233      | 0,0194   | 3,3615 | 0,0364  |

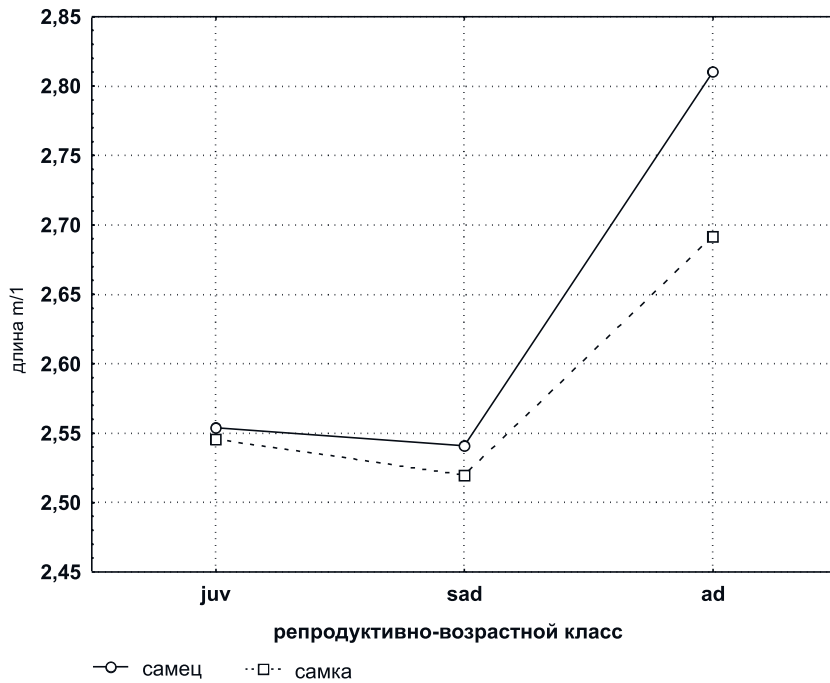


Рис. 4. Значения длины  $m/1$  у животных в разных репродуктивно-возрастных группах.

При исследовании длины и ширины моляров самцов и самок, различий не обнаружено.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ степени слияния дентиновых полей моляров трех видов лесных полевок выявил морфотипические различия как по  $m/1$ , так и по  $M3/1$ , соответствующие их видовым характеристикам, описанным в литературе (Niethammer, 1984; Бородин, 1995).

На примере красно-серой полевки показаны достоверные отличия морфотипических характеристик жевательной поверхности  $M3/1$  и  $m/1$  у животных разного возраста: неполовозрелые животные значительно отличаются от половозрелых перезимовавших. Также достоверны различия между половозрелыми непerezимовавшими и перезимовавшими красно-серыми полевыми. В связи с этим, при исследовании морфотипических характеристик зубов лесных полевок необходимо учитывать большой вклад возрастной изменчивости. Правомерно проводить сравнения только в пределах возрастных или онтогенетических классов. Без учета возраста животного за всеми полученными данными будут стоять различия в возрастной структуре популяции.

При использовании метода дисперсионного анализа показаны достоверные различия на высоком уровне значимости ( $p=0.01$ ) по длине  $M3/1$  и  $m/1$  *Cl. rufocanus* между половозрелыми сеголетками и взрослыми животными. Следовательно, и при анализе размерных характеристик моляров лесных полевок необходимо учитывать возрастную изменчивость.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Е. А. Марковой за помощь в статистической обработке результатов исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-49294-а), РФФИ-Урал (04-04-96124).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бородин А. В. Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys Tilesius* (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. – Свердловск, 1992. С. 87–97.
- Бородин А. В. Полевки рода *Clethrionomys* из голоценовых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала: Сб. науч. тр. – Екатеринбург, 1995. С. 103–119.
- Бородин А. В., Коурова Т. П., Маркова Е. А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia)* и их использование для видовой идентификации // Зоологический журнал. 2005. №2. С. 236–244.
- Воронцов Н. Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Морфология и экология позвоночных животных. – Л., 1961. С. 101–137.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Каталог основных вариаций краиниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. С. 8–52.
- Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге // Вестник



- Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 113-123.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. — М., Наука, 1986. 164 с.
- Niethammer J, Rotelmause (Clethrionomys) in Gewollen der Sperbereute (Surnia Ulula) // Saugetierkundliche mitteilungen 31, 1984: 171-177.
- Rohlf F.J. TPSdig. Version 1.39. — N.Y.: State University at Stony Brook, 2003. (program).

УДК 574.21: 581.454

### **Феногенетический мониторинг березы повислой (*Betula pendula*): оценка качества среды в Висимском заповеднике и в зоне влияния техногенных поллютантов от предприятий цветной металлургии**

**А.Г. Васильев<sup>1</sup>, Ю.Ф. Марин<sup>2</sup>, И.А. Васильева<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> — Институт экологии растений и животных УрО РАН, [vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

<sup>2</sup> — Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

Разработана новая методика индивидуальной оценки и соотношения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей асимметрии на примере структурных элементов листьев березы повислой (строения зубчиков и жилок — денто-венальных элементов — двелов). Проведен феногенетический мониторинг березы повислой на уровне отдельных особей и их групп, как на заповедных (Висимский заповедник), так и на техногенно нарушенных территориях в зонах влияния предприятий цветной металлургии (КМК и СУМЗ). Выявлена высокая эффективность методики при оценке стабильности развития листьев березы. Опираясь на использование флуктуирующей асимметрии (ФА) двеллярной структуры листьев березы повислой, можно разработать шкалу, указывающую на уровень нестабильности развития отдельного дерева или их группы. Уже сейчас можно полагать, что превышение критической величины  $FA^2 = 0,40$  указывает на неблагоприятные условия морфогенеза конкретного дерева, а значения 0,70–0,80 свидетельствуют о том, что растение произрастает в зоне сильного техногенного воздействия.

Проблема экспресс-оценки качества окружающей среды с использованием методов, учитывающих биологическую реакцию основных биотических компонентов экосистем на воздействие техногенных поллютантов, чрезвычайно актуальна, поскольку позволяет выявить пределы толерантности организмов и разработать основы экологического нормирования предельно допустимых уровней техногенного загрязнения среды (Большаков, Садыков, 1988; Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004). В этой области в последние годы широко используется метод косвенной оценки качества среды на основе показателей стабильности развития организмов, учитывающих проявление флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных признаков (Захаров, 1982, 1987; Pankakoski, 1985; Palmer, Strobeck, 1986, 1992; Parsons, 1990, 1992; Захаров и др., 1993, 2000; Kozlov et al., 1996; Graham et al., 1998; Valkama, Kozlov, 2001; и др.). Параллельно разрабатываются и совершенствуются статистические методы оценки флуктуирующей асимметрии (Zakharov, 1992; Palmer, 1994; Møller, Swaddle, 1997; Leung et al., 2000; Lens et al., 2002; Гелашвили и др., 2004; и др.). Однако наряду с достигнутыми большими успехами до сих пор существует множество проблем и противоречивых результатов, способствующих длительной непрекращающейся дискуссии о природе и интерпретации явления

флуктуирующей асимметрии (Palmer, 1996; Møller, Swaddle, 1997; Anne et al., 1998; Debat, David, 2001; Lens et al., 2002; и др.).

В настоящее время известно более 15 индексов для оценки флуктуирующей асимметрии (только в работе Дж. Палмера (Palmer, 1994) перечислено 13 наиболее известных). Следует заметить, что при этом обычно применяются групповые индексы, характеризующие как отдельные признаки, так и их совокупность для выборки в целом. Д.Б. Гелашвили с соавт. (2004) недавно предложили оригинальный нелинейный метод оценки ФА, при котором нормировка осуществляется одновременно с процедурой свертки. Индивидуальные оценки флуктуирующей асимметрии, позволяющие оценить стабильность развития отдельной особи до настоящего времени не применялись, хотя один из таких индексов хорошо известен — ЧАПО, или FAnm (Захаров, 1987; Markowski, 1995). Он рассчитывается как среднее число асимметрично проявившихся билатеральных признаков у особи. Затем, однако, значение этого индекса усредняется для всей выборки (Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2000). Этот индекс используется для неметрических и меристических признаков и характеризует, по нашим представлениям, величину общей асимметричности особи или группы особей. Серьезной проблемой является вычленение из об-

щей асимметричности компонент направленной и флуктуирующей асимметрии (Palmer, 1994). Следует заметить, что при оценке флуктуирующей асимметрии обычно используют метрические билатеральные признаки, которые отражают неодинаковые скорости роста антимерных частей биологических объектов и связаны главным образом с изменением их формы. При этом часто игнорируются структурные изменения. Иными словами, анализируются размеры и форма, но не структура. По нашим наблюдениям ростовые процессы очень слабо связаны с флуктуирующей асимметрией структур. Форма объекта может изменяться в весьма широком диапазоне, сохраняя при этом одну и ту же структуру своих частей и их элементов. Поэтому важна параллельная оценка пригодности для целей биомониторинга индексов флуктуирующей асимметрии как метрических, так и структурных признаков.

В качестве модельного объекта при изучении флуктуирующей асимметрии во многих работах используются виды белых берез секции *Albae Regel*. (Кряжева и др., 1996; Kozlov, et al., 1996; Valkama, Kozlov, 2001; и др.). Мы попытались на примере березы бородавчатой или повислой (*Betula pendula* Roth.), произрастающей в относительно чистых условиях на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника и в зоне влияния техногенных поллютантов крупных медеплавильных предприятий — Кировградского медеплавильного комбината (КМК) и Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) изучить проявления структурных нарушений жилкования листа. Это позволило оценить и соотнести друг с другом индивидуальные оценки дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии на уровне отдельных листьев и деревьев, а также в целом по выборкам, взятым из локалитетов с разной степенью техногенного воздействия.

Цель работы состояла, поэтому, в проведении феногенетического мониторинга березы повислой на уровне отдельных особей и их групп, как на заповедных, так и на техногенно нарушенных территориях в зонах влияния КМК и СУМЗ. Основной задачей при этом была разработка методики индивидуальной оценки и соотношения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей ассиметрии жилок и зубчиков листьев.

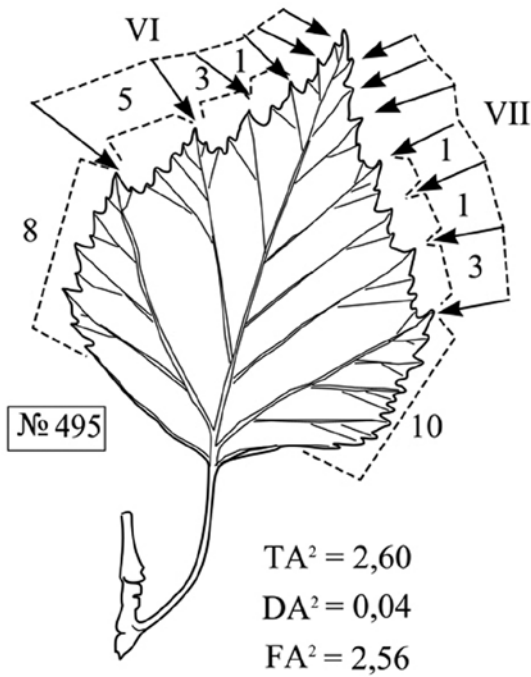
## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

Материал — листья березы повислой с укороченных побегов (брахибласты) — собирали в июле-августе 2002–2004 гг. В июле-августе 2002 г. получен материал из трех локалитетов вблизи СУМЗа: 1 – СУМЗ — импактный участок в 0,5 км от завода; 2 – Буфер-СУМЗ — буферный участ-

ток в 3 км от завода; 3 – Контроль-СУМЗ — контрольный участок в 30 км от завода. Сбор листьев в Висимском заповеднике проведен в августе 2002 г.: 4 – Висим-101 – участок в кв. 112 (здесь и далее № № кварталов по лесоустройству 2000 г.); 5 – Висим-140 – в кв. 140 на южном склоне г. Б. Сутук, а также в июле 2004 г. на трех участках: 6 – Висим-2 – в 35 км на запад от г. Кировграда (северная сторона дороги); 7 – Висим-2д — там же (южная сторона дороги, в 150 м от предыдущего участка); 8 – Висим-4 – в 25 км к западу от г. Кировграда. Сборы листьев березы на территории, примыкающей к КМК, проведены в июле 2004 г.: 9 – КМК-15 – участок вблизи завода; 10 – КМК-13 – участок в 2 км к северо-северо-востоку от КМК; 11 – КМК-17 – участок в 3 км от КМК в том же направлении. Дополнительно в июле 2003 г. получили выборку из окрестностей оз. Макаровского — одного из питьевых водоемов г. Екатеринбург, — которую рассматривали в качестве дополнительной контрольной пробы.

В марте 2003 г. на участках Висим-2, Висим-4, КМК-15, КМК-13, КМК-17 провели сбор проб снега. Сотрудниками химико-аналитической лаборатории Уральского электро-химического комбината (г. Новоуральск) были определены валовое содержание 11 основных растворимых и нерастворимых техногенных поллютантов: Al, Cd, Sr, Zn,  $SO_4^{2-}$ , F-, As, Na, Ni, Pb, K, Ca, Mg, Mn, Cu. Мы использовали данные о содержании подвижных ионов и вычислили ориентировочный индекс техногенного загрязнения (ИТЗ) как средний суммарный вклад всех поллютантов в загрязнение. Этот показатель рассматривали как отражение общего пула техногенного загрязнения локалитета. К сожалению, для двух участков — Висим-101 и Висим-140 – мы не располагаем данными о содержании выпавших за зимние месяцы и накопившихся в снегу поллютантов. Данные о загрязнении участков вблизи СУМЗа взяты из литературных источников (Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004).

У каждого листа березы по каждому из первых четырех ярусов жилок первого порядка, отходящих от осевой жилки (расчет номера яруса производили снизу от основания листа к его вершине), выполнили подсчет краевых жилок и зубчиков. По терминологии В. В. Короны (Корона, Васильев, 2000), такие зубчики и жилки называются дентально-венальными (зубо-жилковыми) элементами, или сокращенно двелами (в соответствии с русской транслитерацией слово «двел» произносится как «двел»). Двеллярная структура в данном случае включает осевую жилку (рахис), а также жилки первого, второго и третьего порядков, оканчивающиеся соответствующими зубчиками по краю листовой пластинки. Подсчет двелов вели отдельно для левой и правой сторон листовой пластинки (рис. 1).

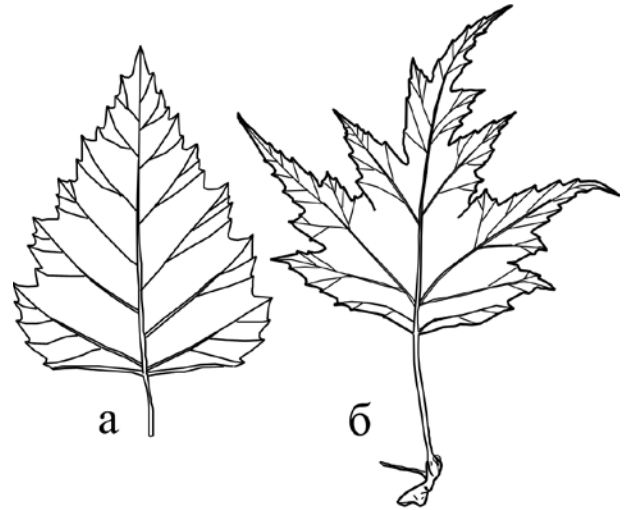


**Рис. 1.** Двельярная структура листа березы повислой (*Betula pendula*) и пример расчета индивидуальной дисперсии асимметричности проявления двелов по первым четырем антимерным ярусам жилок и общему числу ярусов (лист взят с дерева в 3 км от КМК).

Стрелки — соответствующие антимерные ярусы жилок первого порядка (нумерация ярусов снизу вверх). Штриховые линии ограничивают область подсчета числа двелов второго и третьего порядков, проявившихся на соответствующем ярусе. Арабские цифры — числа двелов второго и третьего порядков для первых четырех ярусов. Римские цифры — общее число ярусов жилок на одной стороне листа. Внизу указаны величины дисперсии асимметричности двельярной структуры листа:  $TA^2$  — общей асимметричности;  $DA^2$  — направленной асимметрии;  $FA^2$  — флуктуирующей асимметрии

Сначала подсчитывали все зубчики с входящими в них жилками — двелы второго и третьего порядков по нижнему краю листа до вершины первой жилки первого порядка. Зубчик, образованный этой жилкой на ее вершине, не подсчитывали. Для трех последующих жилок первого порядка их концевые двелы также не подсчитывали. Затем отдельно определяли число двелов в соответствующих промежутках между первой и второй, второй и третьей, третьей и четвертой жилками первого порядка. На приведенном рисунке листовой пластинки видно, что слева имеется 6 ярусов (жилка первого порядка), а справа — 7. Слева для первого яруса проявилось 8 двелов, а справа — 10. Для второго яруса слева имеется 5 двелов, а справа — 3. Важно заметить, что двелы могут принадлежать разным жилкам. Например, в названные 5 двелов второго яруса на левой стороне листовой пластинки входят один двел первой жилки (первого порядка) и четыре двела — второй жилки того же порядка. Отметим также, что степень проявления

двелов на уровне второго и более высоких ярусов зависит от общего числа ярусов листовой пластинки, величины промежутка между ними на рахисе и угла отхождения жилок первого порядка. Если этот угол относительно велик и имеются большие промежутки на рахисе между отходящими жилками первого порядка, но общее число ярусов невелико, то число проявившихся двелов будет максимальным. У листьев березы формы «delicarlica», напоминающих кленовые листья, эти тенденции проявляются наиболее отчетливо (рис. 2).



**Рис. 2.** Сравнение структуры и числа двелов у типичных (а) и aberrантных — форма «delicarlica» (б) листовых пластинок березы повислой.

При сопоставлении листовых пластинок типичной березы повислой и формы «delicarlica» отчетливо видно, что общее число двелов в сравниваемых ярусах жилок у нормального листа существенно меньше, чем у aberrантного. Различаются величина промежутка между ярусами (у aberrантного листа они больше), а число ярусов лишь несколько меньше у нормального листа. Угол отхождения жилок первого порядка в обоих случаях почти совпадает. Поэтому достаточно лишь изменения мест закладки жилок первого порядка на рахисе в эмбриогенезе листа, т.е. увеличения промежутков между ярусами, чтобы резко возросла структурная сложность листовой пластинки.

После подсчета получают четыре пары значений чисел двелов разных ярусов жилок и одна пара — число ярусов слева и справа. Далее вычисляются разности между соответствующими значениями для левой и правой сторон по каждому листу, а затем разности используются при вычислении индивидуальных величин дисперсий асимметричности.

Следует заметить, что основатели нумерической таксономии Снит и Сокэл (Sneath, Sokal, 1973) предложили специальные формулы как для качественных, так и для количественных признаков, ко-

торые имеют общую метрику и, хотя были разработаны для совершенно иных таксономических целей, очень хорошо подходят для решения нашей задачи и позволяют вычислить дисперсии общей асимметричности, которую мы назовем  $TA^2$  и двух ее компонент:  $DA^2$  – направленной и  $FA^2$  – флуктуирующей асимметрии. Формулы для подсчета представляют собой так называемые формулы сравнения «размеров» и «формы» Пенроуза (Sneath, Sokal, 1973).

Обозначим значения числа двелов и ярусов для левой стороны буквой —  $s$  (от sinister — левый), а для правой —  $d$  (от dexter — правый). Дисперсию общей асимметричности будем вычислять для каждого листа по формуле:

$$TA^2 = \left[ \sum_{i=1}^r (s_i - d_i)^2 \right] / r, \text{ где } r \text{ — число признаков (в нашем случае — 5).}$$

Первая компонента общей дисперсии асимметричности двеллярной структуры — дисперсия направленной асимметрии — будет вычислена по формуле:

$$DA^2 = \left[ \sum_{i=1}^r (s_i - d_i) \right]^2 / r^2$$

Вторая компонента, исходя из того, что  $TA^2 = DA^2 + FA^2$ , вычисляется следующим образом:  $FA^2 = TA^2 - DA^2$ . Эти формулы можно использовать также и по отдельным признакам для получения средних групповых оценок  $TA^2$ ,  $DA^2$  и  $FA^2$ . Мы провели предварительное сопоставление данных оценок, вычисленных для отдельных листьев (индивидуальных дисперсий) и отдельных признаков (числа ярусов и общего числа двелов на отдельных ярусах) на примере листьев березы повислой в градиенте техногенного загрязнения в зоне влияния СУМЗа (табл. 1).

Таблица 1

**Сравнение дисперсий общей ( $TA^2$ ), направленной ( $DA^2$ ) и флуктуирующей ( $FA^2$ ) асимметрии числа ярусов и проявлении общего числа двелов на отдельных ярусах листьев березы повислой в градиенте техногенной нагрузки СУМЗа двумя способами: по листьям и по отдельным признакам**

| Дисперсия асимметрии | Контроль-СУМЗ |         | Буфер-СУМЗ |         | Импакт (СУМЗ) |         |
|----------------------|---------------|---------|------------|---------|---------------|---------|
|                      | Лист          | Признак | Лист       | Признак | Лист          | Признак |
| $TA^2$               | 0,4071        | 0,4071  | 0,7585     | 0,7585  | 1,2187        | 1,2188  |
| $DA^2$               | 0,0814        | 0,0042  | 0,1790     | 0,0080  | 0,2743        | 0,0053  |
| $FA^2$               | 0,3257        | 0,4029  | 0,5795     | 0,7505  | 0,9444        | 1,2135  |

Из таблицы видно, что величины дисперсий общей асимметричности ( $TA^2$ ) не различаются для разных способов вычислений. В то же время можно заметить, что дисперсия направленной асимметрии по отдельным признакам (столбцам), может быть на один-два порядка меньше, чем при расчете по листьям (строкам). Несколько ниже величина и дисперсия флуктуирующей асимметрии, вычисленной по листьям. Поскольку для нас важен не отдельный элемент структуры листа, а весь лист, можно заключить, что при традиционном подсчете по отдельным признакам величина дисперсии флуктуирующей асимметрии несколько завышается, а направленной асимметрии существенно занижается. Заметим также, что обычно применяется показатель, отражающий величину общей асимметричности, а компоненты направленной и флуктуирующей асимметрии вообще не определяют. Например, формула  $TA^2$  соответствует таковой для индекса  $FA5$ , как его обозначили Палмер и Стробек (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Рассматривая достоинства и недостатки этого индекса, они замечают, что величина индекса теоретически должна смещаться при наличии направленной асимметрии или антисимметрии. При нашем подходе, дифференцируя вклады направленной и флуктуирующей асимметрии, мы можем оценить реальную величину  $FA$ , заранее

зная, что дисперсия общей асимметричности всегда не равна дисперсии флуктуирующей асимметрии. Поэтому возможно лишь смещение величины  $FA$  за счет явления антисимметрии — отрицательной корреляции значений на разных сторонах тела (симметричные варианты при этом чрезвычайно редки и доминируют значения, преобладающие либо слева, либо справа).

Учесть влияние антисимметрии и ее присутствие можно разными и не всегда простыми способами, например, с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (см. Palmer, 1994). Однако для того, чтобы оценить проявляется ли антисимметрия в выборке, можно использовать достаточно простой способ. Можно, например, вычислить половинные обратные значения коэффициентов корреляции по отдельным билатеральным признакам в выборке —  $Ap = (1 - r)/2$ . В этом случае обратная величина коэффициента корреляции в значительной мере пропорциональна величине флуктуирующей асимметрии (максимальная величина  $FA$  будет наблюдаться при коэффициенте корреляции пар значений признака на левой и правой сторонах равной нулю). Известно, однако, что коэффициент корреляции не может точно оценить уровень флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987), но отрицательный коэффициент корреляции может указывать на возможность проявления



антисимметрии. Величина  $A_n$  будет варьировать от 0 до 1. При коэффициенте корреляции  $r = +1,0$  значение  $A_n = 0$ , а при  $r = -1$  величина  $A_n = 1$ . Если корреляция между антимерными признаками не наблюдается и  $r = 0$ , то соответственно  $A_n = 0,5$ . Поэтому только при  $A_n > 0,5$  возникает необходимость оценивать влияние антисимметрии и ее значимость. За годы исследований мы встретили лишь один случай явной антисимметрии билатеральной структуры — фена FFr3, или «большого лобного отверстия», у большеухой полевки *Alticola macrotis* (Васильева, Васильев, 1984). В наших расчетах по изученным выборкам листьев березы мы не встретили ни одного случая, когда величина  $A_n$  приблизилась к значению 0,5 или превысила его: она колебалась в пределах от 0,08 до 0,31.

Еще один важный аспект, который отмечает Дж. Палмер (Palmer, 1994) для индекса  $FA^2$  (в нашем случае  $TA^2$ ), — возможность влияния на его величину фактора общих размеров. Для меристических признаков, однако, это влияние не должно быть сильно выражено. На данном материале по листьям березы повислой мы не обнаружили существенной связи индексов  $TA^2$  и  $FA^2$  с общими размерами листьев. Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена колебались для разных выборок от  $-0,19$  до  $0,14$ . Для индекса  $DA^2$  только в одном случае для выборки Висим-4 величина коэффициента корреляции  $DA^2$  и размеров листовой пластинки оказалась значимой  $r_s = -0,27$  ( $p = 0,027$ ). Однако в целом на объединенной выборке эту связь подтвердить не удалось  $r_s = 0,03$  ( $p = 0,441$ ).

Таким образом, есть все основания использовать величины дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии ( $TA^2$ ,  $DA^2$  и  $FA^2$ ), вычисленные для листьев, а не для отдельных признаков с целью получения количественной несмещенной оценки стабильности структурогенеза листьев в градиенте влияния техногенных поллютантов. Важное преимущество такого подхода состоит не только в вычленении компонент дисперсии флуктуирующей и направленной асимметрии, но и в возможности получить индивидуальные оценки этих компонент (в данном случае для отдельных листьев-метамеров растения). Область применения этого метода не ограничивается только листьями растений, он может быть применен также для меристических и метрических признаков животных

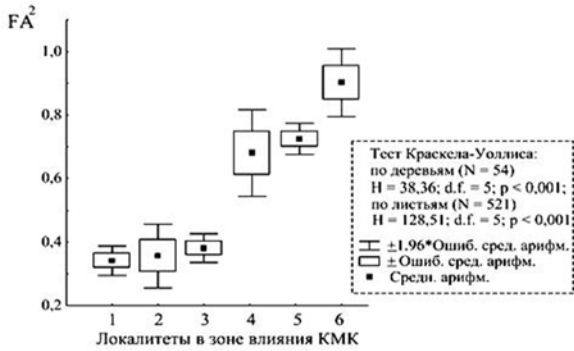
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение показателей ФА двеллярной структуры листьев на модельном примере в градиенте техногенной нагрузки в зоне влияния СУМЗа (табл. 1) показало, что наблюдается отчетливое возрастание асимметричности двеллярной структуры листьев от контрольной выборки к импак-

тной. При этом крайние значения дисперсий  $FA^2$  различаются втрое. Буферная выборка занимает строго промежуточное положение. Следует добавить, что для дополнительной контрольной пробы из окрестностей оз. Макаровское (напомним, что этот водоем расположен на сравнительно чистой в отношении возможных техногенных загрязнителей территории и служит одним из питьевых источников для населения г. Екатеринбурга) получена почти такая же величина  $FA^2$ , что и в локалитете Контроль-СУМЗ (0,387 и 0,326 соответственно).

Опираясь на величины техногенного загрязнения, известные для территорий, расположенных вблизи СУМЗа из литературы (Воробейчик и др., 1992; Воробейчик, 2004), можно считать, что полученные оценки ФА в целом хорошо с ними согласуются. Используя этот пример в качестве своеобразной юстировки метода, можно попытаться оценить и соотнести дисперсии флуктуирующей асимметрии в Висимском заповеднике и в зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината. Средние величины индивидуальных дисперсий флуктуирующей асимметрии ( $FA^2$ ) для Висимского заповедника и участка с интенсивным воздействием КМК приведены на рисунке 3. Хорошо видно, что вблизи территории заповедника (участки Висим-2, Висим-2д, Висим-4) уровень дисперсии  $FA^2$  колеблется от 0,341 до 0,381 и близок к тому, который наблюдался в двух реперных контрольных точках (Контроль-СУМЗ и Контроль-Макаровское). При этом он существенно ниже, чем в зоне сильного влияния КМК (КМК-13, КМК-15, КМК-17), где значения варьируют от 0,681 до 0,902. Множественное сравнение методом Краскела-Уоллиса — непараметрического аналога однофакторного дисперсионного анализа — выявило значимые различия между сравниваемыми выборками как по средним величинам для отдельных деревьев ( $N = 38,36$ ; d. f. = 5;  $p < 0,001$ ;  $N = 52$  дерева), так и при сравнении локалитетов по выборкам листьев без учета деревьев, зная, что на одно дерево в наших пробах приблизительно приходится по 8–10 экз. листовых пластинок ( $N = 128,51$ ; d. f. = 5;  $p < 0,001$ ;  $N = 521$  лист). Используя S-метод дисперсионного анализа Шеффе, мы установили, что при попарном сравнении выборок (контрастов) выделяются две группы, значимо различающиеся друг от друга, но сходные внутри себя: в одну группу входят все выборки из ближайших окрестностей Висимского заповедника, а в другую — из района КМК. Наиболее отличается от всех выборка КМК-17, которая расположена в 3 км от КМК и находится в зоне самого сильного техногенного загрязнения. Именно здесь наблюдается самый высокий уровень  $FA^2 = 0,902$ , который сопоставим с величиной ФА для импактного участка вблизи СУМЗа (0,968). Расположенный непосредственно вблизи комбината локалитет

КМК-15 имеет величину дисперсии флуктуирующей асимметрии равную 0,681, что даже несколько выше, чем в буферной зоне вблизи СУМЗ (0,580).

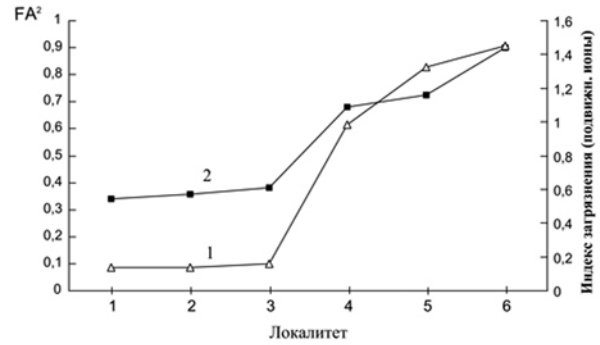


**Рис. 3.** Средние величины индивидуальных дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA<sup>2</sup>), вычисленных по числу двелов и ярусов жилок левых и правых сторон листьев березы повислой в локалитетах, расположенных в зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината (КМК).

Локалитеты: 1 – Висим-2 (35 км к западу от г. Кировграда); 2 – Висим-2д — (то же, но в 150 м от этой точки на другой стороне автодороги); 3 – Висим-4 (25 км к западу от г. Кировграда); 4 – КМК-15 (площадка вблизи от КМК); 5 – КМК-13 (в 2 км к востоку от КМК); 6 – КМК-17 (в 3 км к востоку от КМК). N — число изученных деревьев (для каждого дерева получены усредненные данные; в данном сравнении проанализировали 521 экз. листьев)

Полученные величины FA<sup>2</sup> хорошо согласуются с индексом техногенного загрязнения, оцененного по усредненному суммарному вкладу 11 компонентов техногенных поллютантов (расчет проведен по содержанию подвижных ионов). Напомним, что этот показатель может рассматриваться лишь как условная (ориентировочная) величина, отражающая суммарное техногенное загрязнение локалитета в целом. На рисунке 4 видно, что наблюдаются одинаковые тенденции изменения величин FA<sup>2</sup> и индекса техногенного загрязнения. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между этими показателями, рассчитанный для 6 пар составил  $r_s = 0,986$  ( $p < 0,0003$ ). Безусловно, это лишь ориентировочная оценка, но есть основания надеяться, что при изучении значительно большего числа проб эта закономерность подтвердится.

Видно также, что, несмотря на высокую скоррелированность этих показателей, величины FA<sup>2</sup> не строго соответствуют кривой техногенного загрязнения, которая имеет большую амплитуду, а развитая реакция на воздействие поллютан-



**Рис. 4.** Зависимость значений дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA<sup>2</sup> – левая ось) числа двелов и ярусов жилок листьев березы повислой от индекса техногенного загрязнения среды (ИТЗ — правая ось), вычисленного как среднее содержание подвижных ионов 11 основных техногенных поллютантов в локалитетах (см. рис. 2), расположенных в зоне влияния Кировградского медеплавильного комбината (КМК). 1 – величины индексов техногенного загрязнения; 2 – средние значения FA<sup>2</sup>

тов несколько запаздывает. Это косвенно указывает на то, что структурогенез жилок листьев березы обладает некоторой степенью регуляторной устойчивости и нелинейно «реагирует» на техногенное воздействие.

Представляло интерес соотнести величины дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии, а также размеров и структурной сложности листьев березы в локалитетах, подверженных разной степени техногенного загрязнения в зонах влияния КМК и СУМЗа (табл. 2).

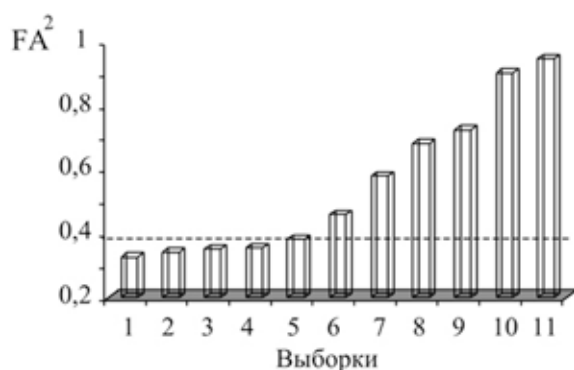
По данным этой таблицы (11 выборок) не удалось выявить ни одного случая значимой связи дисперсий разных компонент асимметрии двеллярной структуры с показателями структурной сложности, длины листовой пластинки и объема выборки. Однако видно, что доли дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии по отношению к дисперсии общей асимметричности сохраняются относительно устойчивыми. При возрастании общей асимметричности обычно пропорционально увеличиваются и обе ее компоненты. На уровне сравнения отдельных листьев (объем выборки — 521) выявлена очень слабая связь между длиной листовой пластинки и дисперсиями общей и флуктуирующей асимметрии ( $r_s = 0,18$  и  $r_s = 0,19$  соответственно), а с величиной направленной асимметрии связь не обнаружена. Аналогичные слабые, но значимые корреляции установлены между TA<sup>2</sup>, а также FA<sup>2</sup> и показателем сложности двеллярной структуры листьев (0,22 и 0,22) и не выявлены для DA<sup>2</sup>.

Таблица 2

**Сравнение величин дисперсий общей, направленной и флуктуирующей асимметрии, а также размеров и структурной сложности листьев березы в локалитетах, подверженных разной степени техногенного загрязнения в зонах влияния КМК и СУМЗа.**

| Локалитет       | N<br>(листьев) | Длина<br>листа, мм | Сложность<br>двевлярной<br>структуры | Усредненная индивидуальная дисперсия |                 |                 |
|-----------------|----------------|--------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------|-----------------|
|                 |                |                    |                                      | TA <sup>2</sup>                      | DA <sup>2</sup> | FA <sup>2</sup> |
| КонтрСУМЗ       | 140            | 52                 | 36,8                                 | 0,407                                | 0,081           | 0,326           |
| Буфер-СУМЗ      | 82             | 43                 | 37,2                                 | 0,759                                | 0,179           | 0,580           |
| СУМЗ            | 140            | 38                 | 42,8                                 | 1,219                                | 0,274           | 0,944           |
| Висим-2         | 70             | 43                 | 41,8                                 | 0,431                                | 0,091           | 0,341           |
| Висим-2д        | 48             | 48                 | 45,8                                 | 0,446                                | 0,094           | 0,352           |
| Висим-4         | 66             | 45                 | 44,6                                 | 0,509                                | 0,122           | 0,387           |
| Висим (кв. 112) | 37             | 46                 | 39,2                                 | 0,481                                | 0,131           | 0,350           |
| Висим (кв. 140) | 72             | 51                 | 44,5                                 | 0,622                                | 0,163           | 0,459           |
| КМК-15          | 147            | 47                 | 47,5                                 | 0,838                                | 0,182           | 0,656           |
| КМК-13          | 94             | 47                 | 40,9                                 | 0,977                                | 0,260           | 0,717           |
| КМК-17          | 96             | 52                 | 47,7                                 | 1,119                                | 0,220           | 0,898           |

Ранжирование выборок по величинам FA<sup>2</sup> позволило построить упорядоченный ряд, который оказался отчетливо связан с общим уровнем техногенного загрязнения среды (рис. 5).



**Рис. 5.** Ранжирование изученных выборок березы повислой по уровням флуктуирующей асимметрии (FA<sup>2</sup>) двевлярной структуры листьев в Висимском заповеднике и в зонах влияния КМК и СУМЗа.

Видно, что слева в этом ряду расположены контрольные выборки и выборки из Висимского заповедника и его ближайших окрестностей. Некоторое исключение составила выборка, взятая в 140 квартале заповедника на южном склоне г. Б. Сутук. В этом случае величина FA<sup>2</sup> несколько превышает уровень, характерный для других контрольных и заповедных участков (он помечен штриховой линией). К сожалению, в настоящее время мы не располагаем точными данными о величинах локального техногенного загрязнения в этой части заповедника и до их получения воздержимся от интерпретации данной аномалии. Необходимо также повторить сбор образцов на участке и оценку дисперсии FA<sup>2</sup> для уточнения этого вопроса. Крайнее правое положение в ряду зани-

мает импактная выборка СУМЗа. Непосредственно к ней примыкает выборка КМК-17 из зоны влияния Кировградского медеплавильного комбината, расположенная в самой загрязненной техногенными поллютантами точке. Остальные локалитеты из зоны влияния КМК расположены несколько левее. Ближе к середине ряда располагается локалитет из буферной зоны СУМЗ, который соседствует в ряду с выборкой с.г. Б. Сутук.

Выборки: 1 – контроль (30 км от СУМЗа); 2 – Висим-2 (35 км к западу от г. Кировграда); 3 – Висим-101 (Висимский заповедник, кв. 112); 4 – Висим-2д — (то же, что Висим-2, но в 150 м от этой точки на другой стороне автодороги); 5 – Висим-4 (25 км к западу от г. Кировграда); 6 – Висим-140 (Висимский заповедник, южный склон г. Б. Сутук); 7 – Буфер-СУМЗ (5 км от СУМЗа); 8 – КМК-15 (площадка вблизи от КМК); 9 – КМК-13 (в 2 км к востоку от КМК); 10 – КМК-17 (в 3 км к востоку от КМК); 11 – СУМЗ (импактный участок вблизи СУМЗа)

Штриховой линией указан наибольший эмпирический уровень FA<sup>2</sup>, полученный для интактных или малоподрезанных техногенному воздействию деревьев (для сравнения у березы в окрестностях оз. Макаровского — питьевого водоема г. Екатеринбург — FA<sup>2</sup> = 0,387)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет полагать, что предложенный метод феногенетического мониторинга является не более трудоемким, чем основанный на линейных и угловых промерах листа березы (Кряжева и др., 1996), а по полученным оценкам достаточно надежно отражает уровень интегрального техногенного загрязнения, которое приводит к существенному нарушению структу-

рогенеза листьев деревьев, расположенных в зоне влияния двух крупнейших на Урале медеплавильных заводов. Дальнейший анализ большего числа локалитетов вдоль профиля, проложенного на запад от КМК в направлении Висимского заповедника, а также на его территории позволит прояснить ряд поставленных в работе вопросов. Особое внимание будет обращено на локалитет Висим-140, где по данным, приведенным в настоящем сборнике, повышен уровень содержания в почве целого ряда тяжелых металлов и наблюдается естественная геохимическая аномалия. Не исключено, что повышение уровня  $FA^2$  в данном локалитете может быть связано именно с этими причинами.

Несколько неожиданным является то, что в градиенте воздействий техногенных факторов в зоне влияния КМК в отличие от СУМЗа размеры листьев и сложность двеллярной структуры листовой пластинки не оказались чувствительными к техногенному загрязнению среды. В зоне воздействия СУМЗа происходит отчетливое угнетение роста листьев березы повислой на от контроля к импактному участку вблизи завода, а также снижается общее число двелов, указывающее на то, что, по-видимому, замедляется структурогенез листьев. В зоне влияния КМК этого не наблюдается. Можно предполагать, что нарушение данной зависимости на территории Висимского заповедника может быть связано с перепадом высот (заповедник расположен в более высокой части горного рельефа Среднего Урала по сравнению с г. Кировградом и КМК) и поэтому обусловлено иной фенологией и продолжительностью вегетации листьев. Нам известно, что в локалитетах Висим-2, Висим-4, Висим-112, Висим-140 листья на березах формируются позднее, а опадают несколько раньше, чем вблизи КМК. Возможно, именно фенологические особенности вегетации березы повислой в Висимском заповеднике нивелируют ожидавшиеся нами ростовые и структурные градиенты, которые отчетливо проявлялись в зоне СУМЗа. Поэтому представляет интерес в дальнейшем оценить доли фенологической и онтогенетической составляющих в размерной и структурной изменчивости листьев и соотнести их с техногенной компонентой.

Таким образом, полученные результаты показывают, что наряду с высокой эффективностью предложенного метода разделения компонент дисперсии общей асимметричности: направленной и флуктуирующей асимметрии, а также возможностью получения с их помощью не только групповых, но и индивидуальных оценок, возникает немало вопросов, касающихся соотношения морфогенетических реакций на воздействие техногенных поллютантов в процессах роста, формо- и структурогенеза листьев. Интересно также в дальнейшем соотнести морфогенетические реакции разных видов: березы повислой и березы

пушистой, гербарный материал по которым собирался почти параллельно на тех же самых точках сравнения. В итоге проведенной работы можно полагать, что, опираясь на использование флуктуирующей асимметрии двеллярной структуры листьев березы повислой, можно разработать шкалу, указывающую на уровень нестабильности развития отдельного дерева или их группы. Уже сейчас можно полагать, что превышение критической величины  $FA^2 = 0,40$  указывает на неблагоприятные условия морфогенеза конкретного дерева, а значения 0,70–0,80 свидетельствуют о том, что растение произрастает в зоне сильного техногенного воздействия. Сравнение данных, полученных для Висимского заповедника, с оценками, выявленными для иных источников техногенной эмиссии, включая радиоактивное загрязнение среды на территории ВУРСа, позволит установить, можно ли в этих случаях говорить о неспецифической морфогенетической реакции и реальности построения единой шкалы оценок.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны д. б. н. А. К. Махневу за полезные советы и возможность работы с гербарными коллекциями листьев белых берез Уральского региона. Мы благодарны к. б. н. Л. В. Мариной за помощь и консультации, а также коллегам, которые помогали в сборе образцов листьев, их гербаризации, оцифровке и первичной обработке: В. И. Беляеву, к. б. н. М. В. Чибиряку, к. б. н. Е. Ю. Захаровой, к. б. н. Е. Л. Щупак, Н. В. Синевой, В. А. Лапиной, к. б. н. И. А. Кузнецовой, к. б. н. Л. Е. Лукьяновой, Ю. А. Давыдовой.

Авторы считают своим долгом высказать самые искренние слова благодарности в адрес рано ушедшего от нас к. б. н. В. В. Короны. Общий замысел исследования и идея анализа двеллярной структуры листьев принадлежали ему, но проводить работу пришлось уже без него.

*Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04-04-96100 урал2004р и № 04-07-96026.*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Садыков О. Ф. Концепция формирования региональной системы экологической безопасности (на примере Урала) // Вест. АН СССР, 1988, № 11. С. 97–100.
- Васильева И. А., Васильев А. Г. Опыт феноетического исследования таксономических взаимоотношений между байкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 53–70.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Методология экологического нормирования аэрогенных загрязнений наземных экосистем от локальных источников // Эко-



- логическое нормирование: проблемы и методы. — М., УИФ «Наука», 1992. С. 39–40.
- Воробейчик Е.Л. Экологическое нормирование токсических нагрузок на наземные экосистемы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Екатеринбург, 2004. 48 с.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. — Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.
- Захаров В.М. Анализ стабильности индивидуального развития как метод определения оптимальных условий развития // ДАН СССР. 1982. Т. 267. № 4. С. 1016–1018.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). — М.: Наука, 1987. 213 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. — М.: Московское отд. Международного Фонда «Биотест», 1993. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К. Здоровье среды: практика оценки. — М.: Изд. Центра экол. политики России, 2000. 318 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. 224 с.
- Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
- Anne P., Mawri F., Gladstone S., Freeman C.D. Is fluctuating asymmetry a reliable biomonitor of stress? A test using life history parameters in soybean // Int. J. of Plant Sci. 1998. Vol. 159. P. 559–565.
- Debat V., David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // Trends in Ecology & Evol., 2001. V. 16. N 10. P. 555–561.
- Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C., Leamy L.J., Kieser J.A. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // Biol. J. Lin. Soc. 1998. V. 64. P. 1–16.
- Kozlov M.V. Are fast growing birch leaves more asymmetrical // Oikos. 2003. V. 101. № 3. P. 654–658.
- Kozlov M.V., Wilsey B.J., Koricheva J., Haukioja E. Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // J. of Appl. Ecol. 1996. Vol. 33. P. 1489–1495.
- Lens L., Van Dongen S., Kark S., Matthysen E. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? // Biol. Rev. 2002. V. 77. P. 27–38.
- Leung B., Forbes M.R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: Comparing efficacy of analyses involving multiple traits // American Naturalist. 2000. V. 155. P. 101–115.
- Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta theriol. 1993. V.38. Suppl. 2. P.19–31.
- Miller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 291 p.
- Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, — The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.
- Palmer A.R. Waltzing with asymmetry // BioScience. 1996. V. 46. P. 518–532.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V.17. P. 291–321.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests // Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 57–72.
- Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in Muskrats // J Mammal. 1985. V. 66. N 1. P. 52–57.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // Biol. Rev. 1990. V.65. P. 31–145.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V.68. N 4. P. 361–364.
- Sneath P.H. A., Sokal R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. — San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.
- Valkama J., Kozlov M.V. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area // J. of Appl. Ecol. 2001. Vol. 38. P. 665–673.
- Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn., 1992. V. 191. P. 7–30.



## Анализ изменчивости формы М<sup>3</sup> красно-серой полевки Висимского заповедника методами геометрической морфометрии

А. Г. Васильев<sup>1</sup>, А. В. Лунев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Институт экологии растений и животных УрО РАН, [vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

<sup>2</sup> — Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Геометрическая морфометрия позволила многомерно оценить и количественно соотнести проявления географической, хронографической и половой изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба М<sup>3</sup> у красно-серой полевки на Приполярном (гора Красный Камень), Среднем (Висимский заповедник) и Южном (гора Ирмель) Урале. В соответствии с гипотезой Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971), чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано с вынужденной специализацией форм. В Висимском заповеднике в условиях низкогорья, где биотопическое разнообразие у вида выражено больше, чем в горах на северной и южной границах ареала вида на Урале следовало ожидать повышения изменчивости и разнообразия зубов. Установлено, что здесь действительно проявляется достоверно большее морфотипическое разнообразие МЗ, но существенного повышения общей изменчивости формы зубов при этом не обнаружено. Полевки Висимского заповедника по многим компонентам изменчивости формы (48,31 % дисперсии) занимают промежуточное положение между северной и южной популяциями, но по некоторым из них (36,61 %) проявляют специфику. Они имеют достоверно большие размеры зубов независимо от фазы численности. Обнаружено усиление полового диморфизма по форме и размерам М<sup>3</sup> на фазе депрессии численности (1977 г.). Показано, однако, что половой диморфизм М<sup>3</sup> наиболее отчетливо проявляется в северной популяции на Приполярном Урале, меньше выражен в Висимском заповеднике, а в ирмельской популяции на Южном Урале не был обнаружен.

### ВВЕДЕНИЕ

Форма жевательной поверхности зубов полевок является важным таксономическим признаком и традиционно позволяет проводить видовую диагностику (Агаджанян, 2003; Маркова и др., 2003). При этом часто опираются на изучение проявлений морфотипической изменчивости зубов (Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; и др.), но в последние годы для этих целей все шире используются методы геометрической морфометрии (Павлинов, 1999; Васильева, 2004; Войта, 2005). Геометрическая морфометрия позволяет исключать размерную компоненту изменчивости и многомерно анализировать изменения формы биологических объектов (Rohlf, 1998, 1999; Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002).

Изменчивость рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (М<sup>3</sup>) традиционно используется в качестве основной модели в таких исследованиях, поскольку у этого зуба часто изменяется число входящих и выступающих углов, а также число и конфигурация замкнутых дентиновых полей. Особая диагностическая роль зубов при проведении таксономических и палеонтологических исследований предполагает необходимость специально оценить устойчивость формы зубов к средовым воздействиям разной природы. Ранее Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971) высказал гипотезу, согласно которой, чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано с вы-

нужденной специализацией форм. На островах, где конкурентов мало или они отсутствуют, изменчивость зубов грызунов была выше, чем в многокомпонентных сообществах на материке.

Изменчивость третьего коренного зуба у красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) по сравнению с другими близкими представителями рода *Clethrionomys* выражена в меньшей степени (Смирнов и др., 1986). Вид широко распространен и на востоке ареала встречается в самых разнообразных биотопах, но на Урале от Приполярного до Южного Урала является петрофилом и обычно встречается в горных биотопах, предпочитая зону каменистых россыпей (курумов) на границе леса (Большаков, Бердюгин, 2002). В свете гипотезы Гатри можно предполагать, что у красно-серой полевки на Урале изменчивость М<sup>3</sup> может снизиться из-за специализации вида и его узкой биотопической приуроченности. На Среднем Урале в Висимском заповеднике, где перепад высот невелик, красно-серая полевка проникает в лесные биотопы и встречается в более разнообразных стациях, чем на Приполярном (гора Красный Камень) и на Южном Урале (гора Ирмель). Исходя из этого, можно ожидать, что в Висимском заповеднике разнообразие морфотипов зубов и их изменчивость должны быть выше по сравнению с северными и южными форпостными популяциями.

В этой связи целью работы было изучение изменчивости строения М<sup>3</sup> красно-серой полевки на Урале в свете гипотезы Гатри с использованием методов многомерной геометрической морфомет-

рии. При этом важно было соотнести между собой проявления разных составляющих компонент изменчивости зуба: географической, хронографической (межгодовой), половой, размерной. Поскольку в Висимском заповеднике ожидалось большее разнообразие зубов, чем на северной и южной границах ареала вида на Урале, предполагалось соотнести размах внутрипопуляционной изменчивости формы зуба красно-серой полевки с учетом хронографических и половых различий на территории заповедника и межпопуляционной, т.е. собственно географической изменчивости. Данное исследование позволяло также оценить связь размеров и формы зубов и степень устойчивости этих характеристик к изменениям среды и, наконец, соотнести данные, полученные методами геометрической морфометрии, с традиционным изучением морфотипической изменчивости  $M^3$ , что важно для таксономических и палеонтологических исследований.

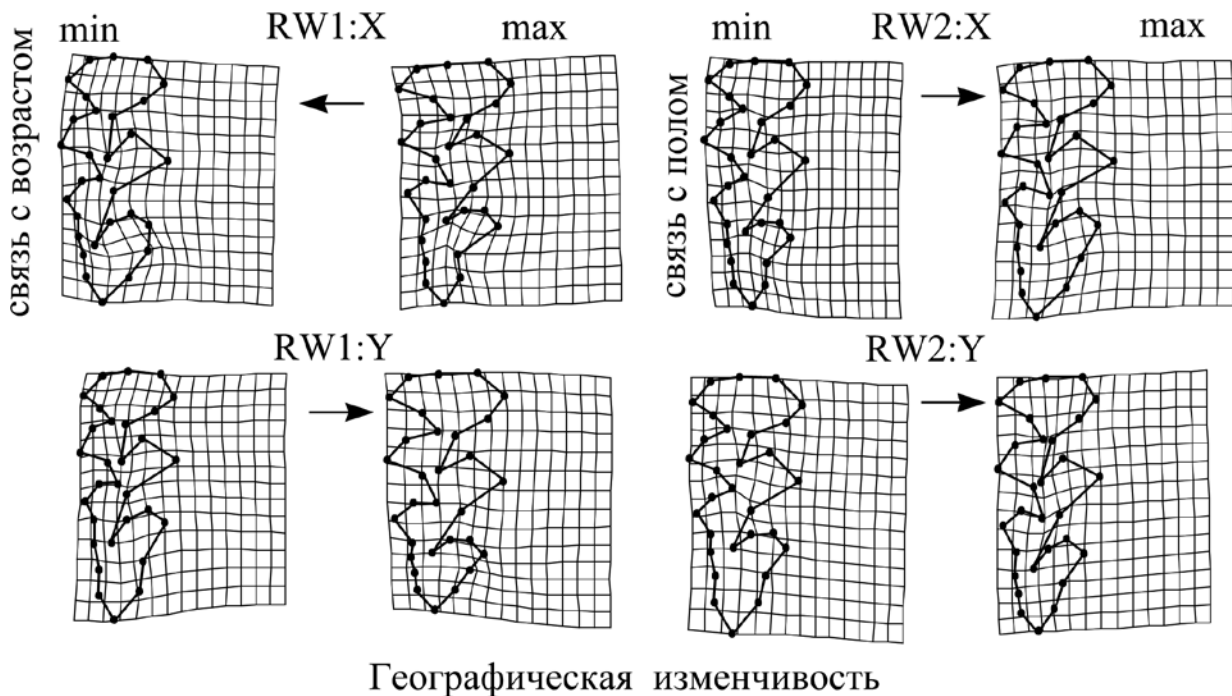
#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили серии правых зубов из коллекций черепов красно-серой полевки, хранящихся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН и коллекциях лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных. Сравнивали выборки разных лет, собранные в летние месяцы, на Приполярном Урале — гора Красный Камень (сборы В. С. Балахонова — 1975–1976 гг., а также К. И. Бердюгина и А. В. Судьбина — 1977 г.), на Южном Урале — гора Иремель (сборы О. Ф. Садыкова — 1978, 1979 гг.) и из Висимского государственного природного биосферного заповедника (сборы К. И. Бердюгина — 1975, 1977 г.). Всего изучено 249 правых изображений рисунка жевательной поверхности  $M^3$ , оцифровку которых проводили фотоаппаратом Nikon Cool-Pix-4500 через бинокулярный микроскоп МБС-2. Для описания изменчивости формы зубов использовали 30 меток (landmarks), расставленных в узлах гомологичных структур зуба с помощью программы экранного дигитайзера TpsDig (Rohlf, 2004). Для выравнивания размеров объектов по первому изображению и процедуры суперимпозиции (наложения объектов) применили метод Прокростова анализа (Rohlf, 1999). Для оценки общего размера объекта использовали размер его центра — квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра тяжести объекта до меток. Относительно меток среднего для группы — консенсусного изображения произведено жесткое вращение всех последующих объектов таким образом, что путем деформации изображения все метки объекта совмещались с эталонными метками. Чем больше деформируется объект, чтобы произошло совмещение его гомологичных меток с метками эталонного объекта, тем больше изоб-

ражения различаются друг от друга. При проецировании многомерных частных ординат объектов на касательную (тангенциальную) плоскость к сфере так называемого Кендаллова пространства (при  $\alpha = 0$ ), вычисляли новые проекции ординат (относительные деформации — relative warps) вдоль главных компонент формы (PCS — principal component shapes). Все расчеты проведены с помощью программ TpsRelw (Rohlf, 2005) и APS 2.41 (Penin, 2001). Предварительно оценивали связь относительных деформаций с размерами, возрастом и полом с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. При многомерном сравнении объектов разных групп по вычисленным значениям относительных деформаций применяли метод дискриминантного анализа.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По 30 меткам вычислили 56 главных компонент формы (PCS) зуба. Среди них выявили 20 главных компонент, объясняющих 84,4% общей дисперсии, которые согласно критерию Джоллифа (Jolliffe, 1986) могут рассматриваться как значимые и интерпретируемые. Предварительный анализ выявил для первой относительной деформации по компоненте формы RW1: X связь с размерами и возрастом животных (на нее приходится 23,75% общей дисперсии), а для второй относительной деформации по компоненте RW2: X связь с полом (8,12%). Крайние (экстремумные) изображения  $M^3$  для этих двух компонент приведены на рис. 1. Из рисунка видно, что возрастные изменения проявляются в общем упрощении строения талонуса от конфигурации forma typica до f. simplex по классификации Рерига и Бернера, удлинении зуба и сужении передней непарной петли, что сопровождается усилением округлости выступающих углов (см. рис. 1, левое верхнее изображение). Видно также, что половые различия проявляются в некотором упрощении талонуса и сужении перемычек между дентиновыми полями у самок (см. рис. 1, правое верхнее изображение). С полом были также связаны и некоторые другие компоненты изменчивости формы зуба. Общий вклад компонент, связанных с полом, составил 12,63% от общей дисперсии. Связь с полом при этом выражена слабо, и значения коэффициентов корреляции Спирмена колеблются от  $r_s = 0,13$  при  $p < 0,040$  до  $r_s = 0,16$  при  $p < 0,011$ . Тем не менее мы исключили возрастно-размерную и связанные с полом компоненты из дальнейшего анализа. Поэтому оставшиеся 15 главных компонент формы  $M^3$  (48,02% дисперсии) могут интерпретироваться как изменчивость, не связанная с размерами, возрастом и полом. Из оставшихся компонент наибольший вклад в межгрупповую изменчивость вносят RW1: Y и RW2: Y (см. рис. 1, нижний ряд изображений).



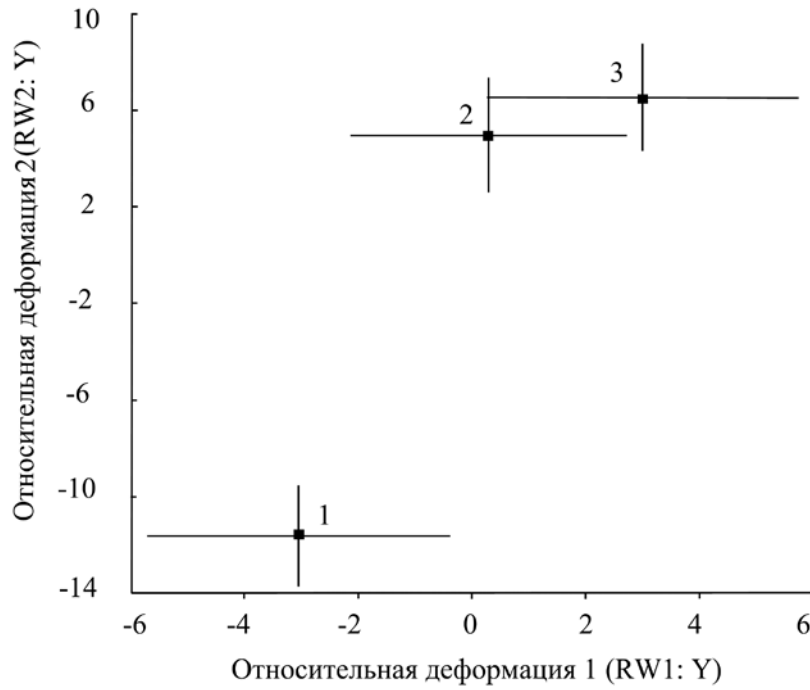
### Географическая изменчивость

Рис. 1. Сравнение крайних (экстремальных) пар конфигураций  $M^3$  для четырех главных компонент формы (RW1: X, RW1: Y, RW2: X, RW2: Y)

Вдоль оси RW1: Y наблюдается вытягивание зуба в длину, сужение передней непарной петли, намечается третий лингвальный входящий угол и наблюдается некоторое заострение талонуса в нижней его части. Такие зубы характерны для северной популяции красно-серой полевки Приполярного Урала (см. рис. 1, левое нижнее изображение). У южных полевок, обитающих на горе Ирмель, наблюдаются противоположные черты строения зуба: он имеет укороченный и округлый снизу талонус, расширенную и несколько уплощенную сверху переднюю непарную петлю. Вдоль оси RW2: Y проявляются различия в форме  $M^3$  между северной и более южными — висимской и ирмельской популяциями. Если у северных зверьков входящие углы выражены меньше и просветы между треугольниками относительно широки, за счет чего дентиновые поля часто сливаются в общее пространство, то у южных, напротив, входящие углы с лингвальной и буккальной сторон зуба углублены и их вершины сильно смещены вниз, а противолежащие края эмали в области перемычек между треугольниками сближаются, образуя несколько замкнутых дентиновых полей (см. рис. 1, правое нижнее изображение). Сочетание обеих тенденций изменения формы  $M^3$  обеспечивает проявление отчетливой географической изменчивости (рис. 2). При этом наибо-

лее своеобразной по форме жевательной поверхности зуба является северная популяция с горы Красный Камень, а висимская и ирмельская относительно близки.

Представляло интерес сравнить изменчивость формы зубов не только по двум главным компонентам формы (RW1: Y и RW2: Y), но и по всем оставшимся компонентам. С этой целью по оставшимся 15 первым главным компонентам формы провели дискриминантный анализ самцов и самок трех географически удаленных популяций: северной (гора Красный Камень), центральной (Висимский заповедник) и южной (гора Ирмель). Результаты сравнения приведены в табл.1. Сравнивая значения центроидов выборок и учитывая их знаки, легко заметить, что вдоль первой дискриминантной канонической переменной отчетливо проявляются географические различия: северные выборки имеют положительный знак, а центральные и южные — отрицательный, причем выборки из Висимского заповедника занимают промежуточное положение между северными и южными. Интересно заметить, что размах половых различий в форме  $M^3$  — половой диморфизм, несмотря на удаление четырех компонент, связанных с полом, проявился вдоль DCF1 в северной популяции; слабее различия между самцами и самками выражены в Висимском заповеднике и не выявлены в южной популяции.



**Рис. 2.** Географическая изменчивость конфигурации M<sup>3</sup> по главным компонентам формы первых двух относительных деформаций (RW1: Y и RW2: Y) в популяциях красно-серой полевки с горы Красный Камень на Приполярном Урале (1), из Висимского заповедника на Среднем Урале (2) и горы Ирмель на Южном Урале (3). Приведены центроиды выборок и стандартные отклонения вдоль указанных главных компонент.

Вдоль второй дискриминантной функции (DCF2) резко уклоняются выборки из Висимского заповедника, центроиды которых имеют отрицательный знак. Интерпретировать смысл третьей оси нам не удалось. Можно лишь предположить, что это некоторая специфика проявления полового диморфизма в строении M<sup>3</sup> в Висимской популяции по сравнению с обеими форпостными группировками. Наконец, вдоль четвертой дискриминантной канонической переменной межгрупповые различия оказались статистически недостоверными, но, судя по че-

редованию знаков центроидов, по DCF4 проявляются различия в строении M<sup>3</sup> между полами, которые, по-видимому, следует трактовать лишь как некую общую тенденцию. Возможно, некоторая специфика формы M<sup>3</sup> красно-серой полевки Висимского заповедника обусловлена более ранним началом размножения в условиях низких гор Среднего Урала и, как следствие, большей продолжительностью роста и развития соответствующих генераций зверьков по сравнению с горными северной и южной популяциями вида на Урале.

Таблица 1

**Центроиды выборок самцов и самок из северной, центральной и южной популяций красно-серой полевки, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций (relative warps) M<sup>3</sup> по 15 главным компонентам формы**

| Выборка                     | Дискриминантная функция |           |           |           |
|-----------------------------|-------------------------|-----------|-----------|-----------|
|                             | DCF1                    | DCF2      | DCF3      | DCF4      |
| Красный Камень, самки       | 0,798                   | 0,234     | -0,497    | -0,347    |
| Красный Камень, самцы       | 1,544                   | 0,425     | 0,361     | 0,217     |
| Висимский заповедник, самки | -0,378                  | -0,807    | 0,371     | -0,365    |
| Висимский заповедник, самцы | -0,176                  | -1,045    | -0,246    | 0,390     |
| Ирмель, самки               | -0,930                  | 0,768     | -0,111    | -0,001    |
| Ирмель, самцы               | -0,914                  | 0,922     | 0,137     | 0,151     |
| Дисперсия                   | 0,7826                  | 0,5931    | 0,1072    | 0,0874    |
| Доля дисперсии, %           | 48,31                   | 36,61     | 6,62      | 5,4       |
| Число степеней свободы      | 75                      | 56        | 39        | 24        |
| Уровень значимости          | p < 0,001               | p < 0,001 | p = 0,041 | p = 0,142 |

Установлено, что размер центроида  $M^3$  в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника оказался достоверно больше ( $N = 20,13$ ;  $n = 249$ ;  $p < 0,001$ ), чем в северной и южной популяциях, которые по этому параметру были сходными. Другими словами, в Висимском заповеднике  $M^3$  достоверно крупнее, чем на юге и севере.

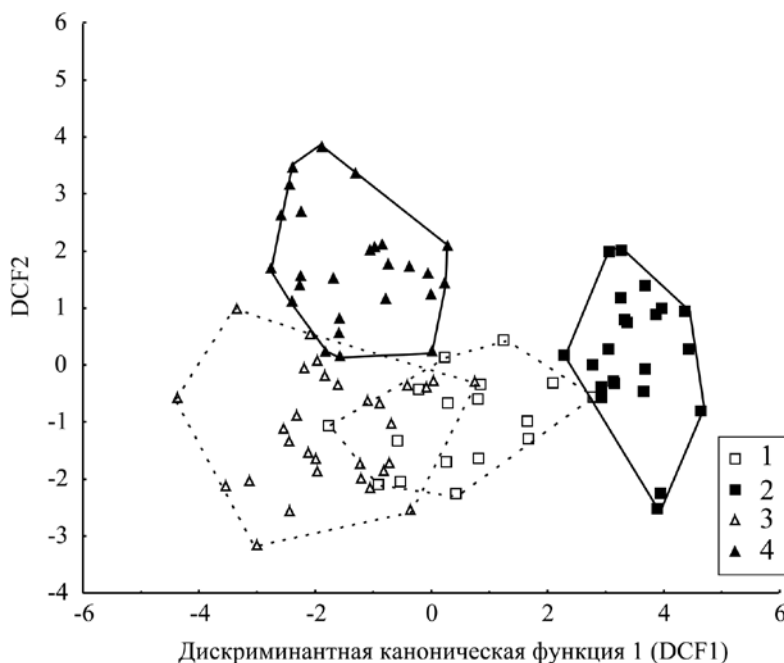
Таким образом, и по размерам, и по некоторым особенностям формы третий верхний коренной зуб зверьков из Висимского заповедника отличается от северной и южной группировок. Поскольку специфика строения  $M^3$  в популяции Висимского заповедника велика, мы специально отдельно проанализировали соотношение межгрупповых различий, связанных с полом и годом в серии выборок из Висимского заповедника. Выборки 1975 и 1977 гг. из Висимского заповедника были подразделены по полу, а дискриминантный анализ формы

зуба провели по 42 первым главным компонентам формы из 56. Это позволило описать практически все основные черты изменчивости формы  $M^3$ . Сравнивали четыре элементарные группы зверьков: 1 – самки, 1975 г., 2 – самцы, 1975 г., 3 – самки – 1977 г., 4 – самцы, 1977 г. Все три дискриминантные функции оказались значимыми (табл. 2). Установлено, что наибольшие различия проявились вдоль первой дискриминантной оси (DCF1) между выборками разных лет (61,40 % дисперсии), а половые различия (20,43 % дисперсии) — вдоль второй (DCF2). Важно заметить, что в 1976 году в Висимском заповеднике численность красно-серой полевки была близка к норме, а в 1977 году наблюдалась депрессия численности. Вдоль второй дискриминантной функции все центроиды выборок самцов имеют положительные знаки, а у самок — отрицательные (см. табл. 2).

Таблица 2

**Центроиды выборок самцов и самок в выборках разных лет из популяции красно-серой полевки Висимского заповедника, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций  $M^3$  (RW) по 42 главным компонентам формы (PCS)**

| Выборка                | Дискриминантная функция |             |             |
|------------------------|-------------------------|-------------|-------------|
|                        | DCF1                    | DCF2        | DCF3        |
| Самки, 1975 г.         | 0,5334                  | -0,9782     | -2,2019     |
| Самцы, 1975 г.         | 3,4834                  | 0,1883      | 0,7479      |
| Самки, 1977 г.         | -1,6878                 | -1,1098     | 0,8901      |
| Самцы, 1977 г.         | -1,3489                 | 1,7608      | -0,2202     |
| Дисперсия              | 4,4456                  | 1,4792      | 1,3160      |
| Доля дисперсии, %      | 61,4                    | 20,43       | 18,17       |
| Число степеней свободы | 126                     | 82          | 40          |
| Уровень значимости     | $p < 0,001$             | $p = 0,002$ | $p = 0,024$ |



**Рис. 3.** Дискриминантный анализ 42 первых главных компонент относительных деформаций  $M^3$  в выборках разных лет в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника. Выборки: 1 – самки, 1975 г., 2 – самцы, 1975 г., 3 – самки, 1977 г., 4 – самцы, 1977 г.



На рис. 3 видно, что в эти годы наибольшие различия проявились между выборками самцов (их полигоны не перекрываются). Можно предполагать, что выявленные межгодовые различия отражают специфику развития зубов полевок на разных фазах динамики численности в популяции Висимского заповедника. Поскольку форма зубов у самок на разных фазах численности отличается меньше, чем у самцов, есть основания считать, что и морфогенез зубов самцов существенно различается в годы депрессии и нормальной численности, отражая переключение программы развития. Половой диморфизм на разных фазах численности имеет разную фенотипическую выраженность, что видно из различий между центроидами самцов и самок в разные годы (см. табл. 2). Если в 1975 году, при нормальной численности, половые различия проявляются и вдоль первой главной компоненты, совпадая с направлением различий в форме М<sup>3</sup> между годами, то в 1977 году при депрессии численности половые различия наиболее четко выражены вдоль второй оси. При этом установлено, что в Висимском заповеднике средний размер зубов М<sup>3</sup> у самок значимо больше, чем у самцов и больше это выражено в год депрессии численности.

Мы суммировали дисперсии значений относительных деформаций по 20 первым главным компонентам формы для каждой из географически удаленных популяций. Оказалось, что величины дисперсий во всех географических точках близки, а в выборке из Висимского заповедника, вопреки нашим ожиданиям, общая изменчивость формы контура М<sup>3</sup> оказалась даже несколько ниже, чем в обеих форпостных популяциях. В то же время мы провели подсчет числа и частот морфотипов М<sup>3</sup>, используя традиционные подходы (Большаков и др., 1980). Оказалось, что число морфотипов и их разнообразие действительно выше в Висимском заповеднике, что согласуется с гипотезой Гатри. В Висимском заповеднике встречено 16 морфотипов, а в северной и южной популяциях соответственно 9 и 8. В Висимском заповеднике обнаружено 6 специфических морфотипов, в ирмельской популяции — 1, а на Приполярном Урале специфических морфотипов не было найдено. Индекс разнообразия Шеннона по проявлениям морфотипической изменчивости для Висимского заповедника составил  $H = 2,222$  и значимо ( $p < 0,001$ ) был выше, чем в северной (1,579) и южной (1,624) популяциях, различия между которыми не проявились ( $p = 0,655$ ). Аналогичные значимые различия получены при сравнении морфотипической изменчивости и по коэффициентам разнообразия Маргалефа (северная популяция — 1,82, центральная — 3,49, южная — 1,54).

В итоге проведенного сравнения можно заключить, что геометрическая морфометрия позво-

лила оценить и количественно соотносить проявления географической, хронографической и половой изменчивости формы М<sup>3</sup> у красно-серой полевки на Урале. Выявлена специфика популяции из Висимского заповедника, которая проявилась в больших размерах зубов независимо от фазы численности. В этой популяции было также обнаружено усиление полового диморфизма по форме и размерам М<sup>3</sup> на фазе депрессии численности (1977 г.). Показано, однако, что половой диморфизм М<sup>3</sup> наиболее отчетливо проявляется в северной популяции на Приполярном Урале, меньше выражен в Висимском заповеднике, а в ирмельской популяции на Южном Урале не был обнаружен. Изменчивость формы контура М<sup>3</sup> в низкогорье Висимского заповедника, а также в северной и южной форпостных популяциях сопоставима по величине, что на первый взгляд противоречит гипотезе Гатри. Однако число морфотипов зубов и их разнообразие оказались в низкогорье Висимского заповедника значительно выше, чем в других горных группировках. Следовательно, можно заключить, что наши данные в целом не противоречат гипотезе Гатри. Поэтому методы геометрической морфометрии существенно дополняют, но не заменяют методов классического изучения морфотипической изменчивости зубов полевок.

*Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (04-04-48352, 04-04-96100\_урал) и Проекта №87 целевой программы поддержки междисциплинарных проектов, выполняемых в сотрудничестве с учеными СО и ДВО РАН.*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. К. Направления и уровни специализации полевковых Arvicolidae // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. — СПб., 2003. С. 21–23.
- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 104–118.
- Большаков В. Н., Бердюгин К. И. Современные процессы в зоокомпоненте горных экосистем на примере Урала // Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. науч. конф. / ИЭРиЖ УрОРАН. — Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 114–116.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. — М.: Наука, 1980. 140 с.
- Маркова Е. А., Бородин А. В., Гилева Э. А. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточно-европейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевок Уральского региона и их диагностическое значение // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 9. С. 1086–1094.
- Павлинов И. Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 1. С. 78–83.
- Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы

- череп с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583-600.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473-493.
- Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. — Екатеринбург: УИФ Наука, 1993. 64 с.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. — М.: Наука, 1986. 144 с.
- Guthrie R. D. Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars // Evolution. 1965. Vol. 19, № 2. P. 214-233.
- Guthrie R. D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity // Z Saugetierk. 1971. Bd. 36. № 1. S. 37-54.
- Jolliffe I. T. Principal Component Analysis. — New York; Berlin: Springer-Verlag, 1986. 271 p.
- Penin XAPS, version 2.41. 2001 (program).
- Rohlf F. J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol., 1998. V. 47. № 1. P. 147-158.
- Rohlf F. J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // J Classif., 1999. V. 16. P. 197-223.
- Rohlf F. J. TpsDig. Version 1.40. — N. Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004 (program).
- Rohlf F. J. Relative warps. Version 1.42. — N. Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005. (program).

## Материалы к фауне Висимского государственного заповедника: жалящие перепончатокрылые (*Hymenoptera: Chrysididae, Eumenidae, Sphecidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Anthophoridae, Formicidae*)

А. О. Вершинина, П. В. Мокин

Энтомологический кружок Алексея Курпянова (Санкт-Петербург), [papiliobianor@yandex.ru](mailto:papiliobianor@yandex.ru), [eulogia@list.ru](mailto:eulogia@list.ru)

Фауна жалящих перепончатокрылых Урала изучена недостаточно. Нами не было найдено литературных данных по фауне жалящих перепончатокрылых Висимского государственного природного заповедника (ВГПЗ). Следовательно, еще не приходится говорить о предварительной оценке разнообразия видов и попытке анализа структуры фауны.

В основу данной работы легли материалы, собранные на территории ВГПЗ А. В. Решиковым в период с 7 по 19 июня 2005 г. (сбор осуществлялся преимущественно кошением энтомологическим сачком в травяном ярусе и по ветвям деревьев, а так же ловушками Малеза), а также материалы, собранные Н. Л. Уховой с помощью ловушки Малеза с мая по сентябрь 2005 г. Материал (кроме *Formicidae*) был смонтирован на энтомологические булавки. При определении были использованы ключи из Определителей насекомых Европейской части СССР (Арнольди, Длусский, 1978; Никольская, 1978; Пулавский, 1978; Осынчук и др., 1978; Тобиас, 1978) и Дальнего Востока России (Немков и др., 1995).

В ходе работы в фауне ВГПЗ выявлен 31 вид из 21 рода, относящихся к девяти семействам.

### Сем. Chrysididae

1. *Holopyga amoenula* Dahlbom, 1845; ♂ (2 экз.)

### EUMENIDAE

2. *Discoelius dufourii* Lapeletier, 1841; ♂
3. *Symmorphus mutinensis* (Baldini, 1894); ♂
4. *Symmorphus bifasciatus* (Linnaeus, 1761); ♀
5. *Ancistrocerus trifasciatus* (Muller, 1776); ♂
6. *Euodynerus quadrifasciatus* (Fabricius, 1793); ♂

7. *Allodynerus delphinalis* (Giraud, 1866); ♂

### Сем. Sphecidae

8. *Psenulus fuscipennis* (Dahlbom, 1843); ♀ (3 экз.)
9. *Psenulus pallipes* (?) (Panzer, 1798); ♀ (5 экз.)
10. *Psenulus* sp.; ♀
11. *Pemphredon podagricus* (?) Chevrier, 1870; ♀
12. *Pemphredon lugens* Dahlbom, 1842; ♀
13. *Trypoxylon fronticorne* Gussakovskij, 1936; ♀
14. *Gorytes quinquecinctus* (Fabricius, 1793); ♂
15. *Crossocerus vagabundus* (Panzer, 1798); ♀

### Сем. Colletidae

16. *Prosopis bisinuata* (Foerster, 1871); ♀
17. *Prosopis annulata* (Linnaeus, 1758); ♂ (2 экз.)
18. *Prosopis variegata* (Fabricius, 1798); ♂
19. *Prosopis punctulatissima* Smith, 1843; ♂

### Сем. Andrenidae

20. *Andrena bicolor* Fabricius, 1775; ♀
21. *Andrena fucata* Smith, 1847; ♂
22. *Panurginus romani* Aurivillius, 1914; ♂

### Сем. Halictidae

23. *Halictus setulosus* (?) Strand, 1909; ♀

### Сем. Megachilidae

24. *Hoplitis tuberculata* (Nylander, 1848); ♂
25. *Megachile willoughbiella* (Kirby, 1802); ♂ (2 экз.)
26. *Megachile genalis* Morawitz, 1880; ♂ (2 экз.)

### Сем. Anthophoridae

27. *Nomada* sp.; ♂

**Сем. Formicidae**

28. *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) (5 экз.)  
 29. *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 (3 экз.)  
 30. *Lasius niger* (Linnaeus, 1758)  
 31. *Formica* (S.) *gagates* Latreille, 1798 (2 экз.)

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В., Длусский Г. М. Сем. Formicidae // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 119). — Л.: Наука, 1978. С. 519-557.  
 Немков П. Г., Казенас В. Л., Будрис Э. Г., Антропов А. В. Сем. Sphecidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылые, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. — СПб.: Наука, 1995. 606 с.  
 Никольская М. Н. Сем. Chrysididae // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Пер-

вая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 119). — Л.: Наука, 1978. С. 58-71.

Пулавский В. В. Сем. Sphecidae // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 119). — Л.: Наука, 1978. С. 173-279.

Осынчук А. З., Панфилов Д. В., Понамарева А. А. Сем. Apoidea // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 119). — Л.: Наука. С. 279-519.

Тобиас В. И. Надсем. Vespoidea // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть. (В серии: Определители по фауне, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 119). — Л.: Наука, 1978. С. 368-480.

УДК 574: 581.557.24: 582.475

## Разнообразие эктомикориз ели сибирской в топо-экологическом градиенте (Висимский заповедник)

Д. В. Веселкин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Denis\_V@ipae.uran.ru*

Облигатная микотрофность деревьев бореальной и умеренной зон — одна из их существенных биоэкологических особенностей. Микоризный статус сопряжен как с успешностью индивидуального развития дерева, так и с особенностями организации бореальных лесных экосистем в целом. В широком смысле вступление в эктомикоризный симбиоз расширяет адаптивные возможности обоих партнеров — и деревьев и симбиотрофных грибов (John, Coleman, 1983; Каратыгин, 1993).

Одним из важных механизмов, посредством которого достигается указанное расширение адаптивных возможностей симбионтов, является потенциально высокое разнообразие эктомикоризных грибов, способных симбиозировать, во-первых, с одним видом дерева в каком-либо районе или регионе; во-вторых, с одним и тем же отдельным деревом в конкретном сообществе; в-третьих, одновременно с особями одного или разных видов растений в каком-либо районе или регионе или в конкретном сообществе. По удачному выражению И. В. Каратыгина (1993, стр. 55), «малое биологическое разнообразие лесов умеренной и бореальной зоны... представляется лишь кажущимся. Высокое биологическое разнообразие проявляется здесь в основном ниже поверхности Земли, где многочисленные микобионты на корнях одного или нескольких фитобионтов формируют разнородные симбиотические ассоциации,

обеспечивающие успешное функционирование лесных сообществ и как бы компенсирующее малое видовое разнообразие доминирующих лесных пород». В соответствие с этими взглядами, высокое разнообразие эктомикоризных грибов, которые комбинируются с корнями деревьев в разных сочетаниях, обеспечивает успешную адаптацию и эффективное функционирование поглощающих органов в широком диапазоне эдафических условий в пространственном или временном масштабах. Подобное утверждение логично и в некоторых отношениях подтверждено фактическими данными. Одно из свидетельств его справедливости — специфичность видового состава симбиотрофных макромицетов разных растительных сообществ (Васильева, 1973; Петренко, 1978; Бурова, 1986; Шубин, 1988), другое свидетельство — существование пространственной дифференциации ниш основных родов симбиотрофных грибов в толще почвы (Шубин, 1998; Иванов, 2005).

Однако признанием преимущественной приуроченности того или иного вида симбиотрофного гриба к определенному типу лесорастительных условий или почвенному горизонту не исчерпываются возможные объяснения подчас очень высокого (до 10-15 представителей одного рода в пределах локального сообщества) разнообразия эктомикоризных грибов. Прояснить картину, по нашему мнению, можно с привлечением под-

хода, учитывающего горизонтальную гетерогенность лесных экосистем. Идеология парцеллярного анализа или концепция мозаики окон (Уранов, 1965; Дылис, 1969; Карпачевский, 1981; The mosaic cycle..., 1991) приобретает все большее признание и успешно используется в лесном почвоведении и геоботанике (Дыренков, 1984; Орлова и др., 2003; Восточно-европейские леса, 2004; и др.), но незначительно редко, хотя и результативно, применяется в экологии грибов (Бурова, 1986; Предтеченская, 1998).

В настоящем сообщении излагаются материалы, направленные на выявление степени влияния на разнообразие эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) двух факторов: во-первых, изменения условий в ряду топографически сопряженных местообитаний и, во-вторых, изменения условий в пространственной мозаике лесного сообщества, обусловленной эдификаторным воздействием деревьев.

#### РАЙОН И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Для решения поставленных задач очень удачным рабочим полигоном является территория Висимского государственного природного биосферного заповедника — а именно его юго-восточной части, включающей массив первобытных темнохвойных лесов водосборного бассейна верховьев р. Сулем в районе горных вершин Б. и М. Сутук. Выбор данного района обусловлен хорошей изученностью территории полигона в отношении структуры лесного и почвенного покрова, а также в микологическом отношении (Марина, 2001), и существованием на нем до настоящего времени участков первобытных лесов с продолжительное время существующим естественным режимом формирования пространственной гетерогенности. Задачей Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара, созданного на базе Висимского заповедника в 1972 г. по инициативе Б. П. Колесникова, было комплексное изучение закономерностей организации и динамики горно-лесных экосистем. Одним из принципов организации стационарных работ было проведение исследований на топо-экологических профилях, максимально полно охватывающих разнообразие коренных и условно-коренных типов леса (Колесников, 1979).

Пробные площади, на которых выполнено исследование, по возможности вписаны в главный топо-экологический профиль, следующий в общем северо-западном направлении от вершины горы Б. Сутук к верховьям р. Сулем (рис. 1). 6 площадей расположены на высотных отметках от 685 до 380 м над уровнем моря и характеризуют основные типы коренных и условно-коренных лесов (табл. 1). Площади охватывают среднегорные (500-750 м над ур. м.; *nn1*, *nn2* и *nn3*) и низкогорные по-

ложения (200-500 м над ур. м.; *nn4*, *nn5* и *nn6*), а также основные типы элементов рельефа: элювиальные (*nn1* и *nn3*); транзитные (*nn2* и *nn4*) и аккумулятивные (*nn5* и *nn6*).

Сбор материала осуществлен в сентябре 2004 г. Для надежной идентификации прослеживали связь проводящих корней с представленными на них эктомикоризами со скелетными корнями деревьев ели. Пробы извлекали из верхней части минерального слоя почвы — 1–3 см ниже ферментативного слоя лесной подстилки (почвенный горизонт А1). На каждой площади пробы отбирались стратифицированно: во-первых, в подкороновом пространстве деревьев и, во-вторых, в окнах древостоя — вне подкоронового пространства. Для обозначения данных микроучастков ниже использован термин «парцелла».

Объем материала — по 10 проб из каждой парцеллы на площади (всего 120 проб). Образцы фиксировали в 4 %-м формалине.

Анатомическое строение эктомикоризных окончаний изучали на тонких (10 мкм) поперечных срезах, приготовленных на замораживающем ротационном микротоме. С каждой пробной площади проанализировано по 120-140 окончаний. При увеличении 450 раз у каждого окончания фиксировали наличие грибного чехла и его подтип. Использована классификация Т. Доминика — И. А. Селиванова (Селиванов, 1981), которая основана на учете двух групп признаков: 1) тип сложения чехла (плектенхиматический, псевдопаренхиматический (в настоящей работе к псевдопаренхиматическим относили все чехлы с элементами псевдопаренхиматического сложения: переходные, собственно псевдопаренхиматические, двойные) или бесструктурный); 2) наличие специфических гифальных образований на поверхности чехлов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В общей сложности в исследованных лесных сообществах на корнях ели обнаружены эктомикоризы с чехлами 15 подтипов (табл. 2): плектенхиматическими (B, D, E); переходными (BF); псевдопаренхиматическими (F, G, H, I) двойными (K, L, N, O, P, Q) и бесструктурными (SR). Также обнаружены окончания с сетью Гартига, но без наружного грибного чехла — HN-окончания (Веселкин, 2004), которые учитывали как отдельный подтип.

На каждой из пробных площадей зафиксировано от 9 до 12 подтипов чехлов. Ни один из подтипов невозможно отнести к специфическим для пробных площадей, занимающих среднегорные или низкогорные положения, равно как и для пробных площадей, расположенных в том или ином элементе рельефа. Оценки богатства и разнообразия наборов чехлов с использованием индексов видового богатства Маргалефа



и разнообразия Шеннона также слабо дифференцируют разные типы высотного положения площадей и типы элементов рельефа. Можно говорить только о слабой тенденции возрастания богатства наборов чехлов в элювиальных ландшафтах (значение индекса Маргалефа 2,14–2,52) по сравнению с аккумулятивными (1,88–1,92).

Тем не менее, совокупности микориз с разных высотных уровней хорошо различаются (рис. 2, А), что объясняется разным обилием на среднегорных и низкогорных площадях чехлов основных типов сложения: плектенхиматических, псевдопаренхиматических и бесструктурных (рис. 3). На площадях среднегорных местообитаний (*nn1–3*) преобладают микоризы со сложными псевдопаренхиматическими чехлами, доля которых варьирует от 42 до 67 %, а на низких высотных уровнях (*nn4–6*) распределение обилия между основными группами чехлов более равномерно, при этом доля псевдопаренхиматических чехлов составляет 28–36 %. Соотношение чехлов основных типов на высотных уровнях различается значимо (при объединении данных по всем площадям  $\chi^2_{(2)} = 43,35$ ;  $P < 0,001$ ).

При отдельном анализе подвыборок микориз из подкрановых парцелл (рис. 2, Б) и окон (рис. 2, В) характер их объединения в кластеры подтверждает установленную закономерность дифференциации среднегорных и низкогорных местообитаний по структуре наборов чехлов. Особенно ясно это видно на примере подвыборок из подкрановых участков. Поскольку на рисунке меры различия нормированы к максимуму, имеет смысл количественно охарактеризовать максимальное несходство наборов микориз при разных вариантах расчетов. Для полных совокупностей наибольшее несходство составляет 67 усл. единиц; для подвыборок из подкрановых участков — 76 усл. единиц; для окон древостоя — 68 усл. единиц. Другими словами, дифференцирующий вклад подвыборок из разных парцелл в общую картину примерно одинаков.

Между собой подвыборки микориз из разных парцелл в пределах пробной площади далеко не всегда проявляют высокое сходство (рис. 2, Г). Так, только на двух площадях (*nn4* и *nn2*) эти подвыборки группируются вместе. По признаку типа парцеллы подвыборки с разных площадей проявляют высокое сходство также редко: в один кластер объединяются микоризы из парцелл окон с двух площадей с аккумулятивным типом рельефа (*nn5* и *nn6*).

В подкрановых участках богатство наборов эктомикоризных чехлов несколько выше (8–10 подтипов в зависимости от площади; значения индексов Маргалефа — 1,92–2,36), по сравнению с окнами (7–9 подтипов; индексы 1,63–2,18); различия значимы (для числа подтипов  $F_{(1;10)} = 11,43$ ;  $P < 0,01$ ; для индексов  $F_{(1;10)} = 7,04$ ;  $P < 0,05$ ). По па-

раметрам структуры (соотношения чехлов основных типов сложения) устойчивых различий между парцеллами не выявлено, но можно указать на тенденцию повышения обилия псевдопаренхиматических чехлов в подкрановых парцеллах (рис. 4).

Приведенные факты свидетельствуют, что разнообразие наборов грибных эктомикоризных чехлов ели в исследованных коренных южнотаежных лесах Висимского заповедника в наибольшей степени определяется условиями местообитания в целом. При этом специфичность структуры наборов чехлов среднегорных и низкогорных местообитаний настолько контрастна, что ее можно назвать неожиданной. Различия в структуре наборов микориз в зависимости от типа парцеллы (подкрановая — окно) выражены не так сильно. Но важен сам факт установления внутриценоотических особенностей разнообразия эктомикориз, поскольку литературная информация об этом явлении практически отсутствует. Ранее показано, что у сосны в сосняке лишайниковом в местах ступения и разреженного стояния деревьев (аналоги подкрановых парцелл и окон) наблюдается разное соотношение плектенхиматических, псевдопаренхиматических и бесструктурных чехлов (Веселкин, 2001).

В качестве допущения, важного для интерпретации результатов, нами принимается, что параметры разнообразия эктомикориз отражают какие-либо аспекты разнообразия и структуры группировок эктомикоризных грибов. Структурное разнообразие грибных чехлов можно связывать в первую очередь с разнообразием видов симбиотрофных грибов по следующим причинам. В отдельных географических районах и регионах число видов грибов, вступающих в симбиоз с одним видом дерева, может достигать десятков и сотен видов (Васильева, 1973; Петренко, 1978; Бурова, 1986; Шубин, 1988; Астапенко, Кутафьева, 1990). При этом строение эктомикориз видоспецифично, что выражается прежде всего в особенностях строения чехла (Godbout, Fortin, 1984; Gronbach, Agerer, 1986; Agerer, Weiss, 1989; Jansen, Vries, 1989; Agerer, 1996; Pritsch et al. 1997; Dames et al., 1999; и др.). Следует, однако, учитывать, что использованная классификационная система эктомикоризных чехлов не является естественной и не позволяет сопоставить тому или иному подтипу чехла или группе подтипов с определенным сложением какой-либо таксон. Тем не менее, различия в структуре наборов эктомикориз, наблюдаемые в топо-экологическом градиенте в целом, можно, по нашему мнению, более или менее уверенно связывать с какими-либо изменениями в видовой структуре группировок симбиотрофов. Возможно, что то обстоятельство, что между наборами микориз из разных парцелл одного сообщества различия мень-



ше, чем между наборами с разных площадей, отражает меньшую изменчивость состава группировок симбиотрофов в пределах одного сообщества.

Исследованиями в техногенных экологических градиентах (Kowalski et al., 1989; Шкараба и др., 1991; Веселкин, 2004) установлено, что соотношение чехлов разного сложения — информативный признак, хорошо индицирующий изменения условий произрастания деревьев. При этом фоновым условиям соответствует высокое обилие хорошо структурированных псевдопаренхиматических чехлов, а в техногенно измененных условиях преобладают простые плектенхиматические или бесструктурные чехлы. В топо-экологическом градиенте водосборного бассейна верховьев р. Сулем наибольшее обилие псевдопаренхиматических чехлов наблюдается на высоко расположенных площадях. Однако лесорастительные условия этих площадей, если охватывать их в целом, не отличаются, от условий площадей низкогорий — в каждой из высотных зон представлены древостои с бонитетами от III до V. Между тем, в зависимости от производительности лесов установить какие-либо особенности разнообразия эктомикориз не удастся. По всей вероятности, для аргументированного суждения о причинах наблюдаемых изменений в структуре наборов грибных чехлов требуются дополнительные, более детальные исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в настоящем сообщении материалы свидетельствуют, что эктомикоризные симбиозы ели высоко чувствительны к актуальным экологическим условиям и параметры их разнообразия детерминируются как различиями условий между разными местообитаниями в топо-экологическом градиенте, так и различиями условий в пределах одного местообитания. Наиболее информативно при сравнении структуры наборов эктомикоризных чехлов из разных местообитаний оперировать таким признаком как соотношение чехлов разных типов сложения, а не показателями общего богатства или разнообразия. Полученные результаты позволяют сформулировать также важное заключение методического характера: при сравнении параметров строения и разнообразия эктомикориз в экологических градиентах для получения сопоставимых данных необходимо использовать стратифицированные способы отбора проб, учитывающие пространственную неоднородность лесных сообществ.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ для молодых ученых — кандидатов наук и их научных руководителей (МК-1056.2005.4) и при совместной поддержке РФФИ и Правительс-

тва Свердловской области (проекты 04-04-96104 и 04-04-96107).

## ЛИТЕРАТУРА

- Астапенко В. В., Кутафьева Н. П. Консортивные связи макромицетов с видами рода *Betula* L. // Микол. и фитопатол. 1990. Т. 24. Вып. 1. С. 3–9.
- Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. — М.: Наука, 1986. 222 с.
- Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. — Л.: Наука, 1973. 327 с.
- Веселкин Д. В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. — Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 113–126.
- Веселкин Д. В. Влияние загрязнения тяжелыми металлами и сернистым газом на эктомикоризы *Picea obovata* и *Abies sibirica* // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38. Вып. 1. С. 20–26.
- Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. Отв. ред. О. В. Смирнова. — М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. — М.: Наука, 1969. Т. 21. 28 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. — Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Иванов Д. М. Микобионты эктомикоризных окончаний *Picea abies* в ельнике черничном (Ленинградская область) // Микол. и фитопатол. 2005. Т. 39. Вып. 3. С. 41–47.
- Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений. — СПб: Гидрометеиздат, 1993. 115 с.
- Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. — М.: Лесн. пром-сть, 1981. 264 с.
- Колесников Б. П. Некоторые результаты работы и ближайшие перспективы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 3–11.
- Коломыц Э. Г. Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 51–83.
- Марина Л. В. Список агарикоидных базидиомицетов (порядки *Agaricales*, *Boletales*, *Cortinariales*, *Hericiales*, *Polyporales*, *Poriales*, *Russulales*) Висимского заповедника // Исследование эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 151–160.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Никонов В. В. Влияние ели на пространственную изменчивость кислотности подзолов северотаежных лесов // Лесоведение. 2003. № 6. С. 3–11.
- Петренко И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. — Новосибирск: Наука, 1978. 131 с.
- Предтеченская О. О. Пространственное размещение и биомасса мицелия макромицетов в почвах сосновых и березовых лесов: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Москва, 1998. 22 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. —

- М.: Наука, 1981. 232 с.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы совр. ботаники. 1965. Т. 1. С. 251-254.
- Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мехоношин Л. Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12-17.
- Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. (Экологическая характеристика). — Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1988. 175 с.
- Шубин В. И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32. Вып. 6. С. 32-37.
- Agerer R. Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine // Mycorrhiza. 1996. Vol. 6. № 1. P. 1-7.
- Agerer R., Weiss M. Studies on ectomycorrhizae. XX Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce // Mycologia. 1989. Vol. 81. № 3. P. 444-453.
- Dames J. F., Straker C. J., Scholes M. C. Ecological and anatomical characterization of some *Pinus patula* ectomycorrhizas from Mpumalanga, South Africa // Mycorrhiza. 1999. Vol. 9. № 1. P. 9-24.
- Godbout C., Fortin J. A. Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization // Can. J. Bot. 1984. Vol. 63. № 2. P. 252-256.
- Gronbach E., Agerer R. Charakterisierung und Inventur der Fichten-Mykorrhizen im Högwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung // Forstwiss. Cbl. 1986. Bd. 105. H. 4. S. 329-335.
- Jansen A. E., Vries de F. M. Mycorrhizas on Douglas fir in the Netherlands // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. — Praha, 1989. Pt. 1. P. 197-200.
- John T. V., Coleman D. C. The role of mycorrhizae in plant ecology // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 1005-1014.
- Kowalski S., Wojewoda W., Bartnik C., Rupik A. Mycorrhizal species composition and infection patterns in forest plantations exposed to different levels of industrial pollution // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. — Praha, 1989. Pt. 1. P. 249-256.
- Pritsch K., Munch J. C., Buscot F. Morphological and anatomical characterisation of black alder *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. ectomycorrhizas // Mycorrhiza. 1997. Vol. 7. № 4. P. 201-216.
- The mosaic cycle concept of ecosystem. H. Remmert (ed). Ecological studies. Analysis and syntesis. 1991. Vol. 85. 168 p.

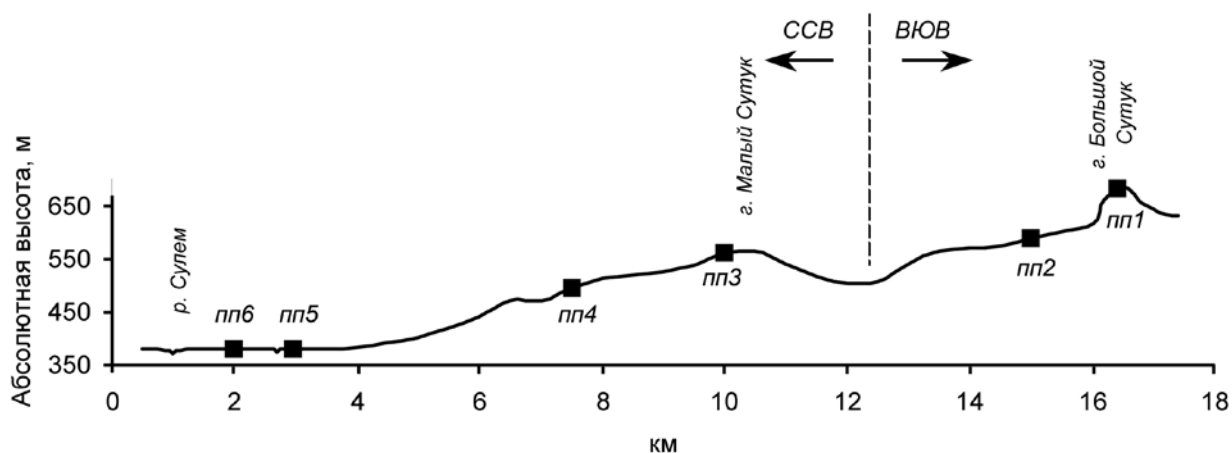


Рис. 1. Схема размещения площадей на топо-экологическом профиле (по Э. Г. Коломыц (1979) с изменениями).

Таблица 1

## Характеристики пробных площадей

| Площадь | Квартал | Высота над уровнем моря, м | Положение в рельефе     | Тип леса                           | Состав по числу стволов | Бонитет | Почва                                    |
|---------|---------|----------------------------|-------------------------|------------------------------------|-------------------------|---------|--|
| пп1     | 140     | 685                        | вершина                 | ельник нагорный                    | 7Е2Б1П+К                | V       | бурая горно-лесная типичная              |
| пп2     | 140     | 590                        | верхняя часть склона    | ельник высокотравно-папоротниковый | 5Е5П                    | III     | бурая горно-лесная типичная              |
| пп3     | 112     | 560                        | вершина                 | ельник высокотравно-папоротниковый | 6Е4П                    | IV      | бурая горно-лесная типичная              |
| пп4     | 115     | 490                        | средняя часть склона    | ельник крупно-папоротниковый       | 5Е4П1Б                  | IV      | бурая горно-лесная с признаками оглеения |
| пп5     | 53      | 380                        | склон приречной ложбины | ельник зеленомошно-мелкотравный    | 5Е3Б2П                  | III     | бурая горно-лесная слабо-оподзоленная    |
| пп6     | 72      | 380                        | выровненная депрессия   | ельник-кедровник хвощово-сфагновый | 6Е4К+Б                  | V       | торфяно-глеевая                          |

Таблица 2

## Параметры разнообразия наборов эктомикоризных чехлов

| Параметр                            |                          | Местоположение и номер пробной площади <sup>1</sup> |      |      |              |      |      |      |
|-------------------------------------|--------------------------|---|------|------|--------------|------|------|------|
|                                     |                          | низкогорные   |      |      | среднегорные |      |      |      |
|                                     |                          | пп6   | пп5  | пп4  | пп3          | пп3  | пп1  |      |
| Обилие микориз с чехлами подтипа, % | плектенхиматические      | B   | 34,7 | 29,6 | 40,4         | 14,5 | 14,2 | 26,4 |
|                                     |                          | D   | 1,7  | -    | 1,1          | 0,9  | -    | -    |
|                                     |                          | E   | -    | -    | -            | -    | -    | 0,9  |
|                                     | переходные               | BF  | 7,4  | 5,6  | 6,7          | 0,9  | 3,5  | 0,9  |
|                                     |                          | F   | 11,6 | 8,3  | 16,9         | 31,6 | 53,1 | 30,2 |
|                                     | псевдо-паренхиматические | G   | 3,3  | -    | 2,2          | -    | -    | 1,9  |
|                                     |                          | H   | -    | -    | -            | 0,9  | -    | -    |
|                                     |                          | I   | -    | -    | -            | 0,9  | -    | -    |
|                                     |                          | K   | -    | -    | 1,1          | 0,9  | 4,4  | 0,9  |
|                                     | двойные                  | L   | 5,0  | 2,8  | 1,1          | 1,7  | -    | 4,7  |
|                                     |                          | N   | -    | -    | -            | -    | 0,9  | -    |
|                                     |                          | O   | -    | 4,6  | -            | 4,3  | 4,4  | 1,9  |
|                                     |                          | P   | 1,7  | 1,9  | 5,6          | -    | 0,9  | -    |
|                                     |                          | Q   | -    | 4,6  | 3,4          | 17,1 | 0,9  | 1,9  |
|                                     | бесструктурные           | SR  | 24,0 | 38,0 | 21,3         | 23,9 | 11,5 | 30,2 |
| НН <sup>2</sup>                     |                          | 10,7  | 4,6  | -    | 2,6          | 6,2  | -    |      |
| Всего подтипов                      |                          | 9   | 9    | 10   | 12           | 10   | 10   |      |
| Индекс видового богатства Маргалефа |                          | 1,88  | 1,92 | 2,23 | 2,52         | 2,12 | 2,14 |      |
| Индекс разнообразия Шеннона         |                          | 1,79  | 1,70 | 1,69 | 1,79         | 1,55 | 1,58 |      |
| Индекс разнообразия Симпсона        |                          | 4,71  | 4,01 | 4,04 | 4,75         | 3,08 | 3,90 |      |

*Примечание.* 1 – здесь и на рисунках 3 и 4 пробные площади приведены в том порядке, в каком они расположены на профиле (см. рис. 1); 2 – окончания без наружного грибного чехла с развитой сетью Гартига.

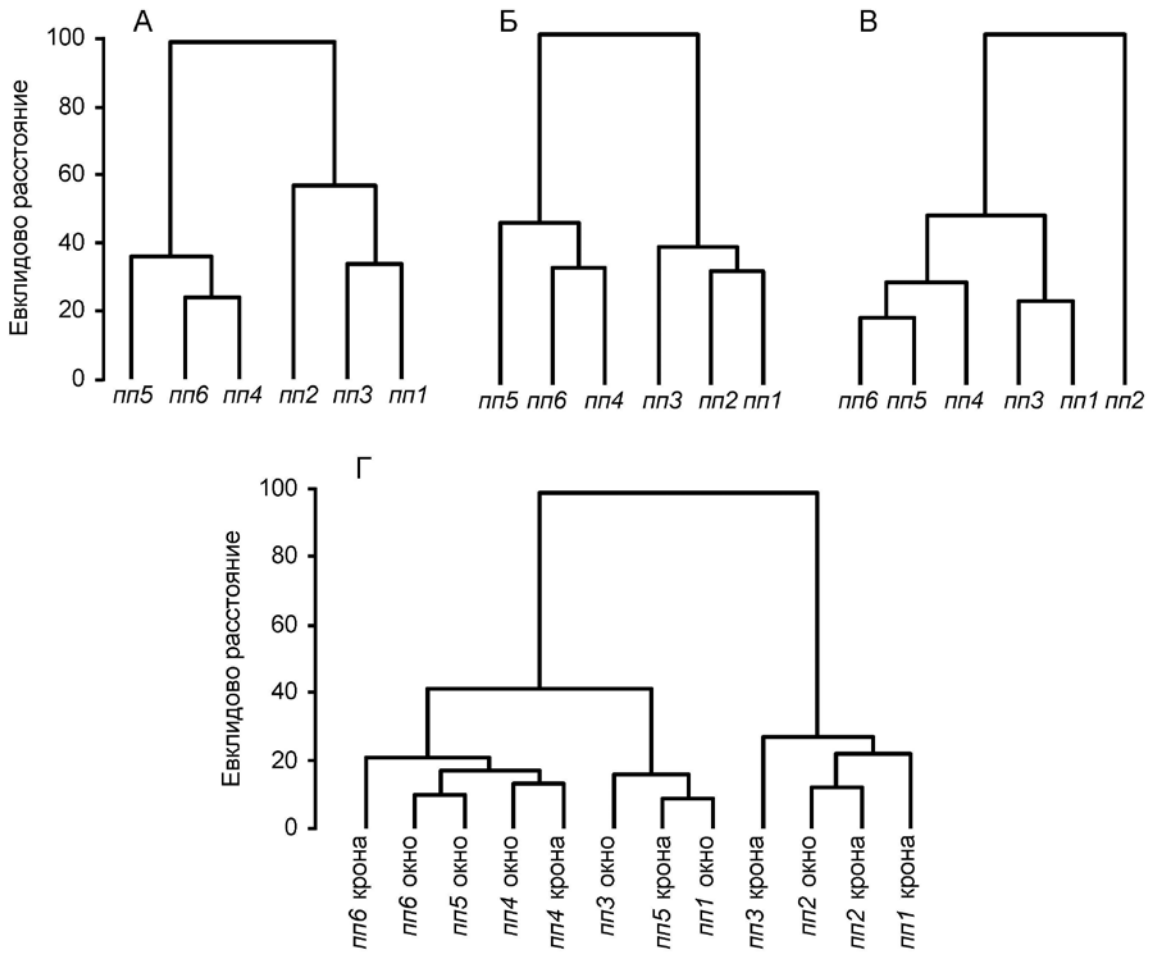


Рис. 2. Различие наборов эктомикориз с пробных площадей. А — полные совокупности; Б — подвыборки из подкروновых участков; В — подвыборки из окон; Г — подвыборки из подкроновых участков и окон. Меры различия нормированы к максимуму; способ построения — метод Варда.

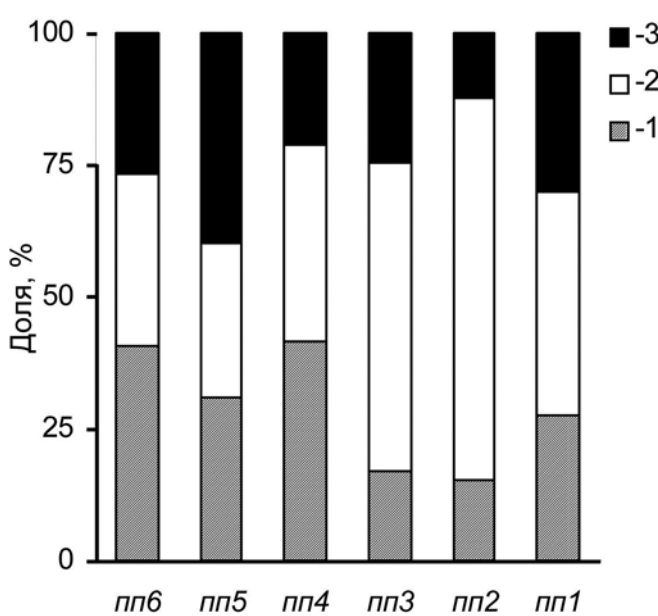


Рис. 3. Соотношение чехлов плектенхиматического (1), псевдопаренхиматического (2) и бесструктурного (3) сложения на пробных площадях.

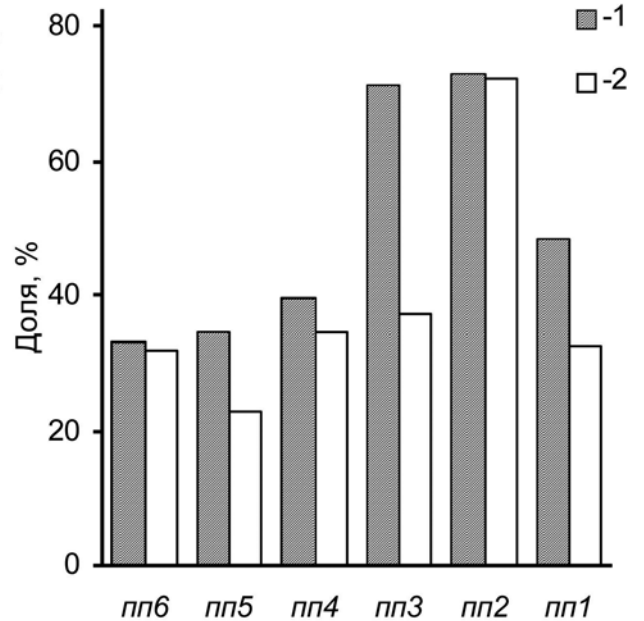


Рис. 4. Доля псевдопаренхиматических чехлов в подкроновых участках (1) и в окнах (2).

## Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию

**Е. Л. Воробейчик, Ю. А. Давыдова, С. Ю. Кайгородова, С. В. Мухачева**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
elv@ipae.uran.ru, davydova@ipae.uran.ru, kaygorodova@ipae.uran.ru, msv@ipae.uran.ru*

Многолетние исследования мелких млекопитающих на территории Висимского заповедника до настоящего времени проводились без учета возможного негативного влияния химического загрязнения от близко расположенных крупных промышленных предприятий — Кировградского медеплавильного комбината и Верхнетагильской ГРЭС. Для участков, на которых с 1948 по 2005 г. разные исследователи проводили отловы мелких млекопитающих, определены уровни загрязнений тяжелыми металлами природных депонирующих сред (снег, лесная подстилка), проведено их сопоставление с величинами, характерными для фоновых и импактных территорий Уральского региона. Сделан вывод о существенной неоднородности территории Висимского заповедника по уровням химического загрязнения, обусловленной как различной удаленностью участков от источников выбросов, так и сложной орографией местности (перехват атмосферных выпадений горными вершинами). В пределах заповедника выделены участки с максимальными (район горы Большой Сутук) и минимальными (район дер. Большие Галашки, склоны гор Малый Сутук и Липовый Сутук, пойма реки Медвежья) уровнями химического загрязнения. На участке с максимальным уровнем загрязнения зарегистрировано значительное увеличение содержания свинца в скелете и кадмия в почках у особей рыжей полевки по сравнению с фоновыми территориями. Полученные данные заставляют внести существенные коррективы в интерпретацию результатов изучения биологии и экологии мелких млекопитающих на территории Висимского заповедника: при анализе материалов, собранных в районе горы Большой Сутук, необходимо учитывать значительный риск токсического поражения животных от повышенного содержания техногенных поллютантов в их организме.

Висимский заповедник в течение более полувека рассматривался многими териологами как совершенно «чистая» и нетронутая территория — последний сохранившийся на Среднем Урале участок первобытных темнохвойных лесов южной тайги. Несколько поколений исследователей проводили на этой территории фаунистические и экологические работы, никак не увязывая их с возможным техногенным воздействием относительно близко расположенных промышленных предприятий — медеплавильного комбината г. Кировграда и ГРЭС г. Верхнего Тагила.

Влияние на заповедник промышленных выбросов изучал в 70-х годах прошлого столетия А. И. Лукьянец (Лукьянец, Шелковникова, 1975; Лукьянец, 1979). Степень загрязнения воздуха он оценивал по интенсивности усыхания деревьев и визуальным признакам повреждения листовых пластинок. В итоге был сделан вывод о том, что «территория Висимского заповедника находится вне прямого воздействия выбросов Верхнетагильской ГРЭС и Кировградского медеплавильного комбината» (Лукьянец, 1979; с. 163), поскольку горные «возвышенности в сочетании с западным направлением ветров препятствуют проникновению вредных веществ на территорию Висимского заповедника, расположенного по отношению к источникам ... [выбросов] с подветренной стороны на расстоянии 15–20 км» (с. 147). Этот вывод на долгое время стал единственным свидетельством защищенности заповедника от промышленного за-

грязнения. Однако обратим внимание, во-первых, на то, что работа А. И. Лукьянца базировалась исключительно на визуально регистрируемых признаках поражения древесной растительности и не содержала каких-либо данных химического анализа. Во-вторых, все его 48 пробных площадей были заложены на небольшом удалении от промышленных предприятий (от 1 до 4–6 км, максимально — 11 км к востоку от ГРЭС), а на территории самого заповедника не было ни одной пробной площади.

Работы по изучению действия Кировградского комбината на прилегающие территории были вновь инициированы в середине 80-х — начале 90-х годов Ю. Ф. Мариным (1990, 1992а, 1996). Тогда же О. А. Лукьянов и Л. Е. Лукьянова начали исследования трансформации популяций и сообществ мелких млекопитающих в градиенте загрязнения от Кировградского комбината; результаты их работ с включением данных по другим источникам загрязнения изложены в большой серии публикаций (Лукьянова, 1990; Лукьянова, Лукьянов, 1992; Лукьянова, Лукьянов, 1998а, 1998б). В 1993–1994 гг. к этой тематике подключились другие сотрудники ИЭРиЖ УрО РАН (О. А. Жигальский, Е. Л. Воробейчик, В. А. Мухин, И. Н. Михайлова, В. М. Горячев, В. С. Дедков, С. Ю. Кайгородова, Е. В. Хантемирова, И. Л. Гольдберг), а также Висимского заповедника (Ю. Ф. Марин, Л. В. Марина, Е. Г. Ларин), проводившие сбор материала по ряду объектов (древесный, травяно-кустарничковый и моховой ярус, эпифитные лишайники, дере-



возражающие грибы, почва, почвенная биота, позвоночные животные). Работы были проведены в рамках нескольких договорных тем по заказу комитета по охране окружающей среды Свердловской области; результаты опубликованы, к сожалению, лишь отрывочно (Воробейчик и др., 1996; Кайгородова, 1996а, 1996б). Однако базовый экспериментальный полигон (относительно прямая почти 40 километровая трансекта с серией пробных площадей от Кировградского комбината до дер. Большие Галашки в направлении минимальной повторяемости атмосферных переносов от КМК и Верхнетагильской ГРЭС), послуживший основой для всех этих работ, был исходно заложен Ю. Ф. Мариным вне собственно территории заповедника — на расстоянии от 200 до 2000 м от его северной границы вдоль Сулемского водовода в пределах его охранной зоны.

Итак, можно констатировать, что на настоящий момент «техногенная чистота» Висимского заповедника строго не документирована, а уверенность в ней имеет, скорее, психологические основания, связанные с заповедным статусом данной территории. В то же время, существуют косвенные свидетельства обратного. Так, по ряду особенностей динамики, структуры и воспроизводства популяций мелких млекопитающих (Давыдова, 2002, 2003; Мухачева, Давыдова, в печати; Полявина, 2005; Тарахтий и др., 2005) условия обитания в ряде мест на востоке Висимского заповедника могут быть интерпретированы как далекие от оптимальных, но вопрос о причинах этой неоптимальности остается открытым.

Цель данной работы — определение уровней химического загрязнения тех участков Висимского заповедника, на которых проводились исследования мелких млекопитающих, а также сопоставление степени их загрязнения, как с фоновыми, так и импактными территориями Уральского региона.

#### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Изучение мелких млекопитающих на территории Висимского заповедника имеет длительную историю (табл. 1), которая может составить предмет отдельного исследования. Впервые как объект изучения мелкие млекопитающие упоминаются в работах М. Я. Марвина (1959) по инвентаризации териофауны заповедника, начавшейся с его организацией в 1946 г. Дальнейшее комплексное исследование биоты заповедника было связано с созданием и функционированием Среднеуральского горно-лесного биогеоценологического стационара. В опубликованном «Очерке природы Висимского государственного заповедника» (Турков, Колесников, 1977) дан краткий обзор фауны заповедника.

С 1974 по 1995 г. мышевидные грызуны были объектом масштабных (более 40 учетных линий, охватывающих все основные типы местообитаний заповедника) фаунистических наблюдений К. И. Бердюгина. Цель этих работ — установление состава исходных сообществ грызунов южной тайги среднеуральского низкогорья, изучение их биотопического распределения, а также анализ изменений структуры сообществ в производных лесных местообитаниях, сформировавшихся на вырубках и гарях. В результате была оценена относительная численность мелких млекопитающих, ее межгодовая динамика, доля видов в отловах, их биотопическая приуроченность (Бердюгин, 1975, 1976, 1996; Бердюгин и др., 1996; Бердюгин, 2000).

С 1982 г. в рамках программы «Летопись природы» учеты мелких млекопитающих ведет Ю. Ф. Марин с целью мониторинга видового состава и численности. Постоянные учетные линии располагаются в пределах одного лесоустроительного выдела и характеризуют как коренные леса, так и нарушенные предыдущей антропогенной деятельностью местообитания (кварталы 97, 112, 9, 18 по лесоустройству 2000 г.). Опубликовано несколько фаунистических сводок (Марин 1987, 1992б, 2001), создана обширная база данных.

В течение 8 лет в условиях стационара, расположенного в пойме р. Медвежка (69 квартал по лесоустройству 1986 г.) исследования фауны и популяционной экологии землероек проводила Л. П. Шарова. Отловы велись на участках коренных елово-пихтовых и производных березовых лесов.

С 1986 года наблюдения за состоянием населения мелких млекопитающих коренных и производных биотопов заповедника ведет И. А. Кузнецова. Анализируются изменения, связанные как с естественными процессами освоения новых мест обитания, так и вызванные природными катастрофическими явлениями (Кузнецова и др. 1996, 2001; Кузнецова 2000, 2002). Учетные линии расположены вблизи дер. Большие Галашки и в западной части заповедника на ландшафтно-экологическом профиле (на границе кварталов 21, 29, 30 по лесоустройству 2000 г.).

Динамику показателей обилия и пространственной структуры, миграционные процессы в популяциях мышевидных грызунов изучал О. А. Лукьянов (Лукьянов, 1987, 1996; Лукьянова, Лукьянов, 2001), используя трансекту протяженностью 2 км из 200 ловушек (на границе кварталов 84, 85, 101 по лесоустройству 1986 г.) и пролегающую через склоны Малого Сутука и Липового Сутука. Сейчас эту работу продолжает Л. Е. Лукьянова. Участок заповедника, в котором проводили эти исследования, стал уникальной экспериментальной площадкой после катастрофического ветровала 1995 г. и мощного пожара 1998 г.

С 1993 г. И. А. Кшнясев ведет наблюдения за населением мышевидных грызунов на стационарной площадке, расположенной на западном склоне горы Большой Сутук, с применением методики мечения и повторного отлова. Задача этих работ — изучение динамики видового состава, численности, поло-возрастной структуры, репродуктивной и миграционной активности мелких млекопитающих (Кшнясев, 1996а, 1996б; Давыдова, Кшнясев, 2004; Кшнясев, Давыдова, 2005). Исследование репродуктивных особенностей мышевидных грызунов, связанных с сезонной и межгодовой динамикой и структурой популяции с 1995 г. ведет Ю. А. Давыдова (2001) на южном склоне горы Большой Сутук (140 квартал по лесоустройству

2000 г.). Там же с 2000 г. отловы мышевидных грызунов проводит Е. В. Михеева, изучающая эколого-физиологические особенности лесных полевков в районе естественной геохимической аномалии (Михеева и др., 2004; Михеева, Жигальский, 2004; Михеева, Байtimiрова, 2005), а территория заповедника (южный склон горы Большой Сутук) выделена в качестве фонового участка.

Таким образом, в Висимском заповеднике в течение длительного времени мелкие млекопитающие были объектом фаунистических и популяционно-экологических работ, не связанных с проблемой влияния прилегающих промышленных предприятий.

Таблица 1

### История изучения мелких млекопитающих в Висимском заповеднике.

| Автор           | Годы отловов мелких млекопитающих | Основные публикации   | Расположение мест отлова   | Код площадки*    |
|-----------------|-----------------------------------|---|--|------------------|
| М. Я. Марвин    | 1948, 1949                        | Марвин, 1959  | Западная часть заповедника и прилегающая к ней территория        | Г-1              |
| К. И. Бердюгин  | 1974–1995                         | Бердюгин, 1975, 1976, 1996; Бердюгин и др., 1996; Кузнецова и др., 1996; Бердюгин и др., 2000                   | Вся восточная часть заповедника                                  | БС-1**<br>БС-3** |
| Ю. Ф. Марин     | 1982–2005                         | Марин, 1987, 1992б, 1996, 2001  | Западная, центральная, северная, юго-восточная часть заповедника | МС-2**           |
| И. А. Кузнецова | 1986–2005                         | Шарова, Кузнецова, 1987; Кузнецова и др., 1996; 2001; Бердюгин и др., 1996, 2000; Кузнецова, 2000; 2002         | Западная часть заповедника                                       | Г-1              |
| Л. П. Шарова    | 1986–1993                         | Шарова, Кузнецова, 1987; Шарова, 1989; Большаков и др., 1996; Кузнецова и др., 1996; Бердюгин и др., 1996, 2000 | Юго-восточная часть заповедника                                  | Ш-1              |
| О. А. Лукьянов  | 1986–1999                         | Лукьянов, 1987; 1996; Лукьянов, Лукьянова, 1990, 2002; Лукьянова, Лукьянов, 1992, 1998а, 1998б, 2001            | Юго-восточная часть заповедника                                  | МС-2**<br>ЛС-1** |
| Л. Е. Лукьянова | 1987–2005                         | Лукьянова, 1990; Лукьянов, Лукьянова, 1990, 2002; Лукьянова, Лукьянов, 1992, 1998а, 1998б, 2001                 | Юго-восточная часть заповедника                                  | МС-2**<br>ЛС-1** |
| И. А. Кшнясев   | 1993–2005                         | Кшнясев, 1996а, 1996б; Давыдова, Кшнясев, 2004; Кшнясев, Давыдова, 2005   | Юго-восточная часть заповедника                                  | ПМ               |
| Ю. А. Давыдова  | 1995–2005                         | Давыдова, 2001, 2002, 2003  | Юго-восточная часть заповедника                                  | БС-3             |
| Е. В. Михеева   | 2000–2005                         | Михеева и др., 2004; Михеева, Жигальский, 2004; Михеева, Байtimiрова, 2005                                      | Юго-восточная часть заповедника                                  | БС-3             |

\* Обозначение пробных площадей, использованных для оценки уровней загрязнения в местах стационарных отловов мелких млекопитающих (соответствуют обозначениям на рис. 2 и в табл. 3).

\*\* Пробные площади соответствуют не всем участкам отловов, проводимых автором.

### ХАРАКТЕРИСТИКА ИСТОЧНИКОВ ВЫБРОСОВ

Кировградский медеплавильный комбинат (КМК) — один из старейших заводов Урала. Современное название предприятия — «Произ-

водство полиметаллов», филиал ОАО «Уралэлектромедь». Длительность его воздействия на экосистемы на настоящий момент составляет более 90 лет. Верхнетагильская ГРЭС действует уже в течение 50 лет. В составе выбросов медеплавильного комбината преобладает сернистый ангидрид, а в

выбросах электростанции — щелочная кальций-содержащая пыль.

Общая структура выбросов КМК сопоставима со структурой выбросов других крупных медеплавильных предприятий Урала, но в составе неорганической пыли среди тяжелых металлов преобладает свинец, тогда как на других предприятиях выше относительная доля меди и цинка. Общая масса выбросов КМК и Верхнетагильской ГРЭС составляла в период стабильной экономической ситуации в конце 80-х годов XX века 230625 т/год и снизилась в 1993 г. до 119658 т/год. Суммарные объемы выбросов этих двух предприятий превышают объемы выбросов Среднеуральского меде-

плавильного завода (СУМЗа), Красноуральского медеплавильного комбината (ОАО «Святогор») и достигают значений выбросов Карабашского медеплавильного комбината — одного из крупнейших предприятий России (табл. 2). Поэтому, можно предполагать, что распространение ореолов рассеяния тяжелых металлов и протяженность зон локальной техногенной нагрузки сопоставимы с таковыми для хорошо изученных территорий вокруг СУМЗа и Карабашского комбината, где загрязнение достигает региональных фоновых значений на расстоянии 20–40 км от предприятий в сторону минимальных переносов (Воробейчик и др., 1994; Степанов и др., 1992).

Таблица 2

**Атмосферные выбросы (т/год) крупных медеплавильных предприятий и ГРЭС Урала (данные по меди, цинку, свинцу и мышьяку приведены суммарно для всех форм нормируемых соединений).**

| Пред-<br>приятие           | Год<br>пуска | Год учета<br>выброса | Общий<br>выброс | Сернистый<br>ангидрид | Пыль  | В том числе: |      |      |      |
|----------------------------|--------------|----------------------|-----------------|-----------------------|-------|--------------|------|------|------|
|                            |              |                      |                 |                       |       | Cu           | Zn   | Pb   | As   |
| Карабашский<br>МК          | 1910         | 1977*                | 296200          | 267200                | 29000 | 1370         | 5140 | 3930 | 2440 |
|                            |              | 1990*                | 50681           | 46842                 | 3839  | —            | —    | —    | —    |
| Красноураль-<br>ский МК    | 1932         | 1999**               | 84987           | 78220                 | 5176  | 533          | 987  | 164  | 287  |
| Среднеураль-<br>ский МЗ    | 1940         | 1989***              | 149976          | 134089                | 15887 | 2610         | 1753 | 563  | 639  |
|                            |              | 1995**               | 95577           | 76904                 | 10069 | 1155         | 927  | 357  | 287  |
| Кировградский<br>МК        | 1914         | 1989****             | 95325           | 85500                 | 6937  | 405          | 259  | 511  | 174  |
|                            |              | 1993**               | 56412           | 51873                 | 3730  | 45           | 180  | 206  | 132  |
| Верхнетагиль-<br>ская ГРЭС | 1956         | 1987**               | 135300          | 34400                 | 78700 | —            | —    | —    | —    |
|                            |              | 1993**               | 63246           | 15499                 | 34939 | —            | —    | —    | —    |

Проверк означает отсутствие данных; источники информации: \* — Степанов и др., 1992; \*\* — данные экологических служб предприятий; \*\*\* — Воробейчик и др., 1994; \*\*\*\*- Марин, 1996.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ УРОВНЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

### Характеристика пробных площадей

Были выбраны три ключевых участка (рис. 1), расположенных на разном удалении от источников выбросов:

1. Галашкинский: крайняя западная часть заповедника, вблизи деревни Большие Галашки; наиболее удален от Кировградского медеплавильного комбината и Верхнетагильской ГРЭС.
2. Сутукский: юго-восточная часть Висимского заповедника, включающая наиболее «горную» часть территории — горы Большой Сутук, Малиновая, Долгая, Малый Сутук, Липовый Сутук и др.; находится на удалении 10–20 км от промышленных предприятий.
3. Кировградский: расположен в непосредственной близости от Кировградского медеплавильного комбината и характеризует «классический» вариант импактной зоны (ближайший сохранившийся участок пихтово-елового леса возле завода).

На Галашкинском и Сутукском (рис. 2) участках пробные площади закладывали с «привязкой» к местам стационарных отловов мелких млекопитающих, проводимых териологами в разные годы. Одновременно закладывали пробные площади с учетом сложной орографии исследуемого района — на вершинах и склонах гор разных экспозиций и на разных высотах, в поймах рек и межгорных депрессиях. В настоящей работе подробно рассмотрены материалы только по 9 пробным площадям, имеющим непосредственное отношение к предмету обсуждения; их характеристика представлена в таблице 3.

Для Галашкинского участка дополнительно включены данные по 13 пробным площадям, обследованным в 1997 г.

Для сопоставления изучаемой территории с другими территориями Уральского региона по уровням загрязнения дополнительно были использованы полученные ранее и неопубликованные материалы по следующим ключевым участкам:

— пос. Ключи Сысертского района Свердловской области (Биостанция Уральского госуниверситета), 13 пробных площадей, 1996 г.;



Рис. 1. Схема расположения ключевых участков (треугольники) в районе Висимского заповедника — Галашкинского, Сутукского, Кировградского.

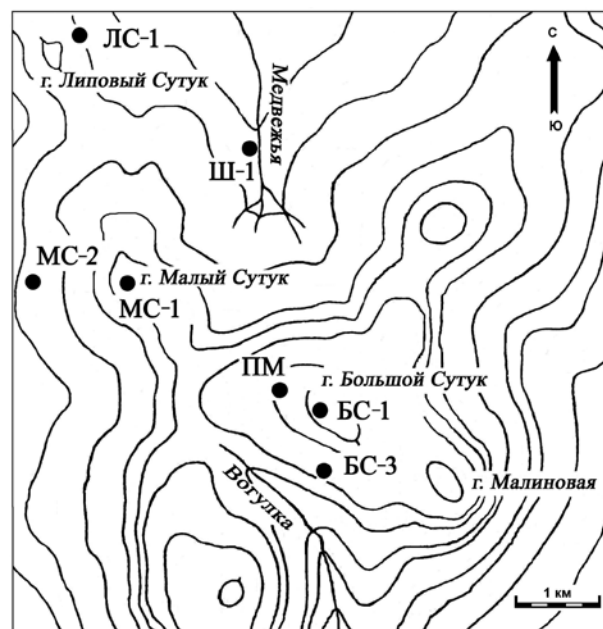


Рис. 2. Схема расположения пробных площадей на Сутукском участке.

- окрестности г. Артемовска, 13 пробных площадей, 1996 г.;
  - Национальный парк «Припышминские Боры», Тугулымская дача, 3 пробные площади, 2005 г.;
  - окрестности Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), фоновая зона (20–30 км от завода);
  - окрестности Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), буферная зона (4–6 км от завода);
  - окрестности Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), импактная зона (1–2 км от завода).
- В районе СУМЗа уровни загрязнения лесной подстилки охарактеризованы по 208 пробным площадям (сбор 1995–1996, 1998 гг.); загрязнение снега охарактеризовано по 9 площадям (сбор 2005 г.).

Таблица 3

### Характеристика пробных площадей, использованных для оценки уровней загрязнения.

| Код площадки | Координаты, высота н. у. м.   | Расстояние от КМК, км | Расположение   | Почва  | Растительность  |
|--------------|-------------------------------|-----------------------|--|--|---|
| К-1          | N 57°25'<br>E 60°01'<br>327 м | 3.5                   | К западу от Кировградского медеплавильного комбината   | Дерново-подзолистая<br>тяжело-суглинистая<br>средне-каменистая                   | Пихто-ельник<br>черничный                                     |
| БС-1         | N 57°22'<br>E 59°46'<br>698 м | 18.4                  | Вершина горы Большой Сутук   | Горно-лесная бурая<br>легко-глинистая<br>сильно-каменистая                       | Пихто-ельник<br>высокотравный                                 |
| БС-3         | N 57°22'<br>E 59°46'<br>576 м | 18.8                  | Южный склон горы Большой Сутук, район стационарных исследований мелких млекопитающих                         | Горно-лесная бурая<br>тяжело-суглинистая<br>сильно-каменистая                    | Пихто-ельник<br>мелкотравно-вейниковый                        |
| ПМ           | N 57°22'<br>E 59°46'<br>639 м | 18.7                  | Западный склон горы Большой Сутук, площадка мечения мелких млекопитающих                                     | Горно-лесная бурая<br>тяжело-суглинистая<br>сильно-каменистая                    | Пихто-ельник<br>разнотравно-папоротниковый                    |
| МС-1         | N 57°23'<br>E 59°44'<br>586 м | 20.0                  | Вершина горы Малый Сутук   | Горно-лесная бурая<br>легко-глинистая<br>сильно-каменистая                       | Пихто-ельник<br>высокотравно-папоротниковый                   |
| МС-2         | N 57°23'<br>E 59°43'<br>494 м | 20.8                  | Западный склон горы Малый Сутук, район стационарных исследований мелких млекопитающих                        | Горно-лесная бурая<br>тяжело-суглинистая<br>сильно-каменистая                    | Пихто-ельник липняковый<br>папоротниково-разнотравно-злаковый |
| Ш-1          | N 57°25'<br>E 59°45'<br>412 м | 18.5                  | Пойма р. Медвежья, район стационарных исследований мелких млекопитающих                                      | Дерново-подзолистая<br>тяжело-суглинистая слабо<br>оторфованная глубинно-глеевая | Пихто-ельник хвощово-осоково-мшистый с примесью кедра         |
| ЛС-1         | N 57°24'<br>E 59°43'<br>473 м | 20.3                  | Привершинная часть горы Липовый Сутук, участок трансекты отловов мелких млекопитающих                        | Горно-лесная бурая<br>тяжело-суглинистая<br>сильно-каменистая                    | Пихто-ельник липняковый<br>высокотравно-злаковый              |
| Г-1          | N 57°28'<br>E 59°31'<br>401 м | 34.5                  | Западная часть заповедника вблизи дер. Большие Галашки, начало ландшафтно-экологического профиля заповедника | Горно-лесная буро-подзолистая<br>тяжело-суглинистая<br>слабо-каменистая          | Пихто-ельник<br>мелкотравно-вейниковый                        |

### Снеговой покров

Для анализа аэрогенного поступления поллютантов в конце февраля 2005 г. был проведен отбор снега на Галашкинском и Сутукском ключевых участках. На каждой площади снегомерной трубой отобрано по 10 проб на всю глубину снежного покрова. После таяния снега при температуре 22°C (время таяния 24–30 часов) пробу фильтро-

вали через фильтр «зеленая лента», фильтр высушивали до постоянного веса при температуре 105°C, взвешивали на аналитических весах KERN-770 с точностью 0.00001 г и озоляли при температуре 450°C в течение 8 часов. Экстракцию тяжелых металлов из прокаленного остатка проводили концентрированной азотной кислотой методом микроволнового разложения. Фильтрат (аликво-



та 250 мл) выпаривали на песочной бане до сухого остатка, который смывали 25 % азотной кислотой и доводили объем деионизированной водой до 20 мл. Валовое содержание тяжелых металлов в снеге рассчитано как сумма водорастворимых и кислоторастворимых форм.

#### Почвенный покров

Образцы лесной подстилки на Кировградском, Сутукском и Галашкинском участках отобраны в июле 2005 г. (по пять индивидуальных проб на площадь, взятых по схеме конверта с длиной стороны 10 м). На трех пробных площадях (БС-1, К-1, Г-1) заложены почвенные разрезы с отбором образцов по горизонтам. Пробоподготовка подстилок и почв проведена согласно общепринятой методике (Аринушкина, 1962). Измерения рН<sub>водный</sub> проведены на потенциометре рН — 410 при соотношении субстрат/вода 1: 25 для подстилок и 1: 5 для минеральных горизонтов. Подвижные формы тяжелых металлов из образцов массой 2.000 г экстрагированы 20 мл 5 % азотной кислотой встряхиванием пробы в течение 1 часа и отстаиванием в течение 24 часов. Затем растворы отфильтрованы через фильтр «красная лента».

#### Мелкие млекопитающие

Для оценки уровней накопления токсических элементов в организме мелких млекопитающих использовали материалы отловов 2004 г. на пробной площади БС-3. Безвозвратное изъятие животных проводили в течение бесснежного периода несколькими сериями (весной, летом, осенью) с использованием стандартного метода ловушкочиний (Карасева, Телицына, 1996) и животолова. В анализ включено 86 особей рыжей полевки.

Выбор тканей животных для анализа определялся преимущественным депонированием в них токсикантов: свинца — в скелете, кадмия — в почках и печени (Ершов, Плетнева, 1989). Печень, почки и очищенные от мышц кости задних конечностей высушивали в сушильном шкафу до абсолютно сухой массы. Образцы взвешивали на аналитических весах KERN-770 с точностью 0.00001 г и озоляли методом мокрой минерализации в концентрированной азотной кислоте с использованием микроволнового разложения. Объем кислоты составлял 5 мл, до окончательного объема (10 мл) пробы доводили деионизированной водой. Проанализировано 184 образца, в том числе 73 — скелета, 86 — почек, 25 — печени.

Для сравнительного анализа концентраций изученных элементов в организмах особей рыжей полевки привлечены собственные данные, полученные нами ранее для района Среднеуральского медеплавильного завода: 1412 образцов, в том числе 665 — скелета, 479 — печени, 268 — почек. Подробное описание этого материала дано нами ранее (Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, 1996; Мухачева, Тарахтий, 2004).

Материал для анализа (15 особей) по фоновом участку Свердловской области (дер. Шигаево) предоставлен группой популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН (д. б. н. Э. А. Гилева, С. Б. Ракинин).

#### Измерение содержания тяжелых металлов

Концентрации тяжелых металлов в образцах определены методом атомной абсорбции на спектрометре AAS 6 Vario фирмы «Analytik Jena AG» с использованием пламенного и электротермического варианта атомизации в лаборатории популяционной экотоксикологии ИЭРиЖ УрО РАН. Аналитическая лаборатория аккредитована на техническую компетентность и зарегистрирована в государственном реестре РФ (№ РОСС. RU0001.515630).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### Депонирование тяжелых металлов в снеговом покрове и лесной подстилке

Анализ загрязнения снегового покрова позволяет оценить актуальное поступление тяжелых металлов. В выпадениях в районе Висимского заповедника преобладают Fe>Zn>Pb>Cu; доля Ni>Cr>Cd>Co на порядок ниже, что в целом соответствует структуре выбросов от медеплавильного комбината (табл. 4). Внутри заповедника наиболее загрязнен снежный покров на горных вершинах (площадки БС-1, ПМ, МС-1). Максимальные выпадения тяжелых металлов зарегистрированы на вершине горы Большой Сутук, где содержание элементов достигает уровня буферной зоны возле СУМЗа, но 2–5 раз ниже значений импактной зоны СУМЗа. Снег площадки Г-1 вблизи дер. Большие Галашки наиболее чистый, выпадение металлов здесь соответствует уровню фоновой зоны СУМЗа. По сравнению с фоновыми значениями (площадка Г-1) выпадения на вершине горы Большой Сутук превышены для цинка в 4, меди — 5.7, кадмия — 7.6 и свинца — 8.3 раза. По мере продвижения от вершин гор к их подножию выпадение металлов закономерно убывает и на площадках МС-2 и ЛС-1 достигает фоновых значений. Выпадение металлов на восточном склоне горы Большой Сутук (площадка БС-3) ниже, чем на вершине, но превышает фоновые значения в 2.3–2.9 раза.

Лесная подстилка — одно из основных депо техногенных элементов в экосистеме. Ряды накопления элементов в подстилке (Fe>Zn>Pb>Cu и Ni>Cd>Co>Cr) в основном соответствуют рядам их поступления со снегом (табл. 5). Также аналогично соотношению участков заповедника по степени загрязнения: наиболее высокие значения наблюдаются на площадках БС-1, ПМ, МС-1 (вершины и прилегающие части склонов). Уровень загрязнения подстилок здесь соответствует интервалу от умеренного до фонового загрязнения для территории СУМЗа (табл. 6).

Максимально высокие значения содержания тяжелых металлов, как и следовало ожидать, обнаружены в подстилке возле Кировградского медеплавильного комбината (пробная площадь К-1). Сопоставление содержания тяжелых металлов в лесной подстилке возле КМК и СУМЗа свидетельствует о соответствии загрязнения пробной площади К-1 зоне сильного загрязнения СУМЗа (табл. 6, 7).

Подстилка на пробной площади Г-1 имеет самые низкие концентрации металлов на территории заповедника (табл. 5), соответствующие уровню фоновой зоны СУМЗа (табл. 6). По сравнению с площадкой Г-1 содержание элементов на вершине горы Большой Сутук превышено для цинка в 1.5, кадмия — 2.2, меди — 3.4, свинца — 7.3 раза. При этом для кадмия и свинца такие уровни загрязнения всего лишь в два раза ниже тех, которые зарегистрированы вблизи медеплавильного комбината (площадка К-1). Снижение уровней загрязнения от вершины гор к их подножию, зарегистрированное для снега, также заметно и для лесной подстилки. Однако содержание металлов на площадках МС-2, ЛС-1 и Ш-1 несколько (в 1.2–2.1 раза) выше фонового уровня. По сравнению с этими площадками южный склон горы Большой Сутук (БС-3) имеет более выраженное загрязнение.

Хорошо известна высокая пространственная неоднородность распределения тяжелых металлов, особенно при их повышенном поступлении в среду. Поэтому для исключения ситуации, когда зарегистрированное загрязнение в районе горы Большой Сутук представляло бы собой лишь «локальное пятно», мы сопоставили частотные распределения концентраций элементов (рис. 3). Для этого использовали выборки из 36 образцов (13 пробных площадей) в районе дер. Большие Галашки и 35 образцов (7 пробных площадей) в районе горы Большой Сутук (помимо рассмотренных площадок БС-1, ПМ, БС-3 дополнительно в выборку включено еще 4 площади на расстоянии от 0.5 до 1.0 км от вершины на восток, запад и север). Сравнение частотных распределений содержания кадмия и свинца для района горы Большой Сутук и Галашкинского участка заповедника (рис. 3) позволяет прийти к заключению об их существенном различии: двусторонний  $Z$  — критерий Манна — Уитни для кадмия равен 7.25,  $p = 7.3 \times 10^{-19}$ , для свинца  $Z = 7.41$ ,  $p = 1.6 \times 10^{-21}$ . Для других элементов ситуация аналогична: для меди  $Z = 6.23$ ,  $p = 5.1 \times 10^{-16}$ , для цинка  $Z = 5.63$ ,  $p = 1.3 \times 10^{-9}$ . Вероятность того, что эти различия случайны, настолько мала, что вряд ли остаются сомнения в факте существенного загрязнения горы Большой Сутук.

Таблица 4

**Выпадение тяжелых металлов по данным загрязнения снежного покрова (среднее  $\pm$  ошибка среднего), мг/м<sup>2</sup>.**

| Пробная площадь  | Элемент          |                 |                   |                   |                    |                 |                 |                 |
|--|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|  | Cu               | Cd              | Pb                | Zn                | Fe                 | Ni              | Co              | Cr              |
| Галашкинский участок Висимского заповедника            |                  |                 |                   |                   |                    |                 |                 |                 |
| Г-1  | 2.37 $\pm$ 0.44  | 0.09 $\pm$ 0.01 | 4.53 $\pm$ 0.53   | 13.48 $\pm$ 0.87  | 22.53 $\pm$ 1.10   | 0.24 $\pm$ 0.02 | 0.05 $\pm$ 0.01 | 0.39 $\pm$ 0.02 |
| Сутукский участок Висимского заповедника               |                  |                 |                   |                   |                    |                 |                 |                 |
| БС-1   | 13.43 $\pm$ 2.17 | 0.68 $\pm$ 0.09 | 37.62 $\pm$ 6.94  | 53.91 $\pm$ 7.11  | 133.98 $\pm$ 19.09 | 1.08 $\pm$ 0.12 | 0.14 $\pm$ 0.01 | 1.51 $\pm$ 0.17 |
| БС-3   | 5.68 $\pm$ 0.62  | 0.23 $\pm$ 0.04 | 13.07 $\pm$ 1.93  | 19.60 $\pm$ 3.37  | 55.25 $\pm$ 6.79   | 0.46 $\pm$ 0.08 | 0.06 $\pm$ 0.01 | 0.95 $\pm$ 0.15 |
| ПМ   | 7.61 $\pm$ 0.64  | 0.37 $\pm$ 0.03 | 19.38 $\pm$ 2.22  | 31.76 $\pm$ 2.50  | 94.19 $\pm$ 5.89   | 0.74 $\pm$ 0.06 | 0.06 $\pm$ 0.01 | 1.44 $\pm$ 0.13 |
| ЛС-1   | 3.03 $\pm$ 0.22  | 0.06 $\pm$ 0.01 | 3.90 $\pm$ 0.43   | 12.19 $\pm$ 1.12  | 44.95 $\pm$ 7.05   | 0.43 $\pm$ 0.06 | 0.06 $\pm$ 0.01 | 0.47 $\pm$ 0.07 |
| МС-1   | 10.12 $\pm$ 1.59 | 0.29 $\pm$ 0.05 | 20.16 $\pm$ 3.72  | 32.34 $\pm$ 4.83  | 81.03 $\pm$ 5.36   | 0.59 $\pm$ 0.03 | 0.18 $\pm$ 0.08 | 0.99 $\pm$ 0.08 |
| МС-2   | 2.67 $\pm$ 0.14  | 0.08 $\pm$ 0.01 | 3.42 $\pm$ 0.38   | 9.37 $\pm$ 0.78   | 40.14 $\pm$ 4.68   | 0.33 $\pm$ 0.05 | 0.09 $\pm$ 0.03 | 0.64 $\pm$ 0.04 |
| Участок Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) |                  |                 |                   |                   |                    |                 |                 |                 |
| Фоновая зона (30 км)                                   | 2.73 $\pm$ 0.24  | 0.12 $\pm$ 0.01 | 5.31 $\pm$ 1.13   | 7.28 $\pm$ 0.49   | 39.71 $\pm$ 3.12   | —               | —               | —               |
| Буферная зона (4 км)                                   | 14.33 $\pm$ 2.95 | 1.30 $\pm$ 0.34 | 50.34 $\pm$ 10.78 | 45.91 $\pm$ 12.04 | 76.08 $\pm$ 6.42   | —               | —               | —               |
| Импактная зона (1 км)                                  | 25.43 $\pm$ 1.69 | 3.55 $\pm$ 0.25 | 130.04 $\pm$ 7.16 | 100.34 $\pm$ 7.83 | 214.23 $\pm$ 22.78 | —               | —               | —               |

Прочерк означает отсутствие данных. Для Галашкинского и Сутукского участков количество образцов на пробной площади равно 10, для участка СУМЗа — 15; учетная единица при расчете ошибки — образец.

Таблица 5

**Содержание подвижных форм тяжелых металлов в лесной подстилке  
(среднее  $\pm$  ошибка среднего), мкг/г**

| Пробная площадь                                    | Элемент               |                     |                       |                         |                         |                    |                 |                 |
|--|-----------------------|---------------------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------|-----------------|-----------------|
|  | Cu                    | Cd                  | Pb                    | Zn                      | Fe                      | Ni                 | Co              | Cr              |
| <b>Галашкинский участок Висимского заповедника</b> |                       |                     |                       |                         |                         |                    |                 |                 |
| Г-1  | 17.47 $\pm$ 0.53      | 2.07 $\pm$ 0.12     | 50.54 $\pm$ 3.85      | 263.98<br>$\pm$ 19.60   | 323.86<br>$\pm$ 66.52   | 7.73 $\pm$ 0.51    | 0.86 $\pm$ 0.16 | 1.00 $\pm$ 0.20 |
| <b>Сутукский участок Висимского заповедника</b>    |                       |                     |                       |                         |                         |                    |                 |                 |
| БС-1   | 59.71 $\pm$ 5.46      | 4.65 $\pm$ 0.82     | 368.17<br>$\pm$ 39.97 | 397.09<br>$\pm$ 64.62   | 298.10<br>$\pm$ 26.29   | 5.29 $\pm$ 0.29    | 0.68 $\pm$ 0.13 | 0.76 $\pm$ 0.23 |
| БС-3   | 39.63 $\pm$ 2.68      | 3.32 $\pm$ 0.35     | 166.03<br>$\pm$ 11.65 | 398.38<br>$\pm$ 61.88   | 633.15<br>$\pm$ 206.42  | 5.25 $\pm$ 0.77    | 1.56 $\pm$ 0.45 | 1.29 $\pm$ 0.24 |
| ПМ   | 41.22 $\pm$ 5.04      | 4.64 $\pm$ 0.37     | 252.47<br>$\pm$ 53.48 | 581.72<br>$\pm$ 35.58   | 326.45<br>$\pm$ 76.62   | 4.84<br>$\pm$ 0.30 | 0.61 $\pm$ 0.05 | 1.11 $\pm$ 0.12 |
| ЛС-1   | 27.96 $\pm$ 1.91      | 2.53 $\pm$ 0.11     | 84.97 $\pm$ 6.78      | 256.35<br>$\pm$ 9.38    | 1000.91<br>$\pm$ 161.26 | 2.92<br>$\pm$ 0.16 | 1.67 $\pm$ 0.38 | 1.58 $\pm$ 0.12 |
| МС-1   | 42.80 $\pm$ 1.99      | 5.42 $\pm$ 0.41     | 200.43<br>$\pm$ 14.92 | 529.03<br>$\pm$ 20.26   | 222.17<br>$\pm$ 45.83   | 4.67<br>$\pm$ 0.13 | 0.74 $\pm$ 0.05 | 1.28 $\pm$ 0.09 |
| МС-2   | 27.95 $\pm$ 1.22      | 2.78 $\pm$ 0.27     | 95.63 $\pm$ 8.12      | 337.52<br>$\pm$ 121.34  | 601.28<br>$\pm$ 332.85  | 3.36 $\pm$ 0.33    | 1.51 $\pm$ 0.79 | 1.21 $\pm$ 0.17 |
| Ш-1  | 38.13 $\pm$ 4.74      | 2.31 $\pm$ 0.24     | 107.61<br>$\pm$ 7.77  | 226.05<br>$\pm$ 18.70   | 282.49<br>$\pm$ 40.67   | 4.48 $\pm$ 0.57    | 0.79 $\pm$ 0.13 | 1.91 $\pm$ 0.39 |
| <b>Кировградский участок</b>                       |                       |                     |                       |                         |                         |                    |                 |                 |
| К-1  | 764.18 $\pm$<br>94.24 | 10.56<br>$\pm$ 1.47 | 768.19<br>$\pm$ 70.94 | 1503.34<br>$\pm$ 405.88 | 1857.69<br>$\pm$ 182.93 | 22.79 $\pm$ 3.91   | 3.09 $\pm$ 0.44 | 1.96 $\pm$ 0.33 |

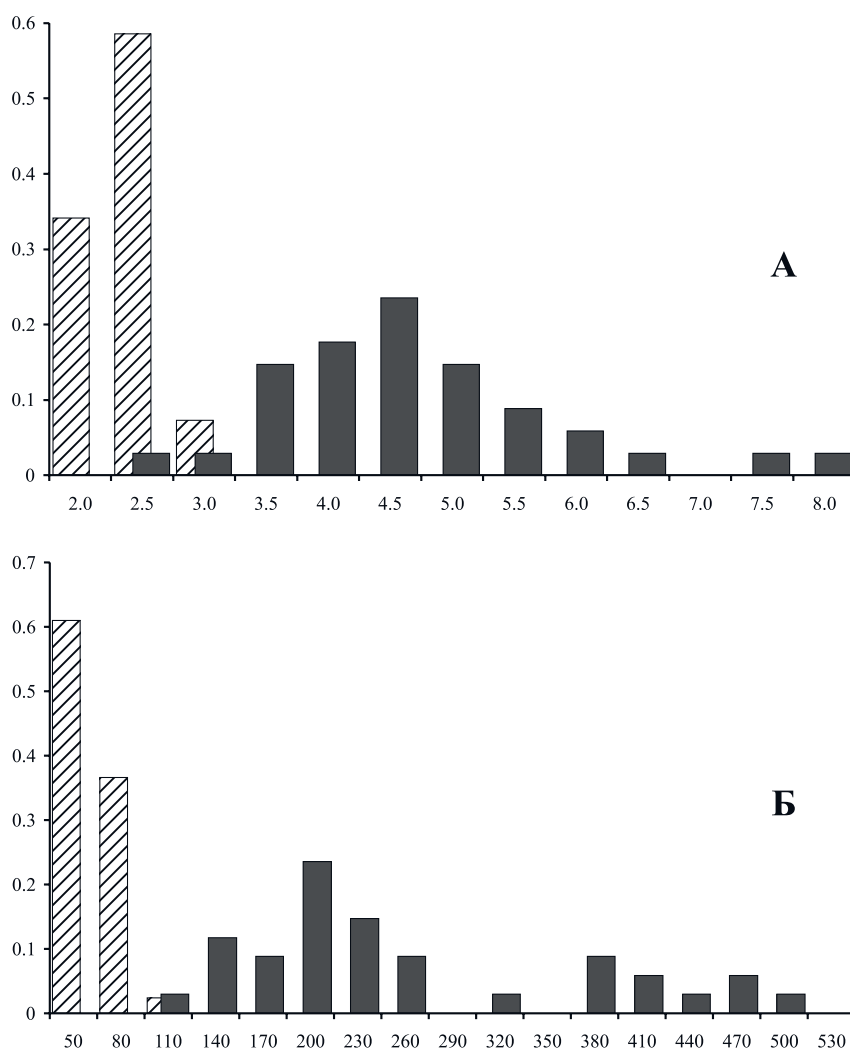
Количество образцов на пробной площади равно 5; учетная единица при расчете ошибки — образец.

Таблица 6

**Содержание в лесной подстилке подвижных форм тяжелых металлов (мкг/г) в разных зонах  
загрязнения в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода.**

| Элемент | Параметр  | Зона загрязнения        |                          |                             |                          |                                |
|---------|-----------|-------------------------|--------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------------|
|         |           | фоновый<br>(N=14, n=42) | слабого<br>(N=98, n=293) | умеренного<br>(N=43, n=129) | сильного<br>(N=30, n=89) | очень сильного<br>(N=23, n=69) |
| Cu      | X $\pm$ s | 67.56 $\pm$ 2.88        | 166.48 $\pm$ 4.41        | 465.92 $\pm$ 19.23          | 1556.77 $\pm$ 61.00      | 4398.91 $\pm$ 248.87           |
|         | min – max | 39.31–123.34            | 37.19–419.40             | 101.83–1432.40              | 661.29–3206.41           | 1889.65–12121.69               |
| Cd      | X $\pm$ s | 3.71 $\pm$ 0.15         | 5.66 $\pm$ 0.10          | 10.26 $\pm$ 0.27            | 17.36 $\pm$ 0.45         | 25.44 $\pm$ 1.94               |
|         | min – max | 2.26–5.47               | 2.09–12.43               | 4.92–19.31                  | 5.42–26.41               | 6.20–80.30                     |
| Pb      | X $\pm$ s | 56.45 $\pm$ 2.18        | 102.00 $\pm$ 2.12        | 219.23 $\pm$ 6.55           | 547.34 $\pm$ 19.19       | 1082.45 $\pm$ 56.72            |
|         | min – max | 33.45–95.00             | 32.78–224.27             | 75.92–496.53                | 206.69–1122.30           | 317.53–2347.77                 |
| Zn      | X $\pm$ s | 481.23 $\pm$ 18.67      | 566.63 $\pm$ 8.91        | 784.92 $\pm$ 19.39          | 1158.87 $\pm$ 37.98      | 1443.63 $\pm$ 96.27            |
|         | min – max | 251.44–727.81           | 250.77–1097.86           | 304.12–1434.45              | 453.57–1950.28           | 297.14–4194.15                 |

Здесь и в таблице 7: N — количество пробных площадей в пределах зоны, n — количество образцов; X $\pm$ s — среднее  $\pm$  ошибка среднего (учетная единица — образец); min — max — минимальное и максимальные значения в пределах зоны (учетная единица — образец).



**Рис 3.** Эмпирические частотные распределения содержания (мкг/г) в лесной подстилке подвижных форм кадмия (А) и свинца (Б) в районах дер. Большие Галашки (светлые столбики) и горы Большой Сутук (темные столбики). По оси абсцисс — верхняя граница интервала, ординат — доля образцов.

Сопоставление нескольких участков Свердловской области, не подверженных локальному техногенному загрязнению, которые могут рассматриваться как региональные фоновые территории, показывает, что лесные подстилки участка вблизи дер. Большие Галашки имеют более высокие концентрации тяжелых металлов, чем фоновые территории в других районах области, особенно в отношении свинца. Это говорит о том, что территория Висимского заповедника находится внутри крупного техногеохимического ореола рассеяния тяжелых металлов, простирающегося меридианально вдоль Уральского хребта от г. Ревды до г. Краснотурьинска (табл. 7) и для которого площадка вблизи дер. Большие Галашки может характеризовать региональный геохимический фон.

Кратко остановимся на возможных причинах столь неравномерного распределения поллютантов на территории заповедника. Наиболее правдоподобным объяснением высоких уровней загрязнения в юго-восточной части заповедника мы считаем перехват атмосферных выпадений горными вершинами, поскольку на более равнинных территориях

расстояния 15–18 км от ближайших источников выбросов было бы почти достаточно для выхода на региональный фоновый уровень. Барьерная роль гор в условиях промышленных регионов Европы хорошо известна: например, в Судетах вершины, удаленные на значительные (десятки — сотни километров) расстояния от локальных источников, имеют существенно повышенные уровни загрязнения тяжелыми металлами, сопоставимые с теми, которые регистрируются в непосредственной близости от промышленных предприятий (Стржиш, 1999). Дальность переноса конкретных элементов зависит от размера пылевых частиц, на которых они сорбированы. Для рассматриваемых нами металлов известно, что в выбросах плавильных комбинатов свинец конденсируется на частицах меньшего размера по сравнению с медью (Kelley et al., 1995); соответственно, он может переноситься на большие расстояния, тогда как медь выпадает преимущественно возле источников эмиссии. Это может объяснить преимущественное загрязнение свинцом участков на горы Большой Сутук.

Таблица 7

**Кислотность лесной подстилки (единиц рН<sub>водный</sub>) и содержание в ней подвижных форм тяжелых металлов (мкг/г) в фоновых районах Свердловской области.**

| Элемент | Параметр  | Фоновые районы   |  |  |  |
|---------|-----------|--|--|--|--|
|         |           | Национальный парк «Припышминские Боры», Тугулымская дача (N=3, n=15) | пос. Ключи Сысертского района (Биостанция Уральского госуниверситета) (N=13, n=39) | окрестности г. Артемовска (N=13, n=39) | Висимский заповедник, вблизи дер. Большие Галашки (N=13, n=36) |
| pH      | X±s       | 5.11±0.09  | 5.44±0.05  | 5.70±0.05                              | 5.04±0.03  |
|         | min – max | 4.53–5.70  | 4.85–5.98  | 5.21–6.92                              | 4.64–5.47  |
| Cu      | X±s       | 8.5±0.52   | 33.41±1.84   | 16.60±0.38                             | 22.41±1.70   |
|         | min – max | 6.32–12.68   | 17.63–66.16  | 12.71–21.86                            | 11.73–69.85  |
| Cd      | X±s       | 0.65±0.07  | 1.71±0.09  | 4.11±0.19                              | 2.15±0.04  |
|         | min – max | 0.03–1.13  | 0.95–3.32  | 2.15–7.02                              | 1.67–2.74  |
| Pb      | X±s       | 16.30±1.56   | 27.14±1.49   | 24.35±0.93                             | 45.28±3.05   |
|         | min – max | 8.79–27.23   | 14.94–51.51  | 14.15–38.40                            | 21.90–109.18   |
| Zn      | X±s       | 107.47±8.82  | 253.67±8.95  | 244.75±11.72                           | 286.89±16.42   |
|         | min – max | 81.38–217.71   | 125.07–347.29  | 149.88–483.38                          | 136.60–586.41  |

#### **Вертикальное распределение тяжелых металлов в почвенном профиле**

Анализ вертикального распределения тяжелых металлов в почвенном профиле позволяет косвенно диагностировать их поступления в среду. При атмосферном (техногенном) пути поступления наблюдается ярко выраженная экспоненциальная зависимость концентраций от глубины с преимущественным депонированием элементов в лесной подстилке и верхних слоях гумусовых горизонтов. При литогенном и биогенном поступлении нет резкого превышения содержания элементов в верхних частях профиля по сравнению с нижними, а повышенные концентрации в горизонтах В и С обычно свидетельствуют о существовании геохимической аномалии естественного происхождения.

Вертикальное распределение в почвенном профиле концентраций кадмия и свинца (элементы слабого биологического захвата) на площадках К-1 и БС-1 показывает, что их аккумуляция носит ярко выраженный техногенный характер с максимально высоким накоплением в подстилке и резким снижением в нижележащих горизонтах (рис. 4).

Заметное вымывание кадмия и свинца вглубь почвенного профиля, заложенного на вершине горы Большой Сутук (разрез БС-1), обусловлено высокой дренированностью и сильно-кислой реакцией среды этой почвы (рН=4.3–5.02), обеспечивающей высокую миграционную активность тяжелых металлов, тогда как в почве разреза К-1 среда слабокислая (рН=6.07–6.32), при которой миграция гидроксидов свинца и кадмия снижается (Алексеев, 1989). Консервация тяжелых металлов в подстилках разреза К-1 обусловлена так-

же резким снижением биологической активности и гумусообразования в этой почве. Поскольку в почве разреза Г-1 преобладает кислая среда, миграционная активность металлов в этой почве занимает промежуточное положение, а их низкие концентрации не исключают биогенно-техногенного характера поступления (рис. 4).

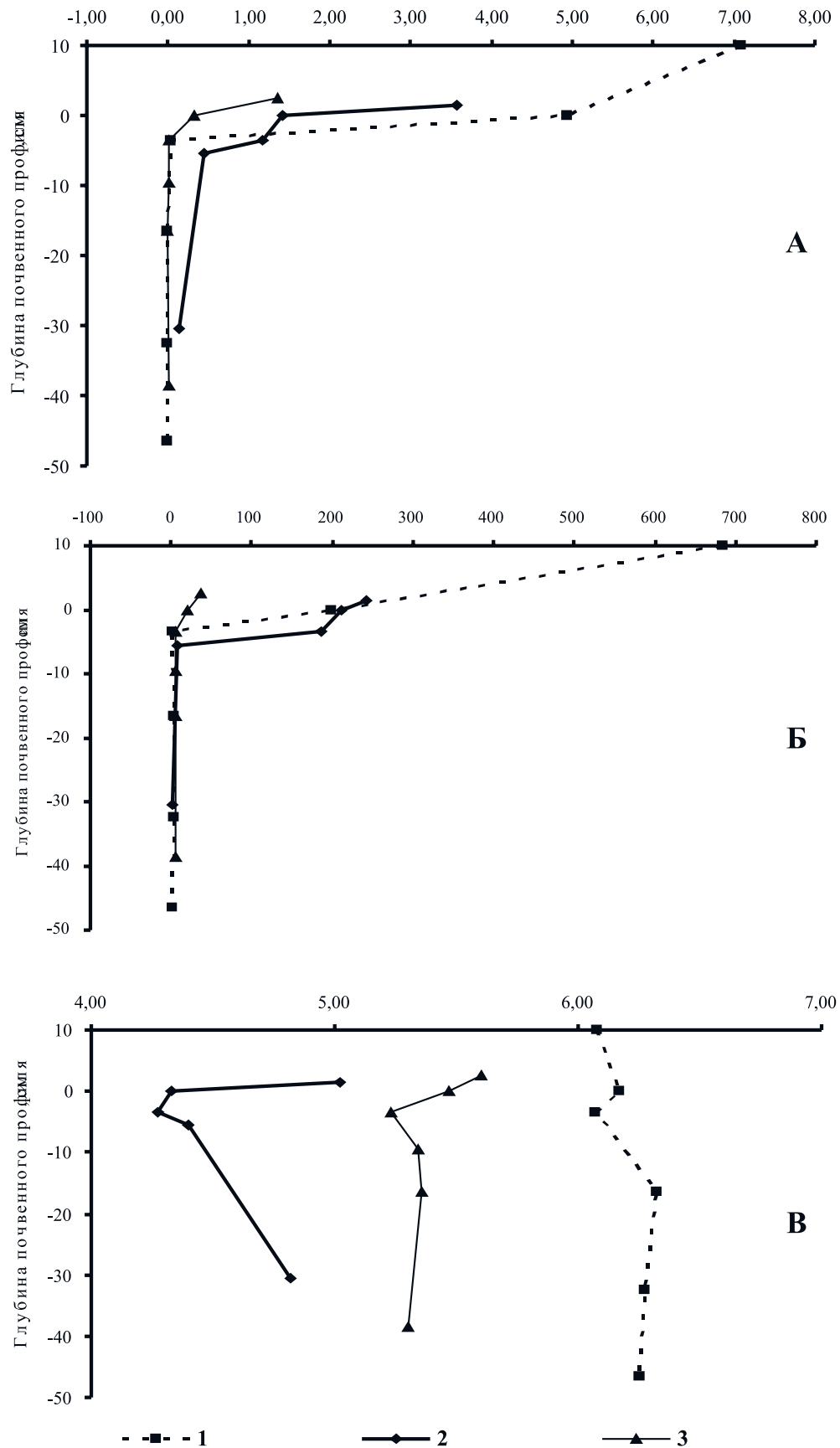
Особенность геохимической ситуации, которая складывается в районе Висимского заповедника — это загрязнение тяжелыми металлами на фоне выпадений как сернистого ангидрида (от КМК), так и кальцийсодержащей пыли (от Верхнетагильской ГРЭС). В связи с этим формируются участки почвенного покрова как с низкой, так и с высокой кислотностью и, соответственно, подвижностью тяжелых металлов.

#### **Депонирование тяжелых металлов в организме мелких млекопитающих**

Высокое содержание тяжелых металлов в почве и подстилке в районе горы Большой Сутук создает предпосылки для их повышенного поступления в организм животных, обитающих на этой территории. Среди широкого спектра тяжелых металлов, загрязняющих природную среду, мы остановились на свинце и кадмии — наиболее технофильных элементах, негативное действие которых на организм млекопитающих широко известно.

Сравнительные данные о концентрациях этих элементов в органах-депо особой рыжей полевки из относительно «чистых» (фоновых) участков, удаленных на значительные расстояния от локальных источников техногенного загрязнения, представлены в таблице 8.





**Рис. 4.** Вертикальное распределение в почвенном профиле содержания (мкг/г) подвижных форм кадмия (А) и свинца (Б), а также актуальной кислотности (В) (единиц рН) в почвенном профиле. Глубина «0 см» соответствует границе между лесной подстилкой и гумусовым горизонтом. Почвенные разрезы: 1 – около Кировградского медеплавильного комбината (К-1); 2 – вершина горы Большой Сутук (БС-1); 3 – около дер. Большие Галашки (Г-1).

Таблица 8

**Концентрация (мкг/г сухой массы) кадмия и свинца в почках, печени и скелете неполовозрелых прибылых особей рыжей полевки, отловленных на фоновых территориях.**

| Исследованная территория  | Анализируемый субстрат |          |          | Источник информации          |
|---|------------------------|----------|----------|------------------------------|
|   | Почки                  | Печень   | Скелет   |                              |
| <b>Кадмий</b>   |                        |          |          |                              |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 20 км от медеплавильного комбината)                            | 3.1±0.3                | 1.2±0.7  | 1.1±0.1  | Мухачева, 1996               |
| Средний Урал (дер. Шигаево, 90 км от промышленных предприятий)                            | 2.1±0.6                | –        | –        | собственные данные           |
| Средний Урал (Висимский заповедник, гора Малый Сутук, 20 км от медеплавильного комбината) | 3.2                    | 0.4      | –        | Лукьянова, 1990              |
| Северная Швеция (Vindeln, 90 км от предприятия цветной металлургии)                       | 0.2                    | –        | –        | Leffler, Nyholm, 1996        |
| Южная Швеция (центральная и южная Скания)   | 0.5–1.6                | 0.1–0.7  | –        | Nyholm, Runling, 2001        |
| Финляндия (окрестности озер Esroo и Nauklampi)  | 1.2–1.4                | 0.4–0.5  | –        | Nuorteva, 1990               |
| Великобритания (Уэльс)  | 0.3±0.1                | 0.1±0.03 | 0.3±0.1  | Milton, Cook, Johnson, 2003  |
| Польша (Беловежская пуца)   | 3.0±0.6                | 0.6±0.1  | 0.5±0.04 | Sawicka-Kapusta et al., 1987 |
| Польша (Беловежская пуца)   | 3.2±0.3                | 1.4±0.2  | 0.9±0.1  | Sawicka-Kapusta et al., 1990 |
| <b>Свинец</b>   |                        |          |          |                              |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 20 км от медеплавильного комбината)                            | –                      | 2.2±0.3  | 17.2±3.0 | Мухачева, 1996               |
| Северная Швеция (Vindeln, 90 км от предприятия цветной металлургии)                       | 0.5                    | –        | –        | Leffler, Nyholm, 1996        |
| Южная Швеция (центральная и южная Скания)   | 0.2–2.7                | 0.1–0.6  | –        | Nyholm, Runling, 2001        |
| Великобритания (Уэльс)  | 3.2±0.8                | 0.6±0.1  | 0.3±0.1  | Milton, Cook, Johnson, 2003  |
| Польша (Беловежская пуца)   | 12.3±1.8               | 3.9±0.2  | 14.0±0.6 | Sawicka-Kapusta et al., 1987 |
| Польша (Беловежская пуца)   | 16.5–40.0              | 3.7±1.0  | 9.5–35.3 | Sawicka-Kapusta et al., 1990 |

Хорошо известно, что концентрации свинца и кадмия в депонирующих органах сильно зависят от возраста животных, а также их пола и физиологического состояния. В большинстве работ информация по уровням накопления тяжелых металлов для рыжей полевки приведена только для неполовозрелых сеголеток. Поэтому для сравнения собственные данные (табл. 8 и 9), также приведены для зверьков этой функционально-возрастной группы. В большинстве цитируемых работ анализируемая выборка составляет 10–15 экземпляров. Собственные данные основаны на результатах более многочисленных индивидуальных анализов: в районе Висимского заповедника (пробная площадь БС-3) в зависимости от анализируемого органа выборка включала 25–43 экз., в окрестностях СУМЗа — от 15–30 (для импактной зоны) до 85–190 (для фонового участка).

На основании представленных материалов можно заключить, что значения, зарегистрированные у зверьков на фоновых территориях Среднего Урала (в том числе, в районе горы Малый Сутук), сравнимы со значениями фоновых участков Восточной Европы (Беловежская пуца), прилегающих к территориям с интенсивным развитием промышленности, но выше, чем в Северной Европе.

Концентрации токсикантов в депонирующих органах рыжей полевки с площади БС-3 Висимского заповедника в 1.5–3.9 раза превышают значения регионального фона и приближаются к уровням, зарегистрированным другими авторами для индустриальных районов Европы (табл. 9). В целом, величины накопления свинца и кадмия на площади БС-3 можно охарактеризовать как средние (буферные) значения, которые обычно отмечаются у зверьков, населяющих территории на удалении 5–15 км от мощных источников загрязнения.

Таблица 9

**Концентрация (мкг/г сухой массы) кадмия и свинца в почках, печени и скелете неполовозрелых прибылых особей рыжей полевки, отловленных на территориях, прилегающих к металлургическим и горнодобывающим предприятиям.**

| Исследованная территория  | Анализируемый субстрат |          |           | Источник информации          |
|---|------------------------|----------|-----------|------------------------------|
|   | Почки                  | Печень   | Скелет    |                              |
| <b>Кадмий</b>   |                        |          |           |                              |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 1–2 км от медеплавильного комбината)                             | 22.6±3.8               | 10.1±1.5 | 1.6±0.4   | Мухачева, 1996               |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 4–6 км от медеплавильного комбината)                             | 22.2±1.8               | 12.5±0.8 | 1.4±0.2   | Мухачева, 1996               |
| Средний Урал (Висимский заповедник, гора Большой Сутук, 18 км от медеплавильного комбината) | 8.1±0.9                | 1.5±0.3  | 1.7±0.2   | собственные данные           |
| Северная Швеция (Buron, 4 км от предприятия цветной металлургии)                            | 6.4                    | –        | –         | Leffler, Nyholm, 1996        |
| Великобритания (Западный Уэльс, бывший рудник, добывавший Pb-содержащую руду)               | 1.9±0.6                | 0.3±0.01 | 0.6±0.2   | Milton, Cook, Johnson, 2003  |
| Польша (окр. Кракова, в 10 км от металлургического комбината)                               | 4.0±0.6                | 1.9±0.5  | 0.6±0.1   | Sawicka-Kapusta et al., 1987 |
| Польша (Верхняя Силезия)  | 29.6±7.7               | 12.8±2.6 | 0.2±0.02  | Sawicka-Kapusta et al., 1990 |
| <b>Свинец</b>   |                        |          |           |                              |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 1–2 км от медеплавильного комбината)                             | –                      | 5.4±0.7  | 53.5±15.6 | Мухачева, 1996               |
| Средний Урал, (окр. СУМЗа, 4–6 км от медеплавильного комбината)                             | –                      | 3.5±0.4  | 37.1±4.2  | Мухачева, 1996               |
| Средний Урал (Висимский заповедник, гора Большой Сутук, 18 км от медеплавильного комбината) | –                      | 1.7±0.2  | 26.0±2.4  | собственные данные           |
| Северная Швеция (Buron, 4 км от предприятия цветной металлургии)                            | 0.7                    | –        | –         | Leffler, Nyholm, 1996        |
| Великобритания (Западный Уэльс, бывший рудник, добывавший Pb-содержащую руду)               | 16.1± 3.7              | 8.0±0.8  | 203±13.1  | Milton, Cook, Johnson, 2003  |
| Польша (окр. Кракова, в 10 км от металлургического комбината)                               | 12.7±4.4               | 8.8±5.0  | 14.3±5.0  | Sawicka-Kapusta et al., 1987 |
| Польша (Верхняя Силезия)  | 20.7±5.0               | 11.5±1.3 | 25.6±3.6  | Sawicka-Kapusta et al., 1990 |

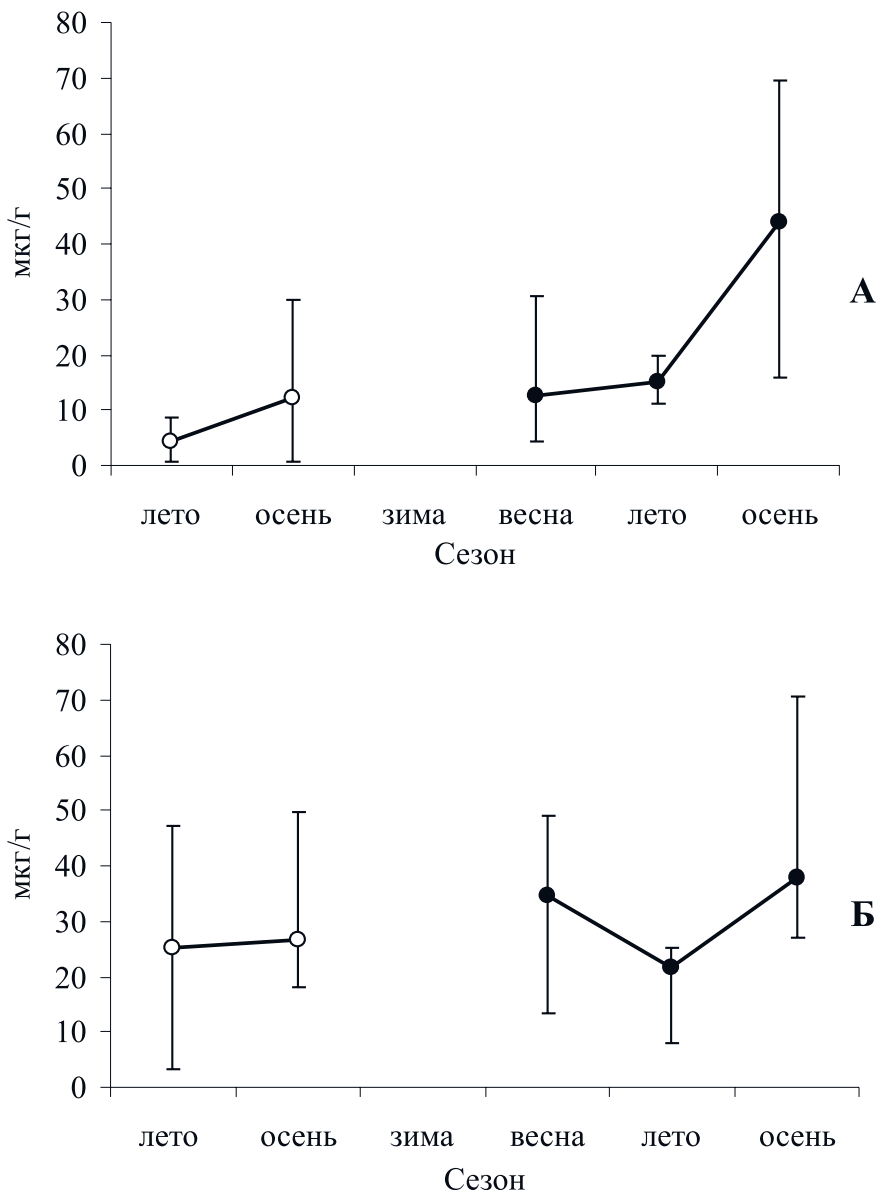
Поскольку в нашем распоряжении была выборка животных, принадлежащих к разным функционально-возрастным группам и добытых в течение всего бесснежного периода (с мая по октябрь), мы рассмотрели временную зависимость накопления токсикантов в организме (на примере кадмия в почках и свинца в скелете) (рис. 5).

На протяжении жизненного цикла уровни накопления кадмия в почках существенно возрастают. Так, у молодых неполовозрелых зверьков (в возрасте 1–3 месяцев) концентрация в среднем составляла 4.1 мкг/г сухой массы, к октябрю (4.5–5.5 месячные животные) концентрация увеличилась до 12.2 мкг/г (рис. 5 А).

Известно, что неполовозрелые животные составляют наиболее устойчивую часть популяции, их основная «функция» — с наименьшими потерями пережить неблагоприятные периоды (в том числе, зимовку). Интенсивность метаболизма у зверьков этой группы ниже по сравнению с раз-

множающимися животными двух других функционально-возрастных групп (Оленев, 1989). Кроме того, в зимний период происходят существенные изменения как в кормовом спектре, так и в длительности непосредственного контакта животных с поллютантом (за счет незначительного времени пребывания полевок на поверхности снежного покрова). Поэтому логично предположить, что в течение зимовки, с одной стороны, темпы накопления токсикантов снижаются, с другой — из населения элиминируются «пораженные» особи с повышенным содержанием токсикантов в организме. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что концентрации в октябре у зверьков, «уходящих» в зиму, близки к обнаруженным у успешно перезимовавших особей в апреле-мае.

Весной начинается интенсивный рост зверьков, они в короткие сроки достигают размеров взрослых животных и практически все приступают к размножению. Уровень метаболизма у таких



**Рис. 5.** Изменение концентрации (средняя, вертикальные линии — минимальные и максимальные значения) (мкг/г) кадмия в почках (А) и свинца в костях (Б) особой рыжей полевки в течение жизненного цикла (Висимский заповедник, пробная площадь БС-3, 2004 г.). Светлые кружки — сеголетки, темные кружки — перезимовавшие особи.

особей существенно возрастает, соответственно, увеличивается потребление корма и поступление с ним токсикантов. Все это отражается на концентрациях кадмия в почках: от весны к осени она возрастает в среднем в 3.5 раза (с 12.7 до 44.0 мкг/г сухого веса). У отдельных, наиболее старых особей (в возрасте 520-580 дней) уровни накопления достигают очень высоких значений (64.1–69.5 мкг/г), которые превышают средние величины у перезимовавших рыжих полевок из импактной зоны возле СУМЗа (рис. 6).

Динамика накопления свинца в скелете рыжих полевок в целом сходна с тенденциями, описанными для кадмия. Максимальные концентрации зарегистрированы у перезимовавших особей ( $36.8 \pm 2.5$  мкг/г), минимальные — у неполовозрелых прибылых зверьков ( $26.0 \pm 2.4$  мкг/г). На протяжении

жизненного цикла наблюдается постепенное почти двукратное увеличение концентрации (рис. 5 Б). В группе неполовозрелых сеголеток в течение летне-осеннего периода интенсивного накопления свинца не отмечается (25.8–26.6 мкг/г), за время зимовки содержание элемента в скелете возрастает примерно на 20 %, а к осени увеличивается еще на 40 %, достигая концентрации 46.0 мкг/г у наиболее старых зверьков (в возрасте 16 месяцев и старше). Некоторое снижение концентрации свинца у перезимовавших особей в летний период, вероятно, обусловлено малой выборкой животных этой группы, представленной в анализе.

#### Возможные токсические эффекты

Содержание свинца в окружающей среде невелико, однако, вследствие его интенсивного исполь-

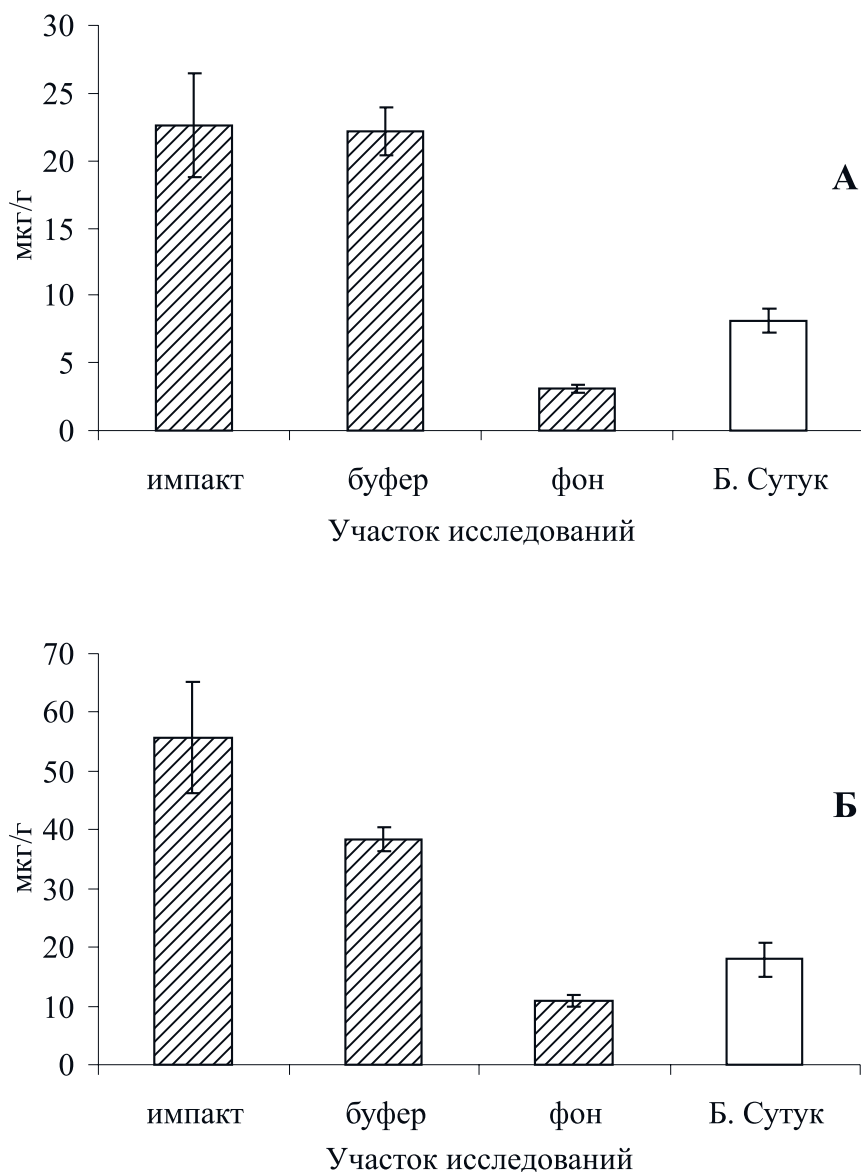


Рис. 6. Концентрации (среднее  $\pm$  ошибка среднего) кадмия (мкг/г) в почках неполовозрелых прибылых (А) и перезимовавших (Б) особей рыжей полевки пробных площадей около СУМЗа (темные столбики) и пробной площади БС-3 (светлый столбик).

зования в промышленности он получил широкое распространение в форме различных соединений. На сегодняшний день свинец относится к группе наиболее распространенных и токсичных тяжелых металлов (Singhal et al., 1987; Cabridenic et al., 1994). Кадмий в природе в свободном виде не встречается и не образует специфических руд, его получают как сопутствующий продукт при очистке цинка и меди (Москалев, 1985; Ершов, Плетнева, 1989). Основной путь поступления в организм кадмия — с пищей, свинца — как через желудочно-кишечный тракт, так и респираторно. Несмотря на то, что не более 10% токсикантов, поступивших в организм млекопитающих с кормом сорбируется через желудочно-кишечный тракт и около 40% свинца, попавшего в легкие переходит в кровяное русло, при длительной экспозиции наблюдаются значительные негативные изменения в организме

млекопитающих (Москалев, 1985; Ершов, Плетнева, 1989; Piotrowski, Coleman, 1980; Piscator, 1985; Zakrzewska, 1988; Talmage et al., 1990 и др.).

Согласно литературным данным наиболее чувствительный орган по отношению к хроническому действию кадмия — это почки, в которых инкорпорируется до 30% элемента, присутствующего в организме (Mueller, 1993). Наиболее ранние эффекты негативного действия этого токсиканта на почки были зарегистрированы у особей рыжей полевки, населяющих техногенно загрязненные местообитания в 4 км от завода по выплавке полиметаллических руд на севере Швеции: при концентрации элемента в почках от 4 мкг/г и выше у зверьков обнаруживалась полиурия, повышенная протеинурия, а также нарушения микроструктуры почечных канальцев (Leffler, Nyholm, 1996). У лабораторных крыс подобные эффекты обнару-



жены при концентрациях кадмия в почках от 10 мкг/г и выше (Chmielnicka et. al., 1989). О гистопатологических изменениях в почках (фокальной дегенерации проксимальных канальцевых клеток) и печени (внутриклеточной грануле, фокальном отеке гепатоцитов) рыжих полевок при хронической интоксикации кадмием сообщают и другие исследователи (Nomiya, Nomiya, 1986; Goyer et al., 1989; Swiergosz et al., 1998; Shore, Douben, 1994b; Cook, Johnson, 1996; Wlostowski, Krasowska, 1999; Griffin et al., 2000), но критические концентрации кадмия оцениваются ими как 35–40 мкг/г и выше. Кадмий разрушает также легкие, нарушает метаболизм кальция, приводя к остеопорозу и остеомаляции. Существенное негативное прямое (как показывают результаты лабораторных экспериментов) воздействие кадмий оказывает и на репродукцию млекопитающих, вызывая специфические селективные повреждения в тестикулах, эпидидимисе, неовулирующих яичниках и плаценте, приводя к деформации плода и спонтанным абортam (Levin et al., 1983; Mattison, 1983; Paksy et al., 1990 и др.). По данным J Parizek (1983) в основе действия кадмия на гонады самцов лежат патологические изменения эндотелия сосудов в семенниках и разрушение сперматогенного эпителия. При суточном поступлении этого элемента в дозе 0.15 мкг/г массы тела в семенниках грызунов наблюдаются геморрагические некрозы тканей (Nolan, Scaikh, 1986). Другими авторами показано, что кадмий вызывает васкулярную деструкцию семенников (Sugawara et al., 1989; Chubb, 1992), а также может приводить к уменьшению диаметра семенных канальцев (Corpas, Antonio, 1998).

Наиболее ранние эффекты вредного действия свинца на организм млекопитающих обнаруживаются в тех системах, органах и тканях, которые абсорбируют элемент при его поступлении внутрь. В первую очередь, отмечаются нарушения в системе крови и дегенеративные изменения в слизистой тонкого кишечника, далее поражаются нервная и репродуктивная системы (Shore, Douben, 1994a). Хроническое поступление свинца у самцов приводит к нарушениям сперматогенеза, снижению функции клеток Лейдига, дисфункции семявыводящих канальцев (Saxena, 1988; McGregor, Mason, 1990). Действие свинца на генеративную систему самок приводит к нарушениям эстрального цикла, а также глубоким дегенеративным изменениям в фолликулярном аппарате (Тарабаева, 1960). Преодолевая плацентарный барьер, свинец может приводить к деформации плода и спонтанным абортam. По данным W.C. Ma с соавторами (1989, 1996) критические уровни свинца в тканях, вызывавшие клинические проявления составляли для почек от 15–25 мкг/г, для печени от 5–10 мкг/г сухой массы. Длительное поступление токсикантов в организм на протяжении постнатального периода развития приводит к снижению темпов

роста организма, нарушениям развития молодняка, а также к увеличению смертности животных. Так, например, в эксперименте на рыжих полевках было показано, что в группе, получавшей корм с высоким содержанием свинца замедлялся рост молодняка, изменялись пропорции тела (большая голова/маленькое туловище), повышалась гибель детенышей (41.2%) в первые 15 дней жизни (Zakrzewska, 1988).

При наличии в рационе животных одновременно нескольких токсикантов следует учитывать возможное сочетанное действие, о чем свидетельствуют экспериментальные данные. Так, например, эмбриотоксический эффект кадмия (при ежедневном внутрижелудочном введении крысам в дозах 7.5–15.0 мкг/г массы тела) при дополнительном поступлении в организм животных свинца с питьевой водой в течение всего периода беременности (в дозе 0.3 мг/л) увеличился вдвое (Казачков и др., 1989).

Попробуем для рассматриваемой выборки с площадки БС-3 оценить условную долю «пораженных» зверьков вследствие повышенного накопления токсикантов. Для этого используем литературные данные о критических концентрациях кадмия для мышевидных грызунов. Если принять в качестве такого «пограничного» уровня концентрацию в почках, равную 4 мкг/г сухой массы (Leffler, Nyholm, 1996), то доля «пораженных» зверьков составляет около 80% от всей выборки. Если провести границу на уровне 10 мкг/г (Chmielnicka et. al., 1989), то доля «пораженных» особей равна 35%. Наконец, даже если рассматривать в качестве критической концентрацию кадмия в почках на уровне 35 мкг/г (Nomiya, Nomiya, 1986; Goyer et al., 1989), «пораженная» часть анализируемой выборки составляет около 3%.

В литературе нам не удалось найти данных о критических уровнях свинца в скелете для рыжей полевки. Для сравнения мы использовали собственные данные (Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, 1996) по накоплению этого элемента у особей рыжей полевки, населяющих участки с разной степенью химического загрязнения в окрестностях крупного медеплавильного комбината (СУМЗ). Концентрация свинца в скелете зверьков всех возрастных групп, добытых на территории площадки БС-3, превышает средние фоновые значения района СУМЗа (11.9–17.2 мкг/г) у 100% перезимовавших и более чем у 80% прибылых особей (рис. 7). Около 10% перезимовавших особей и 16% сеголеток имеют уровни, превышающие средние «буферные» значения района СУМЗа (37.1–61.5 мкг/г для прибылых и перезимовавших особей соответственно), зарегистрированные у зверьков, добытых на удалении 4–6 км от источника эмиссии.

Таким образом, особи рыжей полевки, населяющие склоны горы Большой Суток, имеют повышенные концентрации кадмия и свинца в органах их преимущественного депонирования. Сравни-

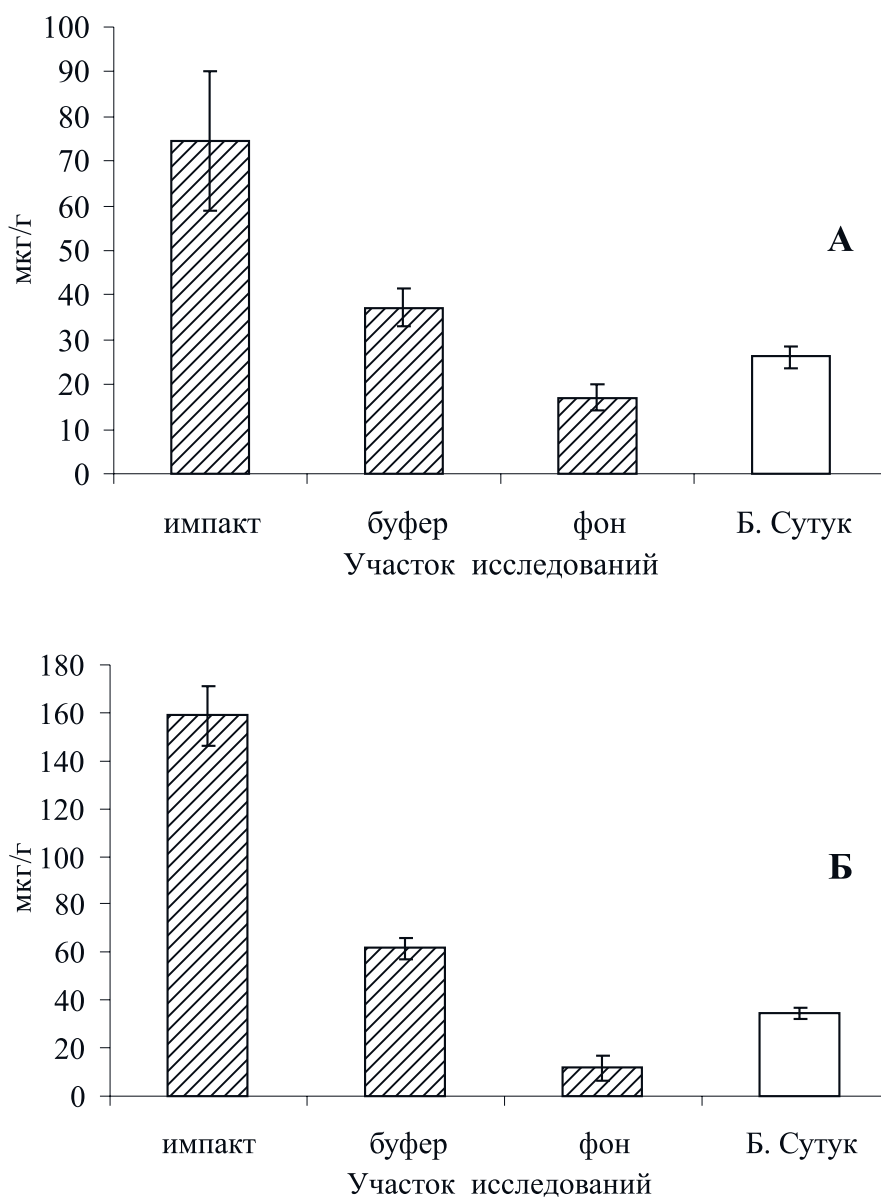


Рис. 7. Концентрации (среднее  $\pm$  ошибка среднего) свинца (мкг/г) в скелете неполовозрелых прибылых (А) и перезимовавших (Б) особей рыжей полевки пробных площадей около СУМЗа (темные столбики) и пробной площади БС-3 Сутукского участка (светлый столбик).

тельный анализ уровней накопления изученных элементов с данными по другим территориям позволяет охарактеризовать их как буферные значения — промежуточные между фоновыми и импактными. При таких уровнях у значительной части населения мелких млекопитающих вероятно наличие эффектов токсического поражения.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе полученных результатов можно заключить, что территория Висимского заповедника по уровням химического загрязнения очень неоднородна. В силу сложной орографии местности, горные вершины, перехватывающие атмосферные осадки, перераспределяют локальные и региональные выпадения и формируют повышенные модули

поступления промышленных поллютантов. Первая и наиболее высокая возвышенность на пути атмосферного переноса поллютантов от Кировградского медеплавильного комбината и Верхнетагильской ГРЭС — это гора Большой Сутук, где зарегистрированы максимальные уровни химического загрязнения на территории заповедника. Данный вывод базируется на прямых измерениях содержания тяжелых металлов как в природных депонирующих средах (снег, лесная подстилка), так и органах-депо мелких млекопитающих. Поэтому мы считаем его корректным. Характер вертикального распределения тяжелых металлов в почвенном профиле позволяет надежно диагностировать атмосферный, а не литогенный путь поступления элементов. Степень химического загрязнения в районе горы Большой Сутук может

быть охарактеризована как средняя (буферная); она сопоставима с величинами, которые на более равнинных территориях отмечают на расстоянии 4–7 км от сравнимых по объемам выбросов промышленных предприятий и при которых регистрируют эффекты токсического поражения у значительной части населения мелких млекопитающих. Уровень химического загрязнения других участков заповедника, находящихся либо значительно дальше от источников выбросов (западная часть заповедника в районе дер. Большие Галашки), либо в тени горных вершин (склоны гор Малый Сутук и Липовый Сутук, пойма реки Медвежья) может быть охарактеризован как фоновый.

Полученные нами результаты заставляют внести существенные коррективы в историю изучения мелких млекопитающих Висимского заповедника. Исследования, которые в разные годы проводили в районе горы Большой Сутук К. И. Бердюгин, Ю. А. Давыдова, И. А. Кшнясев, Е. В. Михеева — это работы в области экологической токсикологии, даже если сами авторы и не интерпретировали полученные результаты таким образом.

Сделанные нами выводы отнюдь не умаляют значимости Висимского заповедника, созданного с целью сохранения и изучения природного комплекса среднеуральской горной тайги. Территория заповедника с массивами первобытных пихтово-еловых лесов, уцелевших от рубок и пожаров в течение почти трехсотлетнего освоения района Горнозаводского Урала — это, вне сомнений, уникальный природный полигон для комплексных исследований биоты. Наличие близко расположенных длительно действующих промышленных предприятий и соседство на относительно небольшой территории заповедника как фоновых, так и загрязненных участков, позволяет вычленивать в «рафинированном» виде эффекты токсической нагрузки, исключая другие антропогенные воздействия (рекреацию, рубки леса, выпас скота и др.). Это придает Висимскому заповеднику еще большую роль — уникального экотоксикологического исследовательского полигона.

Авторы благодарны администрации и сотрудникам отдела охраны леса Висимского заповедника за содействие и поддержку полевых работ, И. Ф. Вурдовой и Ю. Ф. Марину за помощь в сборе снеговых проб, И. А. Литовскому и О. А. Новиковой за помощь в сборе почвенных проб, Ю. Г. Смирнову и О. В. Дуле за пробоподготовку снеговых и почвенных проб, Э. Х. Ахуновой за определение тяжелых металлов в образцах.

*Работа завершена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 06-04-48359), Фонда содействия отечественной науке (Е. Л. Воробейчик) и программы развития ведущих научных школ РФ (НШ-5286.2006.4).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. Геохимические методы поисков месторождений полезных ископаемых. — М.: Высшая школа, 1989. 304 с.
- Аринушкина В. В. Руководство по химическому анализу почв. — М.: Изд-во МГУ, 1962. 549 с.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. 267 с.
- Бердюгин К. И. К фауне грызунов Висимского заповедника // Инф. материалы Среднеуральского биогеоэкологического стационара. Свердловск, 1975. С. 75–78.
- Бердюгин К. И. Рыжая полевка Висимского заповедника // Фауна Урала и Европейского Севера. — Свердловск, 1976. С. 23–25.
- Бердюгин К. И. Грызуны верхних поясов Уральских гор / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Екатеринбург, 1996. 14 с.
- Бердюгин К. И., Кузнецова И. А., Шарова Л. П. Сообщества грызунов низкогорий Среднего Урала // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 35–38.
- Бердюгин К. И., Кузнецова И. А., Шарова Л. П. Материалы по динамике структуры сообществ и численности грызунов Висимского заповедника // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. докл. науч. — практ. конф., посв. 70-летию Печоро-Ильчского государственного природного заповедника. — Сыктывкар, 2000. С. 13–15.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). — Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 280 с.
- Давыдова Ю. А. Демографические характеристики популяции рыжей полевки Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 281–284.
- Давыдова Ю. А. Сезонные и патологические изменения в семенниках рыжей полевки в течение репродуктивного периода // Экологические проблемы горных территорий: Материалы Межд. науч. конф. — Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 256–259.
- Давыдова Ю. А. Морфо-функциональное состояние семенников рыжей полевки при разных уровнях численности популяции // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). Материалы Межд. совещ. — Москва, 2003. С. 103.
- Давыдова Ю. А., Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в южной тайге (Средний Урал, Висимский заповедник, первобытные леса) // Тез. докл. Сиб. зоол. конф. — Новосибирск, 2004. С. 244–245.
- Ершов Ю. А., Плетнева Т. В. Механизмы токсического действия неорганических соединений. — М.: Медицина, 1989. 272 с.
- Казачков В. М., Астахова Л. Ф., Гасимова З. М. Химические факторы окружающей среды малой интенсивности

- как условия развития нарушений репродуктивной функции // Пробл. мониторинга за здоровьем населения пром. городов: Тез. докл. Всес. науч. конф. — Ангарск, 1989. С. 77.
- Кайгородова С. Ю. Влияние аэрогенных выбросов Кировградского промузла на почвы сопряженных ландшафтов // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996а. С. 52–54.
- Кайгородова С. Ю. Влияние аэротехногенных выбросов на устойчивость южнотаежных почв // Проблемы общей и прикладной экологии: Материалы конф. — Екатеринбург, 1996б. С. 92–102.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. — М.: Наука, 1998. 227 с.
- Кузнецова И. А., Бердюгин К. И., Шарова Л. П. Анализ структуры населения грызунов в районе строительства Сулемского водохранилища // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 58–60.
- Кузнецова И. А. Состояние населения грызунов на территории среднего течения реки Сулем за период 1986–1999 годов // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. докл. науч. — практ. конф. — Сыктывкар, 2000. С. 88–89.
- Кузнецова И. А., Коурова Т. П., Жумашева А. М., Суслова В. В. Результаты долговременных учетов полевых Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Материалы конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 302–306.
- Кузнецова И. А. Восстановление видового состава населения полевых Висимского заповедника после ветровала 1995 года // Экологические проблемы горных территорий: Материалы Межд. науч. конф. — Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 176–178.
- Кшнясев И. А. Динамика населения мышевидных грызунов на стационарной площадке в первобытных лесах Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 60–62.
- Кшнясев И. А. Динамика населения мелких млекопитающих на стационарной площадке // Актуальные проблемы лесоведения: Тез. докл. — Екатеринбург, 1996. С. 33–35.
- Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевых в южной тайге // Вестник Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 1 (9). — Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. С. 113–123.
- Лукьянец А. И., Шелковникова Т. А. Влияние загрязнения атмосферы дымо-газовыми эмиссиями на леса, прилегающие с востока к Висимскому заповеднику // Инф. материалы Среднеуральского биогеоэкологического стационара. — Свердловск, 1975. С. 29–32.
- Лукьянец А. И. Состояние загазованных лесов в районе городов Верхнего Тагила и Кировграда // Популяционные и биогеоэкологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1979. С. 147–165.
- Лукьянов О. А. Оценка плотности и миграционных эффектов мелких млекопитающих линейными методами отлова // Исследования природы в заповедниках Урала. Инф. материалы. — Свердловск, 1987. С. 33–36.
- Лукьянова Л. Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — Екатеринбург, 1990. 24 с.
- Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е. Динамика показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на фоновой и техногенных территориях // Млекопитающие в экосистемах. — Свердловск, 1990. С. 37–39.
- Лукьянов О. А. Анализ зависимости подвижности — оседлости и численности флуктуирующей популяции рыжей полевки Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург, 1996. С. 60–62.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 85–95.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. 1. Сообщества // Усп. совр. биол. 1998а. Т. 118, вып. 5. С. 613–622.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. 2. Популяции // Усп. совр. биол. 1998б. Т. 118, вып. 6. С. 693–706.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Сообщества мелких млекопитающих в меняющихся условиях среды обитания на территории Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Материалы конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 311–316.
- Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 9. С. 1107–1134.
- Марвин М. Я. Материалы по мышевидным грызунам Висимского района Свердловской области. // Уч. зап. Урал. Гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 31. — Свердловск, 1959. С. 74–79.
- Марин Ю. Ф. Результаты инвентаризации фауны млекопитающих Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. Инф. материалы. — Свердловск, 1987. С. 43–46.
- Марин Ю. Ф. К организации экологического мониторинга в районе Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала: Инф. материалы — Свердловск, 1990. С. 45–47.
- Марин Ю. Ф. Проект программы работ по экологическому мониторингу загрязнения территории Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала: Инф. материалы. — Свердловск, 1992а. С. 23–26.
- Марин Ю. Ф. О многолетних и сезонных изменениях численности рыжей полевки в Висимском заповеднике // Исследования природы в заповедниках Урала: Инф. материалы. — Свердловск, 1992б. С. 27–30.
- Марин Ю. Ф. О влиянии Кировградского медькомбината на природу // Проблемы заповедного дела. 25 лет Ви-



- симскому заповеднику: Материалы конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 87–91.
- Марин Ю. Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Материалы конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 337–346.
- Михеева Е. В., Жигальский О. А., Мамина В. П. Эколого-физиологические особенности рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии // Методы популяционной биологии: Материалы VII Всерос. популяционного семинара. — Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 141–143.
- Михеева Е. В., Жигальский О. А. Факторы динамики морфофизиологических показателей рыжей полевки // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. — Йошкар-Ола, 2004. С. 227–229.
- Михеева Е. В., Байтиминова Е. А. Механизмы адаптации рыжей полевки к экстремальным геохимическим условиям // Экология: от генов до экосистем: Материалы конф. — Екатеринбург, 2005. С. 167–170.
- Москалев Ю. И. Минеральный обмен. — М.: Медицина, 1985. 288 с.
- Мухачева С. В. Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 26 с.
- Мухачева С. В. Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. эколог. журн. 2005. № 3. С. 523–533.
- Мухачева С. В., Безель В. С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. 1995. № 3. С. 237–240.
- Мухачева С. В., Давыдова Ю. А. К возможным причинам патоморфологических изменений в семенниках рыжей полевки // Уч. зап. НТГСПА. Нижний Тагил, 2006 (в печати).
- Мухачева С. В., Тархтий Э. А. К оценке состояния неполовозрелых особей рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды // Экология промышленного региона и экологическое образование: Материалы конф. — Нижний Тагил, 2004. С. 147–153.
- Оленев Г. В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Полявина О. А. Хромосомная нестабильность и иммуногематологические показатели у грызунов, обитающих на территориях с повышенным содержанием тяжелых металлов в природных средах // Экология: от генов до экосистем: Материалы конф. — Екатеринбург: «Академкнига», 2005. С. 217–221.
- Степанов А. М., Кабилов Р. Р., Черненко Т. В. и др. Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. — М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.
- Стржиш З. Загрязнение горных почв Польши тяжелыми металлами как результат антропогенного пресса // Изв. АН. Сер. биол. 1999. № 6. С. 722–735.
- Тарабаева Г. И. Действие свинца на мужские и женские половые железы // Тр. Казах. ин-та краевой патологии. 1960. Т. 8. С. 101–117.
- Турков В. Г., Колесников Б. П. Очерк природы Висимского государственного заповедника // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1977. С. 5–46.
- Шарова Л. П. Видовой состав и численность землероек Висимского заповедника // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира: Тез. докл. — Уфа, 1989. Ч. 2. С. 119–121.
- Шарова Л. П., Кузнецова И. А. Материалы по фауне и биотопическому распределению насекомых Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. Инф. материалы. — Свердловск, 1987. С. 74–77.
- Cabriden R., Cfrbonnier F., Cordonnier J., Legenti L., Rizet M Le plomb dans l'environnement // Techn., sci., meth. 1994. N 2. P. 64–69.
- Chmielnicka J., Halatec T., Jedlinska U Correlation of cadmium induced nephropathy and the metabolism of endogenous copper and zinc in rats // Ecotoxicol. Environ. Safety, 1989. Vol. 18. P. 268–276.
- Chubb C. Reversibility of damage to testicular vasculature resulting from exposure to toxic agents // Reversibility in Testicular Toxicity Assessment / Scialli A. R., Clegg E. D. (Eds.). Boca Raton, FL, CRC. 1992. P. 128–143.
- Cook J. A., Johnson M. S. Cadmium in small mammals // Environmental Contaminants in Wildlife: Interpreting Tissue Concentrations / Beuer W. N., Heinz G., Redmond-Norwood A. (Eds.). — Lewis, Boca Raton, 1996. P. 377–388.
- Corpas J., Antonio M. T. Study of alternations produced by cadmium and cadmium/lead administration during gestational and early lactation periods in the reproductive organs of the rat // Ecotoxicol. Environ. Safety, 1998. Vol. 41. P. 180–188.
- Gouer A. R., Miller C. R., Zhu R. Y., Victory W Nonmetallothionein-bound cadmium in the pathogenesis of cadmium nephrotoxicity in the rat // Toxicol. Appl. Pharmacol. 1989. Vol. 101. P. 232–244.
- Griffin J. L., Walker L. A., Troke J., Osborn D., Shore R., Nicholson J The initial pathogenesis of cadmium induced renal toxicity // FEBRS Letters. 2000. Vol. 478. P. 147–150.
- Kelly J. A., Jaffe D. A., Baklanov A., Mahura A Yeavy metals on Kola Peninsula: aerosol size distribution // Sci. Tot. Environ. 1995. Vol. 160/161. P. 135–138.
- Leffler P., Nyholm N. E. Nephrotoxic effect in free-living bank voles in a heavy metal polluted environment // Ambio. 1996. Vol. 25, N 3. P. 417–420.
- Levin A., Miller R., Sant Agnese P Heavy metal alterations of placental function a mechanism for the induction of fetal toxicity in Cd // Reprod. and Dev. Toxicity Metals: Proc. Joint Meet. N.Y., L., 1983. P. 633–654.
- Ma W Effect of soil pollution with metallic lead pellets on lead bioaccumulation and organ/body weight alterations in small mammals // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1989. Vol. 18. P. 617–622.
- Ma W Lead in small mammals // Environmental Contaminants in Wildlife: Interpreting Tissue Concentrations / Beuer W. N.,



- Heinz G., Redmond-Norwood A. (Eds.). — Lewis, Boca Raton, 1996. P. 291-296.
- Markert B., Herpin U., Berlecamp J., Oehlmann J., Grodzinska K., Mankovska B., Suchara I., Siewers U., Weckert V., Lieth H A comparison of heavy metal deposition in selected Eastern European countries using the moss monitoring method, with special emphasis on the «Black Triangl» // *Sci. Tot. Environ.* 1996. Vol. 193, N 2. P. 85–100.
- Mattison D. R. Reproductive and developmental toxicity of metals: female reproductive system // *Reprod. and Dev. Toxicity Metals: Proc. Joint Meet.* — N. Y.; L., 1983. P. 41–91.
- McGregor A. J., Mason H. J. Chronic occupational lead exposure and testicular endocrine function // *Hum. Exp. Toxicol.* 1990. Vol. 9, N 6. P. 371-376.
- Milton A., Cook J. A., Johnson M. S. Accumulation of lead, zinc and cadmium in a wild population of *Clethrionomys glareolus* // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2003. Vol. 44. P. 405-411.
- Mueller P. W. Detecting the renal effects of cadmium toxicity // *Clin. Chem.* 1993. Vol. 39, N 5. P. 55–64.
- Nolan C. V., Scaikh Z. A. An evaluation of tissue metallothionein and genetic resistance to cadmium toxicity in mice // *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 1986. Vol. 85. P. 135-144.
- Nomiyama K., Nomiyama H Critical concentration of unbound cadmium in rabbit renal cortex // *Experientia.* 1986. Vol. 42. P. 149.
- Nyholm N. E., Runling A Effect of decreased atmospheric heavy metal deposition in south Sweden on terrestrial birds and small mammals in natural populations // *Water, Air and Soil Pollut.* 2001. Vol. 1. P. 439-448.
- Nuorteva P Metal distribution patterns and forest decline. Seeking Achilles heels for metals in Finnish forest biocenoses. — Helsinki, 1990. P. 1–77.
- Paksy K., Naray M., Varga B., Kiss I., Folly G Uptake and distribution of Cd in ovaries, adrenals and pituitary in pseudopregnant rats effect of Cd on progesterone serum levels // *Environ. Res.* 1991 Vol. 51, N 1. P. 83–90.
- Parizek J Cd and reproduction: a perspective after 25 years // *Reprod. and Dev. Toxicity Metals. Proc. Joint Meet.* N. Y.; L., 1983. P. 301-313.
- Piotrowski J. K., Coleman D. O. Environmental hazards of heavy metals: summary evaluation of lead, cadmium, mercury // *Marc Report 20.* 1980. 42 p.
- Piscator M Dietary exposure to cadmium and health effects: impact of environmental changes // *Environ. Health Perspect.* 1985. N 63, P. 127-132.
- Saxena D. K., Lal Bachchu, Chandra S. N. Age dependent testicular changes in lead exposed rates // *J Environ. Biol.* 1988. Vol. 9, N 3. P. 213-218.
- Sawicka-Kapusta K., Gorecki A., Lange R., 1987. Heavy Metals in rodents from polluted forests in Southern Poland // *Ecol. Pol.* Vol. 35, N 2. P. 345-354.
- Shore R. F., Douben P E T Predicting ecotoxicological impacts of environmental contaminants on terrestrial small mammals // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 1994 a. Vol. 134. P. 49–89.
- Shore R. F., Douben P E T The ecotoxicological significance of cadmium intake and residues in terrestrial small mammals // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 1994 b. Vol. 29. P. 101-112.
- Singhal S. K., Srivaslav R. P. S Toxic effects of lead in the environment // *Chem. Eng. World.* 1987. Vol. 22, N 2. P. 59–62.
- Swiergosz R., Zakrzewska M., Sawicka-Kapusta K., Bacia K., Janowska I Accumulation of cadmium in and its effect on bank vole tissues after chronic exposure // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 1998. Vol. 41. P. 130-136.
- Sugawara N., Hirohata Y Sugawa C Testicular dysfunction induced by cadmium and its improvement caused by selenium in the mouse // *J Environ. Pathol. Toxicol. Oncol.* 1989. Vol. 9. P. 53–63.
- Talmage S. S., Walton B. T. Small mammals as monitors of environmental contaminants // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 1991. Vol. 119. P. 47–145.
- Wlostowski T., Krasowska A Subcellular distribution of metallothionein and cadmium in the liver and kidneys of bank voles exposed to dietary cadmium // *Bio Metals.* 1999. Vol. 12. P. 173-179.
- Zakrzewska M Effect of lead on postnatal development of the Bank Vole // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 1988. Vol. 17. P. 365-371.

## Заметки по фауне и экологии муравьев Висимского заповедника

А. В. Гилев <sup>1</sup>, Н. Л. Ухова <sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Институт экологии растений и животных УрО РАН, gilev123@yandex. ru

<sup>2</sup> — Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru

Фауна, стаиальное распределение и некоторые аспекты экологии муравьев Висимского заповедника детально изучались в 70-х годах Л. А. Малоземовой с сотрудниками. Результаты этих исследований опубликованы в целой серии статей (Куликов и др., 1981; Леденцов, Малоземова, 1975; Малоземов, Малоземова, 1990; Малоземова, 1977, 1981, 1991; Малоземова, Леденцов, 1977; Малоземова, Малоземов, 1993; Малоземова и др., 1992; Малоземова, Сухо-

рукова, 1978; Малоземова, Швецова, 1975, 1979). Для Висимского заповедника Л. А. Малоземова указывает 21 вид муравьев, отмечая при этом, что фауна муравьев Среднего Урала (Свердловской области) насчитывает 32 вида, и список видов муравьев заповедника будет пополняться (Малоземова, 1991). В настоящее время Т. И. Гридина (2003) для всего Среднего Урала (Свердловская и Пермская области) отмечает 42 вида муравьев.

В нашей работе приводятся результаты исследований муравьев Висимского заповедника 1984–85 и 2002–2005 гг. Эти работы являются частью комплексного многолетнего исследования природы Висимского заповедника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Учеты беспозвоночных, в том числе и муравьев, производились в разных биоценозах Висимского заповедника, на постоянных учетных площадках, при помощи почвенных ловушек (линия из 10 ловушек) и почвенных проб (50×50×20 см). Как отмечает Г.М. Длусский (1965), оба эти метода вполне пригодны для изучения фауны и учетов численности муравьев вне гнезда, однако для разных групп муравьев они дают несколько разные результаты.

Почвенные ловушки (пластиковые стаканы, 180 мл) с фиксатором устанавливались в линию по 10 банок-ловушек на расстоянии не менее 3 м между ними. Ловушки экспонировались 25.06–2.07.2002 г. и 10–17.09.2005 г., во всех случаях по 7 суток. Было обследовано 6 биотопов: пихто-ельник высокотравно-папоротниковый коренной (кв. 101); березняк мелкотравный приспевающий (кв. 163); березняк разнотравный молодой (20 лет) (кв. 151); 5-летняя вырубка пихто-ельника мелкотравного зарастающая березой, осиною и ивой (кв. 162); гарь 1998 г. по ветровалу пихто-ельника высокотравно-папоротникового (кв. 101); разнотравный луг (кв. 45).

Почвенные раскопки проводились в вегетационные сезоны 1984, 1985, 2003–2005 г. в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом коренном, кв. 101; пихто-ельнике мелкотравно-зеленомошном условно-коренном, кв. 71; березняке вейниково-высокотравном длительно-производном, кв. 109; ветровальном участке пихто-ельника высокотравно-папоротникового, кв. 101; 10-летней вырубке пихто-ельника хвощово-высокотравного, кв. 121; на гарь 1998 г. по ветровалу пихто-ельника высокотравно-папоротникового (кв. 101).

Объем собранного материала представлен в таблице 1. Всего собрано и определено 1277 экз. муравьев.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав муравьев, выявляемый разными методами учета. Всего нашими учетами выявлено 9 видов муравьев 5 родов (табл. 1). Это в 2 раза меньше, чем общее число видов муравьев в Висимском заповеднике (Малоземова, 1981, Малоземова, Швецова, 1979). Однако в наших учетах обнаружен новый для заповедника вид — *Myrmica sulcinodis* Nyl., который ранее не отмечался. Этот вид — транспалеаркт, и является обычным в таежных биоценозах Урала и Западной Сибири. Однако

численность его везде невысока, местами он даже редок. Т.И. Гридина (2003) относит его к обычным на Урале видам с очень низкой численностью гнезд. Вполне возможно, что он попадает не во все учеты. Так, в наших учетах 1984–1985 г. была обнаружена единственная особь *M. sulcinodis* на 87 почвенных проб (встречаемость 1,15%), а в учетах 2003–2005 г. — две особи на 60 проб (встречаемость 3,33%).

Следует особо отметить, что этот вид был обнаружен в почвенных пробах, но ни разу не отмечался в учетах почвенными ловушками. Как отмечает Г.М. Длусский (1965), для наиболее полного учета фауны больших территорий следует комбинировать различные методы. Впрочем, следует отметить также, что на территории Висимского заповедника происходили изменения окружающей среды катастрофического характера — ветровал в 1995 г. и затем пожар в 1998 г., захватившие большие участки территории. Вполне возможно, что вследствие этого, на каких-то этапах сукцессии, доля *M. sulcinodis* увеличивается, и он начинает чаще встречаться в учетах. Этот вопрос требует дальнейшего изучения. Таким образом, фауна муравьев Висимского заповедника, по нашим и литературным данным, насчитывает 22 вида 7 родов.

Из таблицы 1 отчетливо видно, что результаты учетов почвенными пробами и почвенными ловушками существенно различаются. В почвенных пробах обнаружено 6 видов муравьев, в ловушках — 7 видов, при этом только 4 вида общих. Это, прежде всего, наиболее массовые в заповеднике виды *Formica aquilonia* Yarrow. и *Myrmica ruginodis* Nyl., которые доминируют по числу особей во всех пробах, а также *Formica lemni* Bondr. и *Lasius niger* L. Эти муравьи являются фоновыми видами в таежных биоценозах.

В почвенных пробах совершенно не встречаются *Camponotus herculeanus* L. и *Formica lugubris* Zett. — наиболее крупные виды. *F. lugubris* на территории заповедника вообще встречается редко (Малоземова, Леденцов, 1977). *C. herculeanus* является самым обычным видом в таежных биоценозах и в почвенных пробах не встречается в силу особенностей биологии. Для этого вида характерна одиночная охота, в учетах почвенными ловушками этот вид довольно многочислен. Возможно, что муравей, в силу своих размеров и скорости движения, просто успевает уйти из пробы в момент ее взятия. Г.М. Длусский (1965) рекомендует брать почвенные пробы жестяным прямоугольником или цилиндром, что не позволяет муравьям разбежаться. Однако там же он указывает, что почвенные пробы для учетов крупных видов муравьев мало пригодны.

На лугу в почвенных ловушках отмечен *Formica exsecta* Nyl., который является облигатным доминантом в луговых биоценозах Урала (табл. 2). Учеты при помощи почвенных проб на лугу не проводились.

Вместе с тем только в почвенных пробах встречается, кроме уже выше упомянутого *M. sulcinodis*, также один из самых мелких муравьев таежных биоценозов — *Leptothorax acervorum* Fabr., причем в заметном количестве (табл. 1). Таким образом, наиболее мелкие виды муравьев — *Leptothorax* и *Myrmica* — лучше всего учитываются при помощи почвенных проб, а крупные — *Formica* и *Camponotus* — при помощи почвенных ловушек. Следует отметить также, что это хорошо соответствует вертикальному распределению особей муравьев в почве и травостое (Сейма, 1972). Крупные виды *Formica* и *Camponotus* в основном сосредоточены в нижних слоях травяного яруса и на поверхности подстилки, рабочие *Myrmica* — в верхних слоях подстилки, *Leptothorax* — на границе подстилки и почвы.

Соотношение видов муравьев в разных типах леса. Результаты учетов почвенными ловушками дают возможность сравнить сообщества муравьев в разных типах леса. Соотношение видов в сообществах пихто-ельников и производных березняков приведены в таблице 2. Хорошо видно, что березняки разного возраста демонстрируют высокое сходство по видовому составу. Везде доминирует по числу особей *M. ruginodis*. С увеличением возраста березняков несколько изменяется соотношение видов муравьев. Так, на зарастающей 10-летней вырубке в заметном количестве присутствуют *S. herculeanus* и *L. niger*. В более зрелых березняках доля этих видов снижается, зато заметно увеличивается доля рыжих лесных муравьев (табл. 2). Очевидно, это проявление сукцессии в сообществах муравьев.

В пихто-ельниках доля *F. aquilonia* повышена и составляет 100%. Такая картина наблюдается, если линия ловушек стоит вблизи муравейника. Рыжие лесные муравьи являются облигатными доминантами в сообществах муравьев, и вблизи своих гнезд могут полностью вытеснять рабочих особей других видов с поверхности. Другие виды муравьев, безусловно, присутствуют на территории, но в почвенные ловушки не попадают. Следует отметить, впрочем, что пихто-ельники заповедника очень плотно заселены рыжими лесными муравьями. Л. А. Малоземова также отмечала, что пихто-ельники Висимского заповедника являются наиболее предпочитаемыми биотопами для *F. aquilonia* (Леденцов, Малоземова, 1975; Малоземова, Леденцов, 1977).

Доля *F. aquilonia* также повышена на гари, которая образовалась на месте пихто-ельников. Скорее всего, это уцелевшие остатки прежнего населения муравьев. При лесных пожарах гнезда рыжих лесных муравьев сгорают, но часть муравьев может уцелеть в глубоких ходах, и затем восстановить гнездо.

Особенности вертикального распределения муравьев в почве. В таблице 3 приведены данные о вертикальном распределении рабочих особей

*M. ruginodis* по результатам учетов почвенными пробами в березняке вейниково-высокотравном в течение 2-х лет. Выявляются определенные закономерности распределения муравьев в почве и подстилке в зависимости от плотности на участке. При невысокой плотности и в подстилке, и в слое почвы 0–10 см встречаются лишь единичные особи *Myrmica*. При повышении плотности муравьев вначале происходит увеличение числа особей в слое 0–10 см. При дальнейшем повышении плотности число особей увеличивается также и в подстилке. Появляются муравьи и в слое 10–20 см. Такая картина характерна для середины лета, она выявляется в учетах и 1984, и 1985 г. Осенью зависимость вертикального распределения от плотности несколько иная. При повышении плотности особей на участке сначала происходит увеличение числа особей в подстилке, а затем в слое почвы 0–10 см (табл. 3).

Данную картину можно интерпретировать следующим образом. Высокая плотность фуражиров *Myrmica* на территории наблюдается вблизи гнезда. В этой области муравьев много и в подстилке, и в верхнем слое почвы. По мере удаления от гнезда плотность фуражиров снижается. При этом снижение происходит, прежде всего, в подстилке, и пик плотности как бы «ныряет» вглубь, в верхний слой почвы. Еще дальше остаются только одиночные фуражиры. Такой уход вглубь наблюдается в середине лета и, вероятно, связан с межвидовыми взаимодействиями и расхождением видов по ярусам (Сейма, 1972). Осенью же общая плотность муравьев на территории снижается, напряженность межвидовых взаимодействий также уменьшается, и фуражиры *Myrmica* распределяются преимущественно в толще подстилки, не уходя вглубь.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Перспективы дальнейших мирмекологических исследований в Висимском заповеднике нам представляются следующими. Во-первых, следует продолжать работу по изучению биоразнообразия муравьев на территории заповедника, по возможности охватывая новые биотопы и новые участки территории. Для муравьев характерно мозаичное распределение, и некоторые виды вследствие этого могут не попасть в учеты. Во-вторых, существенные изменения природной среды в заповеднике и вокруг него делают актуальной задачей мониторинг этих изменений, детальное изучение происходящих при этом процессов. Наконец, в-третьих, уже существующий огромный массив данных может послужить основой для более детальных исследований по биологии муравьев Среднего Урала.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ-«Урал» № 04-04-96140.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гридина Т. И. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123, № 3. С. 289–298.
- Длусский Г. М. Методы количественного учета почвообитающих муравьев // Зоол. журн., 1965. Т. 44, № 5. С. 716–727.
- Куликов В. П., Малоземов Ю. А., Малоземова Л. А. Итоги энтомологических исследований в Висимском заповеднике // 10 лет Висимскому государственному заповеднику. — Свердловск, 1981. С. 42–44.
- Леденцов А. В., Малоземова Л. А. Распределение муравьев *Formica s. str.* по типам лесных биогеоценозов Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. — Свердловск, 1975. С. 78–82.
- Малоземов Ю. А., Малоземова Л. А. Экологические способы охраны генофонда и защиты леса в заповедниках // Исследования природы в заповедниках Урала: Висимский заповедник. — Свердловск, 1990. С. 35–36.
- Малоземова Л. А. Муравьи (*Hymenoptera, Formicidae*) лесных полей Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. — Свердловск, 1977. Ч. 2. С. 61–64.
- Малоземова Л. А. К фауне и стациальному распределению муравьев Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. — Свердловск, 1981. С. 63–72.
- Малоземова Л. А. Некоторые закономерности стациального распределения муравьев Среднего Урала // Муравьи и защита леса. — М.: 1991. С. 79–82.
- Малоземова Л. А., Леденцов А. В. К характеристике распределения муравьев *Formica s. str.* по типам лесных биогеоценозов Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. — Свердловск, 1977. Ч. 2. С. 59–61.
- Малоземова Л. А., Малоземов Ю. А. Экологические особенности населения муравьев лесных и луговых биоценозов Висимского заповедника // Экология, 1993. № 6. С. 83–86.
- Малоземова Л. А., Малоземов Ю. А., Охлупин О. В. Эколого-фаунистическая характеристика муравьев Висимского заповедника // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. — Екатеринбург, 1992. С. 95–96.
- Малоземова Л. А., Сухорукова Г. Н. О строении и структуре гнезд муравьев // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. — Свердловск, 1978. С. 52–55.
- Малоземова Л. А., Швецова Т. Л. Фауна муравьев Средне-Уральского горно-лесного стационара // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. — Свердловск, 1975. С. 29–30.
- Малоземова Л. А., Швецова Т. Л. Фауна и стациальное распределение муравьев Висимского заповедника // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1979. С. 166–179.
- Сейма Ф. А. Некоторые закономерности пространственного распределения рабочих муравьев в биоценозах // Зоол. журн., 1972. Т. 51, № 9. С. 1322–1328.

Таблица 1

**Видовой состав и число особей муравьев разных видов, выявляемых различными методами учетов.**

| Вид                           | Почвенные пробы, 1984–2005 | Почвенные ловушки, 2002–2005 |
|-------------------------------|----------------------------|------------------------------|
| <i>Camponotus herculeanus</i> |                            | 29                           |
| <i>Lasius niger</i>           | 3                          | 1                            |
| <i>Formica lemani</i>         | 7 (1)                      | 4                            |
| <i>F. aquilonia</i>           | 84                         | 391                          |
| <i>F. lugubris</i>            |                            | 9                            |
| <i>F. exsecta</i>             |                            | 156                          |
| <i>Myrmica ruginodis</i>      | 205 (19)                   | 364                          |
| <i>M. sulcinodis</i>          | 3                          |                              |
| <i>Leptothorax acervorum</i>  | 21                         |                              |
| Всего особей                  | 323 (20)                   | 954                          |

Примечание: в скобках — число самок.

Таблица 2

**Соотношение видов муравьев в биоценозах Висимского заповедника по результатам учетов почвенными ловушками (в %).**

| Вид                           | Пихто-ельник | Березняки |         | Вырубка | Гарь    | Луг    |
|-------------------------------|--------------|-----------|---------|---------|---------|--------|
|                               | кв. 101      | кв. 151   | кв. 163 | кв. 162 | кв. 101 | кв. 45 |
| <i>Camponotus herculeanus</i> |              | 1,64      | 10,95   | 10,34   |         |        |
| <i>Lasius niger</i>           |              |           |         | 0,86    |         |        |
| <i>Formica lemani</i>         |              | 0,82      | 1,46    | 0,86    |         |        |
| <i>F. aquilonia</i>           | 100,00       | 7,38      | 4,38    | 0,86    | 26,15   |        |



| Вид                      | Пихто-ельник | Березняки |         | Вырубка | Гарь    | Луг    |
|--------------------------|--------------|-----------|---------|---------|---------|--------|
|                          | кв. 101      | кв. 1 51  | кв. 163 | кв. 162 | кв. 101 | кв. 45 |
| <i>F. lugubris</i>       |              | 7,38      |         |         |         |        |
| <i>F. exsecta</i>        |              |           |         |         |         | 100,00 |
| <i>Myrmica ruginodis</i> |              | 82,79     | 83,21   | 87,07   | 73,85   |        |
| Всего особей             | 358          | 122       | 137     | 116     | 65      | 156    |

Таблица 3

**Вертикальное распределение рабочих особей *Myrmica ruginodis* в почве березняка вейниково-высокотравного в зависимости от плотности.**

| Сроки проведения работ | Почвенный слой | Плотность муравьев         |                             |                                |
|------------------------|----------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
|                        |                | 0–15 особей/м <sup>2</sup> | 15–25 особей/м <sup>2</sup> | Более 25 особей/м <sup>2</sup> |
| Июль 1984              | Подстилка      | 0–2                        | 0–2                         | 5–6                            |
|                        | 0–10 см        | 0–3                        | 5–6                         | 2–4                            |
|                        | 10–20 см       |                            |                             | 0–1                            |
| Сентябрь 1984          | Подстилка      | 0–1                        | 3–6                         | 3–5                            |
|                        | 0–10 см        | 0–1                        | 0–2                         | 3–5                            |
| Июль 1985              | Подстилка      | 0–3                        | 0–2                         | 5                              |
|                        | 0–10 см        | 0–3                        | 4–6                         | 1                              |

Примечание: приведено число особей в пробе (0,25 м<sup>2</sup>).

УДК 630\*111+630\*187 (470.5)

**Особенности микроклимата в экосистемах таежных лесов Среднего Урала**

**В. М. Горячев, Т. А. Горячева**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, gor@irae.uran.ru*

В пределах физико-географических подзон и провинций важными факторами, определяющими режим местного климата, являются геоморфологические особенности территории, характер растительного покрова, степень воздействия человека и т.д. (Титов, 1952; Кайгородов, 1955). В таежной зоне фитоклимат отдельных лесных массивов, формирующийся на фоне общеклиматических и мезоклиматических условий, становится одним из лесообразующих факторов (Таранков, 1974; Зубарева, 1981). При этом разные лесные сообщества характеризуются своими специфическими чертами микроклимата (фито- и педоклимата), которые зависят от состава, возраста, полноты, сомкнутости и других признаков древостоев, биологических свойств древесных пород, особенностей нижних ярусов фитоценозов и особенностей рельефа (Рысин, 1969; Молчанов, 1961; Клинецов, 1969; Таранков, 1974; Зубарева, 1981). Микроклиматический фон, создающийся при этом, оказывает значительное воздействие на рост и развитие растений, и формирование всех компонентов лесных сообществ (Таранков, 1974; Ермоленко, 1978). Поэтому изучение режима микроклиматических усло-

вий важно для оценки его влияния на структуру, состав, продуктивность и динамику компонентов растительных сообществ в сезонной и многолетней динамике (Шульгин, 1967; Клинецов, 1973; Таранков, 1974; Чебакова, 1978; Галенко, 1983; Зубарева, Горячев, 1981).

Проведенные исследования режима фито-климата на участках горных коренных лесов, где расположен Висимский биосферный заповедник, в период с 1974 по 1979 г. в настоящее время являются уникальными, поскольку после бурелома в 1995 г. и последующего воздействия пожара (в 1998 г.) большая часть этих сообществ (около 80%) не сохранилась. По отдельным вопросам гидротермического режима воздуха и почвы публикации имеются, однако, обобщающих данных о преобразовании режима средообразующих факторов, определяющих мезоклимат территории этими сообществами, нет. В настоящей публикации нами поставлена задача — дать комплексную оценку микроклимата приземных слоев воздуха и почвы под пологом лесов, произрастающих на основных типах ландшафтных структур горных массивов Среднего Урала.



## РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДИКА РАБОТ

По физико-географическому районированию территория исследования затрагивает Уральскую горную провинцию (Прокаев, 1963). Висимский заповедник расположен на линии водораздела восточных и западных макросклонов хребта Урал-Тау (горная часть Среднего Урала), охватывая почти полностью верховья р. Сулем (правый приток р. Чусовой), частично р. Тагил. По схеме лесорастительного районирования эта территория относится к подзоне формирования южнотаежных растительных комплексов (Колесников, Смолоногов, Зубарева, 1973). По климатическому районированию — входит в атлантико-континентальную лесную область умеренного пояса (Алисов, 1956). Западный макросклон Среднего Урала, несмотря на небольшие абсолютные высоты, в большей степени подвержен действию западных воздушных масс, что вызывает здесь увеличение количества выпадающих осадков. Восточные же предгорья Среднего Урала, находясь в барьерной тени Уральского хребта, характеризуются большей сухостью. В целом климат здесь оценивается как умеренно-континентальный.

Для общей характеристики климатического фона территории в период исследований (1974–1979 гг.) использованы данные метеорологической станции «Висим» (314 м над у. м.), расположенной в 20 км от заповедника.

Для изучения фитолимата лесных сообществ, формирующихся на основных типах ландшафтных структур, были заложены пробные площади (ПП) в трех типах лесорастительных условий, представляющих экологический ряд от автоморфных (верхняя треть склона) — тип леса пихто-ельник папоротниково-высокотравный (П. — Е. п. втр., ПП-11), к трансэлювиальным (средняя и нижняя треть склона) — тип леса ельник крупнопоротниковый (Е. крп, ПП-13) и трансаккумулятивным (подножье склона) — тип леса кедро-ельник хвощово-мшистый (К. — Е. хв. мш., ПП-15). Лесные сообщества характеризуют коренную стадию развития темнохвойных лесов.

На каждой ПП был оборудован пункт микроклиматических наблюдений и учтены методические рекомендации (Сапожникова, 1950; Молчанов, 1952, 1961; Таранков, 1974; Клинецов, 1969). Освещенность под пологом древостоев на высоте 1 м от поверхности почвы измерялась с помощью люксметра Ю-16 в период с 10 по 30 июля. Наблюдения за дневным ходом освещенности велись ежечасно в пределах ПП и на открытом месте (поляне). Для оценки степени поглощения древесным ярусом солнечной радиации при разных типах погоды (состояний облачности) проведены разовые (с 13–00 до 14–00 часов) измерения освещенности. Замеры проводили через каждые 5 метров люкс-

метром по трем визирным линиям на каждой ПП, что составило по 75 измерений. Регистрация суточного хода температуры воздуха проводилась термографом, влажности воздуха — гигрографом, установленными на 0,2 м над поверхностью почвы. На этой же высоте были установлены срочные, максимальные и минимальные термометры.

Влажность воздуха контролировали с помощью аспирационного психрометра. Температура поверхности почвы и почвы на глубине 3–5, 10, 15 и 20 см измеряли с помощью термометров Савинова и транзисторного электротермометра ТЕТ-2 в генетических горизонтах почв до глубины 20–30 см.

Влажность почвы определяли термовесовым методом. Измерение окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) осуществляли полевым милливольтметром ППМ-03М1 при помощи установленных (до глубины 30 см) в генетических горизонтах почв платинированных электродов и электрода сравнения (Зырин, Орлов, 1964). Для оценки варьирования показателей важности и ОВП почвы определения проводили в трехкратной повторности.

Полученные данные хода показателей микроклиматического режима воздуха и почвы систематизированы по срокам наблюдения, декадам, месяцам и вегетационному периоду.

## МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ВЕГЕТАЦИОННЫХ ПЕРИОДОВ

Обобщенные данные по средней суточной температуре и осадкам метеорологической станции «Висим» приведены в табл. 1 и 2. Так, в вегетационный период 1974 года (май–сентябрь) количество атмосферных осадков было на 21 % ниже многолетних средних значений, а по теплообеспеченности — несколько выше многолетних средних значений (табл. 1, 2). Значительное повышение температуры (более чем на 40 % от многолетних средних значений) отмечалось в первых декадах мая, а также в I и III декадах июля, а похолодание — в III декадах мая и августа.

Вегетационный период 1975 года из всех лет наблюдений был самым засушливым (табл. 1). Количество атмосферных осадков в июне и июле было почти на 50 %, а в целом за период с III декады мая по август на 30 % меньше многолетних средних значений (табл. 1). По количеству тепла вегетационный период был близок к средним многолетним показателям. Однако, несмотря на малое количество осадков в период с I декады июля по II декаду августа температура воздуха была на 1,0–1,5° ниже средней многолетней нормы.

Вегетационный период 1976 года по характеру временного распределения тепло- и влагообеспеченности оказался самым близким к средним многолетним значениям. При этом отклонение

от многолетних средних значений сумм осадков за период с III декады мая по август составило около 10%. Наиболее холодными были I и II декады июля, хотя в целом за вегетационный период сумма средних суточных температур была на 4° выше многолетних средних значений (табл. 2).

Вегетационный период 1977 года характеризовался недостаточным количеством атмосферных осадков (табл. 1), но по теплообеспеченности оказался самым теплым. Значительное повышение температуры (более чем на 40% от многолетних сред-

них значений) отмечалось во II и III декадах мая, а похолодание — в III декадах августа и сентября.

Из всех лет наблюдений вегетационный период 1979 года был самым холодным с повышенным количеством атмосферных осадков и неустойчивой погодой (табл. 1, 2). Несмотря на общее превышение атмосферных осадков с мая по сентябрь, с конца мая до II декады июля их было на 52% ниже многолетних средних значений. Наиболее холодным был июнь, когда температура воздуха была почти на 40% ниже средней многолетней нормы.

Таблица 1

**Динамика атмосферных осадков за вегетационные периоды 1974–1979 гг.  
(по данным метеорологической станции «Висим»)**

| Месяц                                | Декада | Количество осадков, мм |      |      |      |       |                     |
|--------------------------------------|--------|------------------------|------|------|------|-------|---------------------|
|                                      |        | 1974                   | 1975 | 1976 | 1977 | 1979  | Среднее многолетнее |
| Май                                  | 1      | 0,0                    | 0,8  | 2,7  | 14,2 | 0,0   | 12,0                |
|                                      | 2      | 10,5                   | 1,9  | 14,6 | 8,2  | 10,2  | 18,0                |
|                                      | 3      | 37,7                   | 33,4 | 15,6 | 26,4 | 38,1  | 22,0                |
| Июнь                                 | 1      | 7,6                    | 12,5 | 34,9 | 20,2 | 14,6  | 23,0                |
|                                      | 2      | 18,3                   | 3,1  | 2,3  | 49,2 | 8,3   | 25,0                |
|                                      | 3      | 36,6                   | 14,6 | 21,4 | 9,5  | 24,9  | 26,0                |
| Июль                                 | 1      | 61,4                   | 9,4  | 55,5 | 9,6  | 5,8   | 28,0                |
|                                      | 2      | 3,5                    | 17,4 | 40,0 | 8,6  | 32,3  | 30,0                |
|                                      | 3      | 22,8                   | 11,4 | 0,2  | 19,9 | 102,6 | 30,0                |
| Август                               | 1      | 9,4                    | 7,6  | 14,8 | 9,9  | 24,7  | 29,0                |
|                                      | 2      | 6,0                    | 69,9 | 55,3 | 20,9 | 34,6  | 26,0                |
|                                      | 3      | 17,0                   | 20,0 | 7,9  | 42,9 | 12,0  | 23,0                |
| Сентябрь                             | 1      | 2,2                    | 7,4  | 1,0  | 2,4  | 13,7  | 20,0                |
|                                      | 2      | 0,0                    | 12,6 | 9,0  | 18,5 | 12,5  | 17,0                |
|                                      | 3      | 0,8                    | 15,2 | 20,9 | 17,9 | 28,8  | 14,0                |
| Сумма средних суточных за май-август |        | 231                    | 202  | 265  | 239  | 308   | 292                 |

Проведенный анализ метеорологических условий в годы наблюдений показал, что климатические особенности вегетационных периодов, кроме 1979 г., характеризовались пониженным количеством осадков за период май-август при температуре, близкой или несколько превышающей многолетние средние показатели. Сопоставляя метеорологические показатели за 1974–1979 гг., приведенные в таблице 1, видно, что вегетационные периоды наблюдений различаются между собой не только по сумме осадков и сумме положительных температур, но и довольно значительно по распределению их во времени (по декадам, месяцам). Отметим, что по результатам сравнительного анализа данных метеостанций западных

и восточных предгорий (Кузино, Староуткинск, Висим, Невьянск и Нижний Тагил), выполненного В. Г. Турковым и Н. Н. Шевелевым (1981), показано, что формирование мезоклимата водораздельного кряжа Среднего Урала во многом определяется различиями трансформаций воздушных масс Атлантики. При этом, несмотря на некоторые различия количественных значений режима температуры и осадков по отдельным месяцам и вегетационному периоду, их динамика достаточна синхронна. Поэтому данные температуры и осадков метеорологической станции «Висим» для решения вопросов факторной экологии при изучении региональной биоты можно считать репрезентативными.

Таблица 2

**Динамика температуры воздуха за вегетационные периоды 1974–1979 гг.  
(по данным метеорологической станции «Висим»)**

| Месяц               | Декада | Средние декадные температуры, °С |      |      |      |      |                     |
|---------------------|--------|----------------------------------|------|------|------|------|---------------------|
|                     |        | 1974                             | 1975 | 1976 | 1977 | 1979 | Среднее многолетнее |
| Май                 | 1      | 11,7                             | 9,0  | 9,2  | 5,6  | 11,5 | 6,5                 |
|                     | 2      | 10,0                             | 9,9  | 11,5 | 14,9 | 10,7 | 8,6                 |
|                     | 3      | 7,1                              | 10,1 | 7,8  | 14,7 | 10,3 | 10,6                |
| Июнь                | 1      | 12,4                             | 13,5 | 14,8 | 19,1 | 6,2  | 12,7                |
|                     | 2      | 11,4                             | 14,2 | 16,8 | 14,9 | 12,8 | 14,3                |
|                     | 3      | 16,9                             | 15,5 | 16,6 | 14,0 | 9,7  | 15,7                |
| Июль                | 1      | 20,5                             | 18,2 | 14,7 | 16,0 | 16,3 | 16,6                |
|                     | 2      | 16,3                             | 15,5 | 12,2 | 18,6 | 17,4 | 16,8                |
|                     | 3      | 18,7                             | 15,7 | 16,9 | 17,5 | 16,8 | 16,5                |
| Август              | 1      | 14,4                             | 14,2 | 17,2 | 18,1 | 16,0 | 15,5                |
|                     | 2      | 16,0                             | 10,8 | 14,7 | 10,4 | 10,8 | 13,9                |
|                     | 3      | 8,0                              | 12,9 | 12,8 | 9,9  | 14,8 | 12,2                |
| Сентябрь            | 1      | 10,9                             | 12,2 | 12,9 | 14,3 | 8,0  | 10,1                |
|                     | 2      | 9,3                              | 12,2 | 8,8  | 10,8 | 10,7 | 7,9                 |
|                     | 3      | 10,0                             | 8,6  | 1,5  | 0,4  | 8,1  | 5,7                 |
| Сумма за май-август |        | 1670                             | 1632 | 1690 | 1770 | 1566 | 1639                |

### СВЕТОВОЙ РЕЖИМ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА

Известно, что количество и состав поступающей солнечной энергии на деятельную поверхность непостоянны, что обусловлено неодинаковым соотношением прямой и рассеянной радиации в потоке солнечных лучей при разной высоте стояния солнца (Алексеев, 1967, 1975).

Результаты данных освещенности под пологом древостоев при разных типах погоды (по состоянию облачности) приведены в таблице 3. Существенные различия между типами леса получены при анализе соотношений освещенности под пологом древостоев с освещенностью на открытом месте (поляне) при разных типах погоды. При этом наибольшее количество солнечной радиации поступает под полог древостоя П-Е п. втр., несколько меньшее — в К-Е хв. мш., а наименьшее — в Е крп., что обусловлено различиями полноты и сомкнутости крон древостоя (Горячев, 1991; 1999). В ясные

дни с редкими облаками и пасмурные с высокой облачностью относительные показатели освещенности под пологом древостоя примерно одинаковы (табл. 3, цифры в скобках), т.е. древесный ярус поглощает примерно одинаковое количество радиации. В пасмурный день со сплошной низкой облачностью этот показатель (% от открытого места) увеличивается примерно в два раза. При этом различия по типам леса сохраняются в этих же отношениях. Таким образом, древесный полог в этих лесах поглощает от 64 до 84% (в зависимости от типа погоды, состояния облачности) поступающей радиации. Несомненно, что отмеченные различия между типами леса в поступлении прямой и рассеянной радиации и соответственно физиологически активной радиации при разных типах погоды оказывают влияние как в сезонной, так и в многолетней динамике на структуру и состав напочвенного покрова и режим микроклиматических условий приземного слоя воздуха и почвы.

Таблица 3

**Освещенность (тыс. лк.) под пологом древостоя по типам леса при различных типах погоды  
(в скобках — % от освещенности на поляне)**

| Тип леса    | Тип погоды                |                                  |   |
|-------------|---------------------------|----------------------------------|---|
|             | Ясная, с редкими облаками | Пасмурная, с высокой облачностью | Пасмурная, со сплошной низкой облачностью |
| П-Е п. втр. | 4,91 (22)                 | 2,61 (18)                        | 1,61 (44)                                 |
| Е крп.      | 2,71 (12)                 | 1,42 (10)                        | 0,78 (21)                                 |
| К-Е хв. мш. | 4,52 (20)                 | 2,2 (15)                         | 1,58 (43)                                 |

### ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОЗДУХА ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА

О температурном режиме приземного слоя воздуха под пологом древостоев типов леса в вегетационные периоды наблюдений можно судить по результатам, представленным в табл.3. Сопоставление данных, приведенных в таблице, показало, что различия между типами леса по средним декадным температурам за период с III декады мая по сентябрь чаще не превышали 0,5 °С, хотя в отдельные декады летних месяцев они были несколько выше 1,0°. При этом более высокая декадная температура воздуха в отдельные периоды может быть в любом из изученных типов леса, что обусловлено температурными инверсиями (Зубарева, Горячев, 1981; Шевелев, Турков, 1981). Рассмотрение обобщенных по типам леса за 1974–1979 гг. средних декадных температур показало, что наибольшее снижение температуры (по сравнению с многолетними средними значениями по метеостанции «Висим») отмечалось с III декады июня по III декаду августа и состави-

ло от 2 до 5 градусов. Сравнение средних декадных температур на пробных площадях с соответствующими данными метеорологической станции «Висим» показало, что температура воздуха в лесу в основном на 2–3 градуса ниже на протяжении всего вегетационного периода (рис. 1). Результаты корреляционного анализа показали, что между температурой воздуха под пологом леса и на метеостанции обнаруживается высокая связь, составляющая более 0,98. При помощи регрессионного анализа были получены уравнения линейной регрессии, позволяющие вычислить среднюю суточную температуру (Т) под пологом типов леса по величине аналогичной температуры (Х) на метеостанции «Висим», основные параметры которых приведены в таблице 4. Заметим, что точность определения искомой температуры значительно превышает 5% уровень значимости. Выявленные зависимости могут быть использованы для реконструкции температурных условий в основных георастительных комплексах с целью оценки их влияния на компоненты биоты горной части Среднего Урала.

Таблица 4

#### Параметры уравнения связи между средней суточной температурой (Т) под пологом типов леса и аналогичной температурой (Х) на метеостанции «Висим»

| Тип леса    | Уравнение регрессии          | Коэффициент множественной корреляции, R <sup>2</sup> |
|-------------|------------------------------|--|
| П-Е п. втр. | $T = X * 0.92766 - 1.38722$  | 0.977  |
| Е крп.      | $T = X * 0.909106 - 1.27712$ | 0.987  |
| К-Е хв. мш  | $T = X * 0.908121 - 1.28271$ | 0.980  |

Одним из показателей, позволяющим судить об изменчивости температурного режима, связанного с периодически меняющимися радиационными

условиями дня и ночи, служит амплитуда температуры (табл. 5, 6).

Таблица 5

#### Динамика декадных средних суточных температур воздуха под пологом древесного яруса изученных типов леса в вегетационные периоды 1974–1979 гг.

| Год     | № ПП | Месяц, декада |      |      |      |      |      |      |      |      |        |      |      | Среднее за май-сентябрь |          |  |  |
|---------|------|---------------|------|------|------|------|------|------|------|------|--------|------|------|-------------------------|----------|--|--|
|         |      | Май           |      |      | Июнь |      |      | Июль |      |      | Август |      |      |                         | Сентябрь |  |  |
|         |      | III           | I    | II   | III  | I    | II   | III  | I    | II   | III    | I    | II   |                         | III      |  |  |
| 1974    | 11   | 4,8           | 9,4  | 8,4  | 15,4 | 17,5 | 14,9 | 17,4 | 12,6 | 12,9 | 6,3    | 8,6  | 7,7  | 9,3                     | 11,3     |  |  |
|         | 13   | 4,8           | 10,9 | 8,5  | 14,7 | 17,1 | 15,2 | 16,3 | 13,0 | 13,8 | 6,0    | 8,9  | 7,9  | 8,0                     | 11,4     |  |  |
|         | 15   | 5,2           | 11,5 | 9,2  | 14,5 | 17,3 | 14,3 | 15,7 | 12,2 | 12,7 | 5,9    | 8,8  | 7,3  | 10,9                    | 11,2     |  |  |
| 1975    | 11   | 9,0           | 11,0 | 11,5 | 12,6 | 14,8 | 13,3 | 12,8 | 11,2 | 8,5  | 10,8   | 9,4  | 9,6  | 5,9                     | 11,2     |  |  |
|         | 13   | 9,1           | 10,7 | 11,3 | 12,3 | 14,4 | 12,8 | 11,5 | 11,0 | 8,9  | 9,5    | 10,1 | 10,3 | 5,7                     | 11,0     |  |  |
|         | 15   | 8,1           | 11,2 | 11,7 | 12,8 | 15,0 | 13,2 | 13,1 | 12,4 | 7,7  | 7,8    | 9,5  | 9,5  | 6,0                     | 11,0     |  |  |
| 1976    | 11   | 5,7           | 12,7 | 13,1 | 11,3 | 11,0 | 9,1  | 15,1 | 13,2 | 12,0 | 9,7    | 9,5  | 3,6  | -0,6                    | 10,6     |  |  |
|         | 13   | 6,5           | 12,3 | 12,4 | 11,8 | 12,0 | 10,6 | 14,2 | 13,2 | 12,6 | 10,3   | 9,7  | 6,0  | -0,8                    | 10,9     |  |  |
|         | 15   | 5,1           | 12,9 | 13,5 | 14,4 | 12,7 | 10,4 | 14,4 | 14,0 | 11,3 | 10,1   | 9,9  | 5,6  | -0,5                    | 11,1     |  |  |
| 1977    | 11   | 12,6          | 15,6 | 12,9 | 11,9 | 14,5 | 15,1 | 15,9 | 13,5 | 8,4  | 8,6    | 10,7 | 7,7  | 1,1                     | 11,4     |  |  |
|         | 13   | 10,3          | 15,1 | 11,6 | 12,0 | 14,4 | 15,2 | 14,7 | 14,1 | 7,8  | 8,3    | 11,0 | 9,0  | 1,0                     | 11,1     |  |  |
|         | 15   | 10,8          | 14,7 | 11,7 | 12,3 | 14,3 | 14,0 | 15,0 | 12,9 | 7,9  | 9,5    | 10,6 | 8,0  | 0,8                     | 10,9     |  |  |
| 1979    | 11   | 8,7           | 4,6  | 10,3 | 8,0  | 15,1 | 15,9 | 16,2 | 14,1 | 9,8  | 12,7   | 6,5  | 9,6  | 6,6                     | 10,7     |  |  |
|         | 13   | 8,2           | 4,3  | 9,6  | 7,3  | 14,5 | 15,2 | 15,1 | 14,0 | 9,3  | 12,1   | 6,3  | 9,1  | 6,0                     | 10,1     |  |  |
|         | 15   | 7,4           | 3,8  | 9,2  | 7,0  | 14,1 | 15,1 | 14,8 | 13,8 | 9,3  | 12,3   | 6,1  | 8,2  | 6,9                     | 9,8      |  |  |
| Среднее |      | 7,8           | 10,7 | 11,0 | 11,9 | 14,6 | 13,6 | 14,8 | 13,0 | 10,2 | 9,3    | 9,0  | 7,9  | 4,4                     |          |  |  |

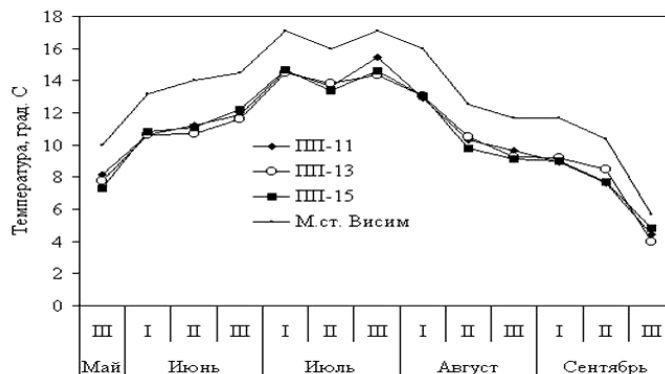
Таблица 6

**Динамика амплитуд средних декадных температур воздуха под пологом древесного яруса  
изученных типов леса в вегетационные периоды 1974–1979 гг.**

| Год     | № ПП | Месяц, декада |      |      |      |      |      |      |      |      |        |      |      |          |      | Среднее<br>за май-<br>сентябрь |  |
|---------|------|---------------|------|------|------|------|------|------|------|------|--------|------|------|----------|------|--------------------------------|--|
|         |      | Май           |      |      | Июнь |      |      | Июль |      |      | Август |      |      | Сентябрь |      |                                |  |
|         |      | III           | I    | II   | III  | I    | II   | III  | I    | II   | III    | I    | II   | III      |      |                                |  |
| 1974    | 11   | 7,9           | 9,3  | 8,2  | 9,0  | 10,7 | 10,7 | 11,9 | 8,1  | 7,4  | 6,0    | 7,9  | 7,5  | 6,9      | 8,7  |                                |  |
|         | 13   | 10,1          | 11,3 | 9,0  | 12,0 | 11,2 | 13,0 | 10,2 | 10,2 | 10,1 | 8,0    | 9,7  | 11,1 | 8,8      | 10,5 |                                |  |
|         | 15   | 10,0          | 1,2  | 9,8  | 10,8 | 12,0 | 14,5 | 15,3 | 11,9 | 11,2 | 7,7    | 9,8  | 11,6 | 10,0     | 11,3 |                                |  |
| 1975    | 11   | 8,9           | 12,7 | 12,0 | 12,7 | 11,5 | 10,0 | 9,2  | 10,6 | 7,0  | 9,1    | 7,1  | 7,3  | 5,5      | 9,8  |                                |  |
|         | 13   | 8,4           | 14,3 | 14,4 | 17,1 | 17,0 | 12,9 | 9,0  | 10,9 | 6,6  | 9,2    | 7,9  | 9,2  | 6,4      | 11,4 |                                |  |
|         | 15   | 9,9           | 17,0 | 15,1 | 15,5 | 15,4 | 12,0 | 11,8 | 12,5 | 7,2  | 10,3   | 10,0 | 11,2 | 7,4      | 12,3 |                                |  |
| 1976    | 11   | 11,6          | 12,4 | 9,9  | 9,9  | 7,1  | 5,7  | 8,0  | 7,6  | 6,1  | 5,9    | 8,0  | 5,5  | 4,7      | 8,1  |                                |  |
|         | 13   | 11,0          | 12,5 | 11,3 | 10,5 | 6,5  | 5,6  | 9,2  | 8,9  | 6,5  | 5,9    | 10,4 | 5,8  | 4,6      | 8,7  |                                |  |
|         | 15   | 12,8          | 15,3 | 14,0 | 12,0 | 6,7  | 6,5  | 10,6 | 10,3 | 7,9  | 6,5    | 12,9 | 6,4  | 4,0      | 10,2 |                                |  |
| 1977    | 11   | 8,2           | 11,1 | 9,0  | 8,1  | 9,0  | 10,3 | 9,7  | 9,2  | 6,8  | 5,8    | 7,6  | 6,4  | 9,6      | 8,5  |                                |  |
|         | 13   | 8,7           | 11,6 | 8,1  | 8,6  | 9,0  | 10,4 | 9,9  | 9,7  | 6,9  | 4,6    | 8,5  | 6,9  | 10,5     | 8,7  |                                |  |
|         | 15   | 10,7          | 14,5 | 9,7  | 10,8 | 11,3 | 12,6 | 11,6 | 12,9 | 7,9  | 5,4    | 11,0 | 8,0  | 12,4     | 10,7 |                                |  |
| 1979    | 11   | 11,2          | 8,1  | 7,1  | 6,9  | 8,5  | 9,1  | 6,7  | 6,5  | 6,4  | 7,3    | 8,1  | 6,8  | 9,1      | 7,8  |                                |  |
|         | 13   | 12,5          | 8,7  | 7,9  | 7,6  | 8,7  | 9,3  | 7,1  | 6,5  | 6,5  | 7,7    | 8,8  | 7,6  | 9,3      | 8,3  |                                |  |
|         | 15   | 14,6          | 10,1 | 9,8  | 9,9  | 11,8 | 12,7 | 10,2 | 7,6  | 7,9  | 10,3   | 10,8 | 10,6 | 11,9     | 10,6 |                                |  |
| Среднее |      | 10,4          | 11,3 | 10,4 | 10,8 | 10,4 | 10,4 | 10,0 | 9,6  | 7,5  | 7,3    | 9,2  | 8,1  | 8,1      |      |                                |  |

Анализ данных таблицы показал, что наименьшие амплитуды температуры воздуха имеет П-Е п. втр., а наибольшие — К-Е хв. мш. как отдельно по вегетационным периодам, так и в среднем за 5 лет. Е крп. по этому показателю занимает промежуточное положение. Различия по типам леса в отдельные декады составили от 0,8 до 3,2 градусов, а в среднем за период с III декады мая по сентябрь — от 2,1 до 2,6 градуса. Наибольшие значения декадных амплитуд температуры наблюдались в июне и июле, что, несомненно, обусловлено запаздыванием прогревания почвы под пологом леса по сравнению с прогреванием воздуха на открытых участках в эти месяцы. Различия по типам леса обусловлены различиями в выхолаживании в вечерние часы и прогревания в утренние. При пасмурной погоде эти различия сглаживаются.

Сравнение сумм ( $\Sigma$ ) средних суточных и сумм температур активных (сумма температур за дни, когда средние суточные выше 10 градусов) за периоды различной продолжительности (табл. 7) позволяет отметить, что  $\Sigma t$  акт. составляет от  $\Sigma t$  ср. сут. от 76 до 93% (в среднем 86%). Наибольшее отставание  $\Sigma t$  акт. от  $\Sigma t$  ср. сут. за период с III декады мая по I декаду июля наблюдалось в вегетационном периоде 1979 года. Сопоставление  $\Sigma t$  ср. сут. за период с III декады мая по август с соответствующими данными по метеостанции «Висим» показало, что количество поступающего тепла под полог древостоев составляет в среднем 81% (крайние значения 78 и 84%), т.е. древесный ярус сообществ на 16–22% снижает количество тепла, поступающего на поверхность почвенного покрова. Доля активных температур исследуемых типов леса, когда сумма средних суточных превышает 10 градусов, составляет 76–89% от общей суммы средних суточных температур.



**Рис. 1.** Динамика средней суточной температуры под пологом типов леса и метеорологической станции «Висим», обобщенной за 1974–1979 годы



Таблица 7

**Соотношение сумм средних суточных и активных температур воздуха  
в вегетационные периоды 1974–1979 гг.**

| Год  | № ПП | Период, метеорологический показатель |  |  |                               |
|------|------|--------------------------------------|--|--|-------------------------------|
|      |      | III декада мая – август              |  |  |                               |
|      |      | Сумма t средних суточных             | % от суммы t средних суточных м. ст. Висим | Сумма t активных (средние сут. t > 10°C) | % от суммы t средних суточных |
| 1974 | 11   | 1184                                 | 81   | 1030                                     | 87                            |
|      | 13   | 1212                                 | 83   | 1006                                     | 83                            |
|      | 15   | 1180                                 | 81   | 944                                      | 80                            |
| 1975 | 11   | 1188                                 | 81   | 1004                                     | 85                            |
|      | 13   | 1145                                 | 78   | 925                                      | 81                            |
|      | 15   | 1160                                 | 79   | 896                                      | 76                            |
| 1976 | 11   | 1187                                 | 82   | 1046                                     | 88                            |
|      | 13   | 1216                                 | 84   | 1079                                     | 89                            |
|      | 15   | 1179                                 | 81   | 1047                                     | 89                            |
| 1977 | 11   | 1302                                 | 82   | 1073                                     | 82                            |
|      | 13   | 1239                                 | 78   | 1025                                     | 83                            |
|      | 15   | 1279                                 | 81   | 1059                                     | 83                            |
| 1979 | 11   | 1189                                 | 87   | 912                                      | 77                            |
|      | 13   | 1116                                 | 82   | 871                                      | 78                            |
|      | 15   | 1068                                 | 78   | 878                                      | 82                            |

Таблица 8

**Динамика относительной влажности воздуха под пологом древесного яруса по типам леса  
в вегетационные периоды 1974–1979 гг.**

| Год  | № ПП | Месяц, декада |      |    |     |      |    |     |        |    |     |          |    | Среднее за май-сентябрь |     |
|------|------|---------------|------|----|-----|------|----|-----|--------|----|-----|----------|----|-------------------------|-----|
|      |      | Май           | Июнь |    |     | Июль |    |     | Август |    |     | Сентябрь |    |                         |     |
|      |      | III           | I    | II | III | I    | II | III | I      | II | III | I        | II |                         | III |
| 1974 | 11   | 82            | 76   | 80 | 86  | 83   | 71 | 79  | 85     | 80 | 81  | 72       | 70 | 78                      | 73  |
|      | 13   | 81            | 74   | 78 | 80  | 76   | 68 | 74  | 79     | 77 | 76  | 72       | 71 | 68                      | 70  |
|      | 15   | 85            | 86   | 83 | 86  | 86   | 79 | 82  | 86     | 89 | 85  | 82       | 82 | 79                      | 81  |
| 1975 | 11   | 77            | 80   | 72 | 67  | 74   | 71 | 76  | 70     | 91 | 87  | 83       | 75 | 79                      | 79  |
|      | 13   | 75            | 70   | 79 | 80  | 87   | 84 | 84  | 76     | 92 | 96  | 91       | 88 | 84                      | 87  |
|      | 15   | 90            | 79   | 84 | 85  | 84   | 89 | 81  | 70     | 91 | 93  | 85       | 87 | 85                      | 85  |
| 1976 | 11   | 70            | 74   | 73 | 84  | 94   | 89 | 89  | 92     | 94 | 89  | 90       | 93 | 89                      | 90  |
|      | 13   | 67            | 76   | 78 | 86  | 92   | 94 | 91  | 92     | 96 | 86  | 96       | 85 | 92                      | 91  |
|      | 15   | 78            | 85   | 86 | 84  | 93   | 96 | 95  | 96     | 98 | 91  | 92       | 91 | 93                      | 92  |
| 1977 | 11   | 71            | 74   | 83 | 86  | 80   | 85 | 83  | 77     | 82 | 87  | 86       | 81 | 67                      | 80  |
|      | 13   | 75            | 81   | 90 | 90  | 89   | 88 | 96  | 88     | 90 | 94  | 90       | 89 | 70                      | 87  |
|      | 15   | 83            | 87   | 89 | 88  | 89   | 86 | 89  | 87     | 94 | 92  | 90       | 89 | 77                      | 88  |
| 1979 | 11   | 80            | 78   | 80 | 85  | 86   | 91 | 89  | 92     | 95 | 90  | 64       | 72 | 76                      | 83  |
|      | 13   | 82            | 84   | 81 | 86  | 88   | 92 | 93  | 96     | 96 | 96  | 70       | 75 | 80                      | 86  |
|      | 15   | 90            | 88   | 86 | 90  | 92   | 95 | 97  | 96     | 98 | 98  | 78       | 86 | 88                      | 91  |

Как известно, атмосферное увлажнение в природно-климатических условиях Среднего Урала благоприятствует развитию темнохвойных лесов, перехватывающих своим пологом до 60% атмосферных осадков (Молчанов, 1961; Шевелев, 1977). Обобщенные по декадам средние значения относительной влажности воздуха по типам леса в годы наблюдений приведены в табл. 8. Несмотря на особенности вегетационных периодов по режиму влажности воздуха,

различия по типам леса в годы наблюдений оказались невысокими. Влажность под пологом типов леса изменялась от 68 до 99%. Однако, чаще влажность воздуха составляла 77–89%. Определенную роль достаточно высокой влажности воздуха играют, вероятно, и горизонтальные осадки (осадки облачных туманов и роса), доля которых здесь достигает 25% от общего водного баланса (Шевелев, 1981).

## ОСОБЕННОСТИ РЕЖИМА ПОЧВЕННОЙ СРЕДЫ

Известно, что задержание древесным ярусом части поступающего тепла и осадков существенно влияет на гидротермический режим почв. Кроме того, гидротермический режим почв зависит от их механического состава, физических и химических свойств, а в горных районах — и от положения в рельефе, экспозиции склона, что влияет на ход и направленность ряда почвенных процессов в сезонной и многолетней динамике (Молчанов, 1962; Димо, 1968; Роде, 1973).

В настоящей работе ограничимся приведением данных температуры на поверхности почвы и на глубине 5, 10, 15 и 20 см, т.е. в подстилке (A0), гумусовом (A1), переходном (A1B1) и иллювиальном (B1) горизонтах, где сосредоточена основная масса корней древесных и травянистых растений, только в ельнике высокотравно-папоротниковом (Зубарева, Сумароков, 1975; Зубарева, Горячев, 1981). Прогревание почвы в течение вегетационного периода синхронно изменяется с температурой почвы на ее поверхности, однако амплитуда колебаний температуры значительно меньше и снижается с глуби-

ной (рис. 2). Максимальное прогревание почвы под пологом древостоя отмечается с конца июля по первую половину августа, что связано с запаздыванием ее нагревания по сравнению с приземным слоем воздуха, где максимальное прогревание отмечается в июле. Абсолютные показатели температуры на поверхности почвы и внутри профиля с глубиной снижаются на протяжении почти всего вегетационного периода, но в конце августа часто выхолаживание нижних слоев почвы происходило позднее, и тогда температура в них была больше, чем в выше лежащих слоях. Наибольшее прогревание почвы отмечалось в 1974 году, а наименьшее — в 1979 г. Из приведенных данных видно, что в период от 1974 к 1979 году отмечается общая тенденция снижения температуры почвы. Особенностью прогревания почвы в 1979 г. являлось то, что до середины июня температура на глубине 10 см составляла 1,5–3,5 градусов, а на глубине 15 и 20 см была ниже 1,0 градуса и даже отрицательная (-0,9–0,3 градуса) до 25 мая. Отметим, что температура почвы в типах леса средней и нижней частей склона была в соответствующие сроки на 1,5–3 градуса ниже.

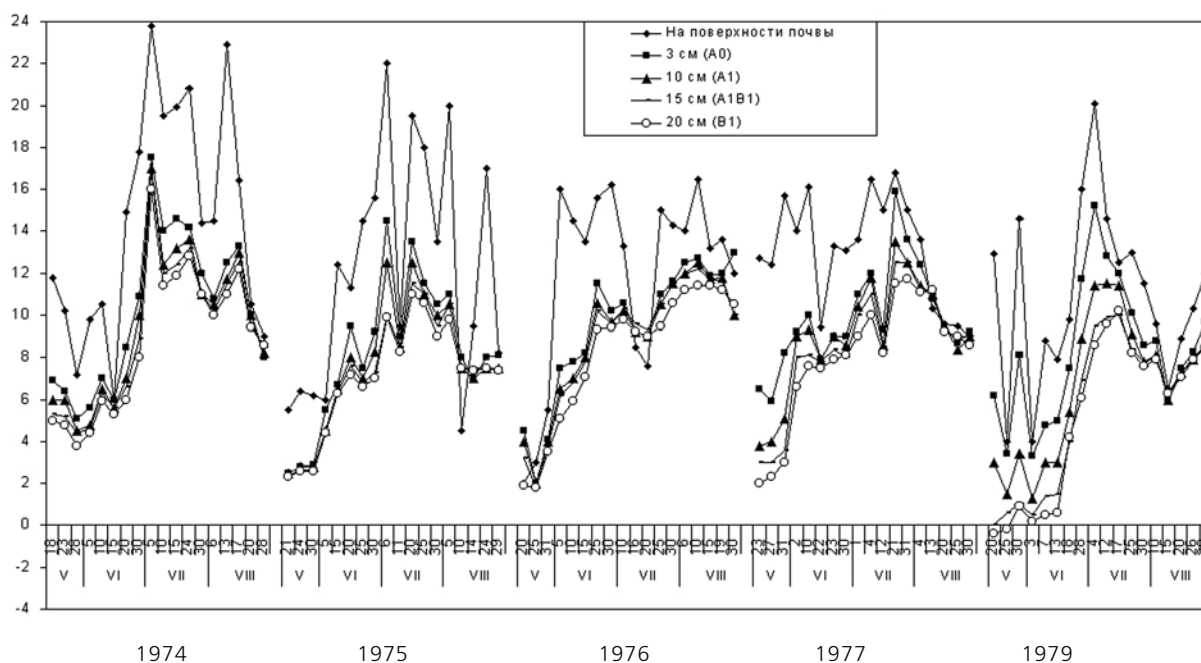


Рис. 2. Динамика температуры на поверхности почвы и до глубины 20 см в ельнике высокотравно-папоротниковом в годы наблюдений

Одним из основных показателей водного режима почв является сезонная динамика запасов влаги (Молчанов, 1961). Изменение запасов влаги в 60-ти см слое почвы под пологом древостоев в вегетационные периоды 1974–1979 гг. представлено на рис. 3, из которого видны различия этого показателя в разных типах леса в годы наблюдений. Известно, что особенности расхода и насыщения влагой

60-ти см слоя почв определяются не только сомкнутостью крон деревьев, но и водно-физическими свойствами почв (Зубарева, Горячев, Кузнецова, 1979). Наименьшими запасами влаги характеризуются почвы верхней части склона в П-Е п. втр., где наблюдается и наименьшая флюктуация по годам. Высокая инфильтрационная способность почв в этом типе леса обусловлена небольшой их объем-

ной массой, высоким содержанием воздуха (табл. 9) и большей скелетностью ее горизонтов (Зубарева и др., 1976). Своеобразен водный режим почвы в Е крп., в иллювиальных горизонтах почвенного профиля которого отмечаются признаки оглеения и наличие верховодки в периоды с нормальным и повышенным количеством осадков. В иллювиальных горизонтах при значительной их скелетности, большой объемной массе и малом содержании воздуха (табл. 9) преобладают фракции илестых частиц (Зубарева и др., 1976). Это обусловлено положением фитоценозов Е крп. в транзитной (транс-элювиальной) части ландшафта. При этом внутрипочвенный сток здесь отчасти сдерживается подпором влаги, скапливающейся в почвах еще менее дренированной подошвы склона. Слабая водопроницаемость иллювиальных горизонтов значительно замедляет вертикальную фильтрацию почвенных растворов, поэтому сток идет в основном по горизонту А1В1. Можно предположить, что слабая водопроницаемость горизонтов Вg и В1 обусловлена не только большими величинами объемной и удельной массы, но и заземленным воздухом, скапливающимся в порах иллювиальных горизонтов (Васильев, 1950). Пониженная водопроницаемость этих почв способствует появ-

лению верховодки, что особенно выражено после обильных дождей и весной. Режим влажности почв в К-Е хв. мш. во многом определяется увлажненностью почв на выше расположенных участках благодаря наличию бокового стока. Неустойчивость влагозапасов в 60-ти см слое почвы объясняется большой пористостью почвы при невысоких значениях объемной массы (табл. 9). Влагозапасы 60-ти см слоя почвы в К-Е хв. мш. превышали влагозапасы почв лесных сообществ, расположенных на склоновых элементах рельефа, в 3–4 раза в сырые и в 1,5–2,5 раза в нормальные по увлажнению вегетационные периоды и почти сближались с ними в сухие периоды (1975 год). Однако, редкая повторяемость засух в этом районе дает основание считать, что К-Е хв. мш. выполняет большую водорегулирующую роль. Отметим, что запасы влаги в 30-ти см слое почвы, где расположена основная масса корней растений, в 2–2,5 раза меньше (в зависимости от типа леса), чем в 60 см слое почвы. Из рисунка видно, что от 1974 года к 1979 отмечается общая тенденция увеличения запасов влаги в почве, которая особенно четко прослеживается в трансаккумулятивном ландшафте (К-Е хв. мш.), что свидетельствует о большой влагоемкости этих почв.

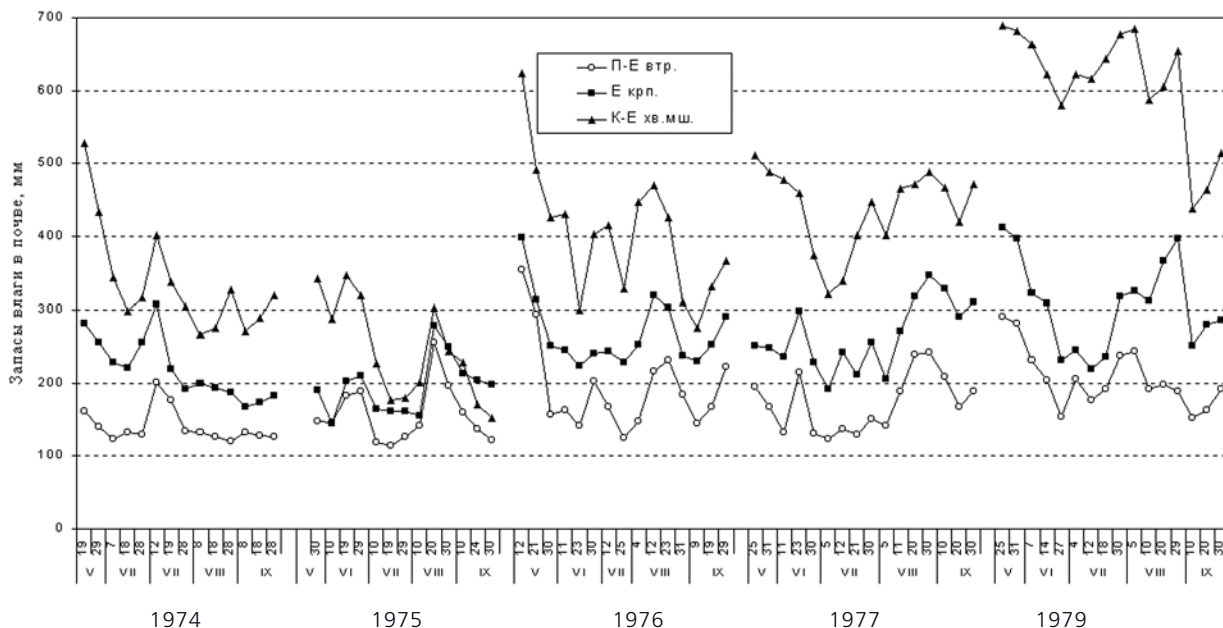


Рис. 3. Динамика запасов влаги в 60 см слое почвы по типам леса в годы наблюдений

Таблица 9

Физические свойства почв в изученных типах леса (n = 3)

| Тип леса, почва | Горизонт | Глубина, см | Объемная масса    |       | Пористость, % |      | Воздухо-содержание |      |
|-----------------|----------|-------------|-------------------|-------|---------------|------|--------------------|------|
|                 |          |             | г/см <sup>3</sup> | C, %* | %             | C, % | %                  | C, % |
| П-Е п. втр.     | A0       | 0–4         | 0,06              | —**   | —             | —    | —                  | —    |
|                 | A1       | 4–10        | 0,48              | 14,4  | 79            | 5,2  | 46,3               | 4,1  |
|                 | B1       | 10–30       | 0,88              | 4,7   | 65            | 4,8  | 29,0               | 2,8  |
|                 | B2       | 30–70       | 1,41              | 23,8  | 46            | 9,5  | 27,6               | 1,7  |

| Тип леса, почва | Горизонт | Глубина, см | Объемная масса    |       | Пористость, % |      | Воздухо-содержание |      |
|-----------------|----------|-------------|-------------------|-------|---------------|------|--------------------|------|
|                 |          |             | г/см <sup>3</sup> | С, %* | %             | С, % | %                  | С, % |
| Е крп.          | A0       | 0-3         | 0,03              | —     | —             | —    | —                  | —    |
|                 | A1       | 3-11        | 0,41              | 19,8  | 82            | 12,5 | 44,7               | 13,7 |
|                 | A1B1     | 11-26       | 0,82              | 15,9  | 68            | 19,5 | 23,3               | 50,9 |
|                 | B1       | 26-34       | 1,31              | 4,9   | 48            | 8,5  | 5,0                | 0,0  |
|                 | B2       | 34-70       | 1,61              | 3,8   | 39            | 4,6  | 2,0                | 0,0  |
| К-Е хв. мш      | At1      | 0-4         | 0,01              | —     | —             | —    | —                  | —    |
|                 | At2      | 4-12        | 0,18              | 9,3   | —             | —    | —                  | —    |
|                 | AtB1     | 12-16       | 0,64              | 5,5   | 73            | 15,0 | —                  | —    |
|                 | B1g      | 16-55       | 0,69              | 6,5   | 69            | 5,1  | 1,0                | —    |
|                 | B2g      | 55-70       | 1,10              | 3,0   | 56            | 4,7  | 1,0                | —    |

\* С, % — коэффициент вариации; \*\* прочерк — не определяли.

Известно, что изучение почвенных процессов в сезонной динамике позволяет выявлять не только направленность и скорость трансформации органоминерального материала почвы, но и его перераспределение и накопление, определяющие индивидуальность отдельных структурных элементов геохимического ландшафта. Это во многом определяет структуру, динамику и продуктивность растительного покрова. Одним из индикаторов направленности почвенных процессов является их окислительно-восстановительный режим, который значительно связан с гидротермическим режимом почв (Ковда, 1973). Наблюдения за режимом окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) в генетических горизонтах почв были проведены в вегетационный период с мая по октябрь 1979 г., характеризующийся несколько повышенным количеством осадков по сравнению со средними многолетними значениями, но с их значительным недостатком в июне и первой половине июля (табл. 1). Результаты наблюдений показали, что почвы в автоморфных условиях (П-Е втр. п.) характеризуются

устойчиво окислительным режимом в течение всего вегетационного периода. В гумусовом (6-8 см) и иллювиальных горизонтах (16-20 и 30-40 см) почвенного профиля значения ОВП (Eh) для большинства дней были выше 630 мВ и чаще составляли 680-730 мВ. Для почв трансэлювиального типа ландшафта (Е крп.) в целом характерен слабоокислительный режим. Значения ОВП для большинства дней наблюдения в гумусовом (A1) и гумусово-иллювиальном (A1B1) горизонтах составляли около 600 мВ, а в нижележащем горизонте (B1), где начинают проявляться восстановительные условия, около 300 мВ. В почве трансаккумулятивного типа (К-Е хв. мш.) слабоокислительный режим ОВП выражен только в органогенном горизонте (At) в слое 6-8 см (Eh в среднем составляет 600-680 мВ). В горизонтах A1B1 (16-20 см) и B1g (30-40 см) практически в течение всего вегетационного периода был четко выражен восстановительный режим (изменение Eh происходило в диапазоне 150-300 мВ), где с глубины 30 см наблюдаются процессы оглеения (рис. 4).



Рис. 4. Динамика ОВП в разных генетических горизонтах почвы по типам леса в 1979 г.

Отметим, что специфика окислительно-восстановительного режима геохимического ландшафта имеет высокую чувствительность к изменениям гидротермических условий в течение вегетационного периода. Так, общей особенностью динамики ОВП в разных типах леса является его низкая синхронность в разных горизонтах почвы в весенне-раннелетний период (до конца июня) на этапе прогревания (размораживания) почвы. В дальнейшем, когда температура почвы в исследуемых генетических горизонтах начинает превышать 6–7 градусов (рис. 2), наступает период синхронности изменения ОВП в разных генетических горизонтах почвы в разных типах леса. Несомненно, что комплексный режим климата почв в разных частях геохимического ландшафта вносит существенный вклад в динамические процессы компонентов биоты.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных стационарных микроклиматических наблюдений показали, что основные различия между изученными типами леса обнаруживаются в интенсивности трансформации основных климатических факторов пологом растительного сообщества. Полог лесов поглощает до 84% солнечной радиации, в результате чего на 16–22% снижается количество тепла, поступающего на поверхность почвенного покрова. Несмотря на различия вегетационных периодов по режиму осадков под пологом древесного яруса всех лесных сообществ средняя суточная влажность воздуха составляла не менее 70%. Наименьшими колебаниями температуры воздуха характеризуется наиболее прогреваемый (вследствие большей разреженности древостоя) П-Е п. втр., а наибольшие колебания температуры воздуха характерны для К-Е хв. мш. Промежуточное положение по сезонному изменению гидротермических показателей занимает Е крп. Различия в показателях температурного режима приземных слоев воздуха между фитоценозами изучаемых типов леса обусловлены повторяющимися инверсиями и разной степенью прогревания и выхолаживания деятельного (почвенно-растительного) слоя в утренние и вечерние часы.

В микроклиматическом режиме почв отмечаются существенные различия между типами леса (типами ландшафта) как по гидротермическим, так и окислительно-восстановительным условиям. Наибольшее прогревание почвы отмечается в верхних элементах ландшафта, а наименьшее — в межгорных долинах. Для динамики почвенных запасов влаги характерно высокое их содержание весной и общее снижение в летние месяцы. В геохимическом сопряженном ландшафте от автоморфной к трансаккумулятивной почве ОВП изменяется от устойчиво окислительного на верхних элемен-

тах рельефа к слабоокислительному в трансэлювиальных (склоновые элементы рельефа) условиях и восстановительному в межгорных депрессиях. В вегетационном периоде на этапе размораживания почвы во всех частях ландшафта преобладают окислительные условия. После прогревания почвы (до определенного предела) направленность окислительно-восстановительного режима изменяется по генетическим горизонтам. Это возможно влияет на неоднозначность стратегии развития растительности (сохранения отдельных элементов, сезонных и многолетних смен, восстановления и др.) в разных элементах ландшафта.

Таким образом, особенности фитоклимата лесных сообществ разных геоморфологических уровней определяются различиями плотности деятельной поверхности. Формируемые восходящие и нисходящие инверсионные потоки повышают изменчивость гидротермических условий в приземном слое воздуха. В связи с этим общий мезоклимат горной части Среднего Урала определяется пространственной неоднородностью и различиями вклада разных элементов ландшафта в преобразование общего климатического фона.

### ЛИТЕРАТУРА

- Агрохимические методы исследования почв. — М.: Наука, 1975. 656 с.
- Алексеев В. А. О пропускании солнечной радиации пологом древостоев // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. — М., 1967. С. 15–35.
- Алексеев В. А. Световой режим леса. — Л.: Наука, 1975. 225 с.
- Алисов Б. П. Климат СССР. — М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с.
- Васильев И. С. Водный режим подзолистых почв // Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. — М.: Изд. АН СССР, 1950. Т. 32.
- Галенко Э. П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского севера. — Л.: Наука, 1983. 128 с.
- Горячев В. М. Сезонный рост и развитие древесных растений в первобытных пихтово-еловых лесах // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. — Свердловск, 1991. С. 78–100.
- Горячев В. М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. № 1. С. 9–19.
- Димо В. Н. Зонально-провинциальные особенности температуры почв СССР и классификация температурного режима // Тепловой и водный режим почв СССР: Док. к IX Международ. конгр. почвоведов. — М.: Наука, 1968. С. 5–87.
- Ермоленко П. М. Микроклимат хвойно-лиственных молодняков в связи с их фитоценотической структурой в черном подпоясе Западного Саяна // Стационарные лесоводственные исследования в Сибири. — Красноярск, 1978. С. 52–97.
- Зубарева Р. С., Сумароков В. В., Горячев В. М. О водно-физических свойствах почв темнохвойных лесов стацио-



- нара // Информ. материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1973 г. — Свердловск, 1975. С. 21–23.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М. Режим температуры и влажности в горных темнохвойных лесах Висимского заповедника // Информ. материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1974 г. — Свердловск, 1975. С. 20–23.
- Зубарева Р. С., Сумароков В. В. Об особенностях корневых систем ели в горных темнохвойных лесах Висимского заповедника // Информ. мат. Ср. — Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1974 г. — Свердловск, 1975. С. 64–66.
- Зубарева Р. С., Сумароков В. В., Горячев В. М. О физических особенностях почв и их лесообразующей роли в горных темнохвойных лесах Среднего Урала // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976. С. 114–123.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М., Кузнецова Г. Н. Динамика влажности почв в горных темнохвойных лесах Висимского заповедника // Информ. материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 г. — Свердловск, 1976. С. 19–21.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М., Кузнецова Г. Н. Сезонная динамика почвенной влажности темнохвойных горных лесов Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 97–120.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М. Термический режим темнохвойных лесов Среднего Урала как лесообразующий фактор // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск, УНЦ АН СССР 1981. С. 3–16.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М. Динамика влажности приземных слое воздуха в южнотаежных ельниках Среднего Урала // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 17–31.
- Зырин Н. Г., Орлов Д. С. Физико-химические методы исследования почв. — М.: Изд-во Московского ун-та, 1964. 342 с.
- Кайгородов А. И. Естественная зональная классификация климатов земного шара. — М.: Наука, 1955. 118 с.
- Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. — Свердловск, 1973. 175 с.
- Молчанов А. А. Лес и климат. — М.: Наука, 1961. 278 с.
- Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду. — М.: Наука, 1973. 359 с.
- Рысин Л. П. Сложные боры Подмосковья. — М.: Наука, 1969. 112 с.
- Сапожникова С. А. Микроклимат и местный климат. — Л.: Гидрометеиздат, 1950. 240 с.
- Таранков В. И. Микроклимат лесов Южного Приморья. — Новосибирск: Наука, 1974. 222 с.
- Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. — М.: Сов. наука, 1952. 469 с.
- Турков В. Г., Шевелев Н. Н. К сравнительной характеристике местного климата водораздельного кряжа Среднего Урала // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск, 1981. С. 41–48.
- Шевелев Н. Н. Перехват вертикальных и горизонтальных осадков в лесах Среднего Урала // Лесоведение, 1977. № 6. С. 38–46.
- Шевелев Н. Н., Турков В. Г. Роль древесного полога в формировании микроклимата горных темнохвойных лесов Среднего Урала // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск, 1981. С. 32–40.
- Шульгин А. М. Климат почвы и его регулирование. — Л.: Гидрометеиздат, 1967. 299 с.
- Чебакова Н. М. Зависимость роста хвойных пород от климатических факторов в лесах Западного Саяна // Стационарные лесоводственные исследования в Сибири. — Красноярск, 1978. С. 19–33.

УДК 591.543.4: 599.323.4: 591.11

## К зимней экологии европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) южной тайги

Ю. А. Давыдова, Э. А. Тарахтий

Институт экологии растений и животных УрО РАН, [davydova@ipae.uran.ru](mailto:davydova@ipae.uran.ru)

Без проведения исследований экологии мелких млекопитающих в зимний период невозможно создать полную картину годового цикла функционирования популяций животных умеренных и boreальных широт. Наблюдениями териологов охвачен, в основном, бесснежный период года с мая по октябрь, поэтому многие вопросы, касающиеся состояния зимующей популяции, остаются невыясненными. Особую значимость исследование зимней экологии приобретает для тех популяций,

наблюдение за которыми носит мониторинговый характер. В связи с этим, в 2003 г. под руководством К. И. Бердюгина разработана программа «Исследование экологии популяций мелких млекопитающих в зимний период», включающая несколько ключевых направлений: этологическое, структурно-популяционное, морфологическое, гистофизиологическое.

Для зимних исследований выбрана территория Висимского государственного природного био-

сферного заповедника (Средний Урал), на которой в условиях оборудованных стационаров ведутся многолетние наблюдения за динамикой популяций мелких млекопитающих. Зимой 2004 г. в заповеднике начаты работы по программе зимних исследований. Целью первой экспедиции являлась отработка методики зимних отловов мелких млекопитающих и оценка возможностей выполнения темы в целом. Однако, несмотря на рекогносцировочный характер работ, были получены материалы, характеризующие состояние зимующих животных.

Интерес к ежегодным наблюдениям за состоянием популяций мелких млекопитающих и, в частности, популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в зимний период, обусловлен в значительной степени установленным для нее трехлетним популяционным циклом (Кшнясев, Давыдова, 2005). Предполагали, что различия популяционных параметров (динамики численности, демографических, физиологических), связанные с фазами цикла и, регистрируемые в течение бесснежного периода исследований, проявляются и у зимующих животных.

Задача настоящего сообщения — характеризовать состояние зимующих особей рыжей полевки в разные зимние периоды популяционного цикла.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали материалы отловов 2004–2006 гг., проводившихся в юго-восточной части Висимского заповедника (подзона южной тайги, Сутукский низкогорно-кряжевый район) в третью декаду февраля. В 2004 г. работы велись в 112 квартале по лесоустройству 2000 г. заповедника (GPS-координаты: 57°22' с. ш., 59°46' в. д., 576 м н. у. м.), в 2005–2006 гг. г. в 140 квартале (GPS-координаты: 57°23' с. ш., 59°43' в. д., 494 м н. у. м.), удаленном от 112 квартала на расстояние 3.8 км. Живоотловы проводили с помощью деревянных трапиковых ловушек со стандартной приманкой, сеном и мхом для утепления. Ловушки располагали в линию на расстоянии 5–10 м друг от друга непосредственно на земле в снежных нишах у оснований деревьев, под корягами, пнями, поваленными деревьями. Живоотловы проверяли каждые 1.5–2.5 часа с 9.00 до 22.00, на ночь их оставляли открытыми. Для увеличения площади отловов в 2005 и 2006 гг. оставляли приманку из хлеба и семян подсолнечника вне расставленных ловушек. Отработано зимой 2004 г. — 162, 2005 г. — 105, 2006 г. — 288 ловушко-суток.

Количество пойманных животных, а также погодные условия в период отловов (температура воздуха, облачность, осадки) представлены в таблице 1.

Таблица 1

Данные отловов рыжей полевки (Висимский заповедник, февраль, 2004–2006 гг.).

| Дата отлова               | Погодные условия, высота снегового покрова   | Кол-во животных |
|---------------------------|--|-----------------|
| 19.02.04                  | Днем – 19°C, ясно; ночью – 28°C, ясно  | 2               |
| 20.02.04                  | Днем – 21°C, ясно; ночью – 20°C, ясно  | 3               |
| 21.02.04                  | Днем – 15°C, сильный ветер; ночью – 13°C, сильный ветер  | 2               |
| 22.02.04                  | Днем – 9°C, снегопад; ночью – 9°C, облачность  | 6               |
| 23.02.04                  | Днем – 3°C, снегопад; ночью – 7°C, ясно  | 8               |
| 24.02.04                  | Днем – 5°C, облачность; ночью – 4°C, сильный ветер.<br>Высота снегового покрова в местах отловов 80–110 см | 5               |
| Всего отловлено в 2004 г. |  | 26              |
| 22.02.05                  | Днем – 18°C, ясно; ночью – 22°C, ясно  | 0               |
| 23.02.05                  | Утром – 20°C, днем до – 10°C, ясно, слабый ветер   | 0               |
| 24.02.05                  | Утром – 20°C, днем – 11 ...-14°C, облачность, ветер  | 0               |
| 25.02.05                  | Утром – 18°C, днем – 13 ...-15°C, облачность   | 0               |
| 26.02.05                  | Утром – 19°C, днем до – 10°C, облачность   | 0               |
| 27.02.05                  | Утром – 20°C, днем до – 13°C, облачность.<br>Высота снегового покрова в местах отловов 75–90 см            | 0               |
| Всего отловлено в 2005 г. |  | 0               |
| 22.02.06                  | Утром – 13°C, днем до – 7°C, ясно, без ветра   | 1               |
| 23.02.06                  | Утром – 17°C, днем до – 5°C, ясно, без ветра   | 4               |
| 24.02.06                  | Утром – 9°C ветер, днем до – 7°C, переменная облачность, небольшой мелкий снег                             | 4               |
| 25.02.06                  | В течение дня – 8 ...-10°C, снегопад, ветер умеренный  | 1               |
| 26.02.06                  | В течение дня – 7 ...-9°C, снегопад, без ветра   | 3               |
| 27.02.06                  | В течение дня – 5 ...-7°C, снегопад, без ветра<br>Высота снегового покрова в местах отловов 50–80 см       | 4               |
| Всего отловлено в 2006 г. |  | 17              |

У каждой особи рыжей полевки в лабораторных условиях определяли пол и состояние генеративных органов, массу тела и органов, индексы органов (Шварц и др., 1968), абсолютный возраст (Оленев, 1989).

В системе крови определяли величину гематокрита (*HT*), концентрацию гемоглобина в крови (*HB*); количество лейкоцитов, эритроцитов, средний объем (*MCV*) эритроцита, содержание (*MCH*) и концентрацию гемоглобина (*MCHC*) в эритроците с помощью гемоанализатора Abacus junior vet (Diatron, Австрия) и Celloscope 401 (Lars Yungberg & Co, Швеция). Оценивали доли эритроцитов разного диаметра (*D*, в диапазоне 3.5–8.9 мкм, всего 10 точек). Вычисляли средний диаметр (*D*), площадь поверхности эритроцитов (*S*), (Лабораторные методы..., 1987), способность переносить кислород (*E*) единицей объема крови (Kostelecka-Murcya, 1973). Определяли число клеток костного мозга в диафизе бедренной кости и в клеточной суспензии селезенки в камере Горяева. Число эритроцитов и клеток костного мозга, изменяющихся с возрастом (Юшков и др., 1999), нормировали на массу тела.

Исследовали 4 группы животных: 1 и 2 группы — самцы и самки, отловленные в 2004 г.; 3 и 4 группы — самцы и самки, отловленные в 2006 г.

Статистическую обработку данных проводили в ПСП «STATISTIKA», для статистических тестов принят 5% уровень значимости.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе многолетних наблюдений за мелкими млекопитающими, населяющими пихтово-еловые леса заповедника, для популяции рыжей полевки (доминирующего вида), установлен трехлетний цикл, с чередованием фаз «депрессии», «роста» и «пика». Фазы популяционного цикла имеют различный характер сезонной динамики численности и репродуктивно-возрастной структуры населения (Давыдова, Кшнясев, 2004).

Для исследования динамики популяции использовали материалы учетов мелких млекопитающих, которые до 2004 г. проводились три раза в год: весной, летом и осенью; применяли стандартный метод ловушко-линий (Карасева, Телицына, 1998).

### Зимний период в популяционном цикле европейской рыжей полевки

Оценка численности и структуры популяции в зимний период является одной из важнейших задач зимних полевых исследований. Однако получить показатели зимней численности и структуры популяции рыжей полевки, адекватные показателям, получаемым в бесснежный период исследований, пока не удалось. По результатам проведенных зимних отловов можно лишь косвенно оценить численность рыжей полевки. Так, в феврале 2004 г. регистрировали достаточно высокую численность

не только рыжей полевки, но и других видов мышевидных грызунов, всего за 6 дней отловов поймано 47 особей. Численность популяции рыжей полевки весной 2004 г. оставалась высокой, что является характерным для фазы «пика» популяционного цикла (Кшнясев, Давыдова, 2005). Зимой 2005 г. не только не было поймано ни одного животного, но и не обнаружено следов посещения ловушек и дополнительно устраиваемых кормушек. Зимой 2006 г. численность рыжей полевки, как и всех мышевидных грызунов, была ниже, чем зимой 2004 г.

Проведение вслед за зимними отловами последующих сезонных учетов и анализ динамики популяции позволили определить место рассматриваемых зимних периодов в популяционном цикле рыжей полевки. На зиму 2004 г. приходился период между фазами «роста» и «пика», зиму 2005 г. — период между фазами «пик» — «депрессия», зиму 2006 г. — период между «депрессией» — и прогнозируемым «ростом» популяционного цикла.

Зимний период является пограничным для дискретных фаз популяционного цикла. Моментом наступления следующей фазы может считаться начало размножения, сроки которого подвижны. Зимой, во время репродуктивного покоя, популяция, как правило, однородна по репродуктивно-возрастному составу и состоит из «зимующих» (рожденных летом и не участвовавших в размножении) животных. Переход «зимующих» животных в «перезимовавшие» приходится на время их созревания и вступления в размножение, совпадающее с окончанием зимы. В случае зимнего подснежного размножения можно также говорить о перезимовке, т.е. окончании репродуктивной паузы, не совпадающей с фенологическим окончанием зимы. Цепочка превращений «неполовозрелых сеголеток» в «зимующих», а затем «перезимовавших» животных непрерывна в том смысле, что это одни и те же животные, рассматриваемые в разные интервалы времени. При этом «зимующие» особи имеют морфофизиологические и экологические особенности, отличающие их и от «сеголеток» прошлого сезона размножения, уходящих в зиму неполовозрелыми, и от животных, которые станут в перспективе «перезимовавшими» (Оленев, 1971).

Абсолютный возраст и репродуктивные показатели зимующих полевок. Абсолютный возраст полевок, пойманных в разные годы, но в одни и те же календарные сроки, значимо отличается; полевки 2004 г. старше. Между самцами и самками одного года отлова нет существенной возрастной разницы (табл. 3).

Отловленные в конце февраля животные находились на разных стадиях созревания. По сравнению с осенними неполовозрелыми сеголетками, у зимующих самцов наблюдали значительное увеличение размеров и веса семенников; самцы, отловленные зимой 2004 г. имели средний вес семенников 73.4 мг (от 39 до 140 мг), у самцов, отловленных

зимой 2006 г. средний вес составлял 134.5 мг (от 76 до 214 мг). Гистологический анализ семенников рыжей полевки выявил разную степень развития эпителио-сперматогенного слоя в извитых семенных канальцах. В семенных канальцах некоторых самцов зарегистрированы единичные сперматозоиды, однако придаточные железы всех исследованных самцов оставались не развитыми. У всех самок отловов 2004 г. и у большей части самок 2006 г. отмечали неразвитые матки и отсутствие фолликулогенеза в яичниках.

Более «молодые», по сравнению с зимующими полевками 2004 г., полевки 2006 г. находились на более поздней стадии созревания и имели меньшую массу тимуса. Инволюция тимуса, по-видимому, обусловлена не столько возрастными изменениями, сколько началом созревания зимующих особей и их вступлением в размножение, т.е. изменением репродуктивного статуса.

Зимой 2006 г. между фазами «депрессии» и «роста» отмечено подснежное размножение, приходящееся на середину февраля — март. Случаи подснежного размножения описаны для разных видов мышевидных грызунов и для разных мест их обитания (Обидина, 1972; Адаптация животных ..., 1990) и связываются авторами с благоприятными климатическими и кормовыми условиями. В весенних отловах, проводимых нами в годы, соответствующие фазе «роста» популяционного цикла (2000, 2003 гг.), наряду с активно размножающимися перезимовавшими особями и составляющими основную часть популяции, встречались размножающиеся сеголетки, время рож-

дения которых приходилось на январь — март. Нами сделано предположение, что подснежное размножение является характерным для фазы «роста» популяции, или иначе, фаза «роста» начинается с подснежного размножения. За счет раннего размножения в фазе «роста» репродуктивный период имеет большую продолжительность и массовость размножающихся особей разных репродуктивно — возрастных групп по сравнению с другими фазами цикла.

### Морфофизиологические показатели зимующих полевок

Физиологическое состояние зимующих животных изучалось разными авторами (Оленев и др., 1979; Оленев и др., 1980; Сафронов, 1983). Рассмотрены механизмы формирования адаптации популяции к зимним условиям. Показано, что зимующие животные имеют целый ряд особенностей: теплообмена, морфологических, биохимических, физиологических, поведенческих свойств, позволяющих переживать неблагоприятный период. В результате исследований, проводившихся в течение всего зимнего периода, изучена динамика многих морфофизиологических показателей (Яскин, 1980). При этом изменчивость показателей, наблюдавшаяся у зимующих животных, не соотносилась с фазовым состоянием популяций.

По совокупности показателей, включающих массу тела и органов, их индексов с помощью дискриминантного анализа установлено ( $F_{(18,90)} = 7.84$ ,  $p < 0.0001$ ), что группы зимующих полевок различимы между собой (табл. 2, рис. 1).

Таблица 2

### Результаты дискриминантного анализа морфофизиологических показателей зимующих полевок

| Год  | Пол       | Группы животных |       |        |        |
|------|-----------|-----------------|-------|--------|--------|
|      |           | 1               | 2     | 3      | 4      |
| 2004 | Самцы (1) |                 | 3.98* | 5.50*  | 12.43* |
|      | Самки (2) | 4.82            |       | 10.71* | 12.59* |
| 2006 | Самцы (3) | 7.71            | 14.44 |        | 7.99*  |
|      | Самки (4) | 25.09           | 24.75 | 17.25  |        |

Под диагональю квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю  $F$  критерий; \*  $p < 0.05$

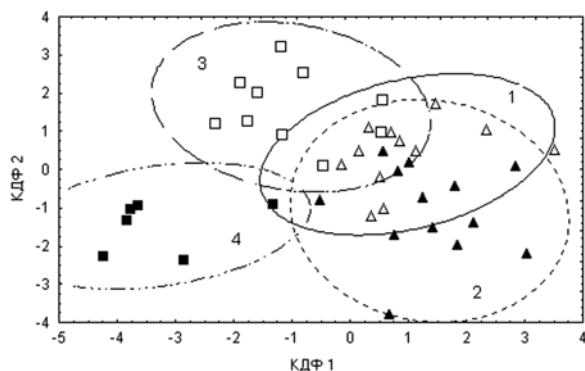


Рис. 1. Морфофизиологические показатели зимующих полевок. Расположение групп (95% доверительные эллипсоиды) в плоскости двух первых дискриминантных функций (1 — самцы 2004 г., 2 — самки 2004 г.; 3 — самцы 2006 г., 4 — самки 2006 г.).

При проведении дисперсионного анализа выявлено, что на исследуемые морфофизиологические показатели (табл. 3) оказывают влияние пол животных ( $R\text{-}P_{(15,13)} = 4.009$ ,  $p = 0.008$ ), год отлова ( $R\text{-}P_{(15,13)} = 7.916$ ,  $p = 0.0003$ ) и взаимодействие факторов ( $R\text{-}P_{(15,13)} = 4.796$ ,  $p = 0.0036$ ). С помощью Тукей-теста выявлены различимые признаки между группами полевок.

Поскольку известно, что с возрастом животных изменяется масса тела и органов, то было оценено влияние возраста полевок на массу тела и морфофизиологические показатели. В мультивариантном тесте дисперсионного анализа, где абсолютный возраст — ковариата, не выявлено влияния возраста ни на один из исследуемых показателей ( $R\text{-}P_{(15,12)} = 1.14$ ,  $p = 0.415$ ).



Для бесснежного периода исследования популяции рыжей полевки отмечена зависимость параметров веса и длины тела от фазы популяционного цикла. В «депрессию» полевки имеют наименьшие размеры и массу, в «пик» — наибольшие, в фазу «роста» — показатели имеют промежуточные значения. Масса и длина тела полевок в разные зимние периоды также не одинакова. Она минимальна у самок отловов 2006 г. и отличается от массы тела особей других рассматриваемых групп (табл. 3).

Животные, отловленные в феврале 2004 г. в целом имеют большую массу и длину тела, чем животные 2006 г. Массы и индексы органов животных также различимы между группами.

Такие показатели как индекс упитанности (отношение длины тела к массе), сердца, печени, почек, надпочечников выше у самцов и/или самок отловов 2006 г., что свидетельствует о их более «активном» физиологическом состоянии, непосредственно связанном с ростом и созреванием животных.

Таблица 3

### Результаты дисперсионного анализа и средние значения морфофизиологических показателей зимующих особей рыжей полевки.

| Показатель               | MS <sub>ост</sub> | Результаты дисперсионного анализа |         |         | Средние значения |        |         |        | p < 0.05       |
|--------------------------|-------------------|-----------------------------------|---------|---------|------------------|--------|---------|--------|----------------|
|                          |                   | Пол (1)                           | Год (2) | 1X2     | 2004 г.          |        | 2006 г. |        |                |
|                          |                   | F(1.27)                           | F(1.27) | F(1.27) | 1                | 2      | 3       | 4      |                |
| Возраст, дни             | 879.308           | 6.11*                             | 46.65*  |         | 305              | 276    | 228     | 205    | 1–3; 2–4       |
| Масса тела, г            | 4.67              | 17.46*                            | 18.95*  | 4.26*   | 24.1             | 22.4   | 22.3    | 17.4   | 4–1,2,3        |
| Длина тела, мм           | 4.15              | 19.48*                            | 5.74*   | 6.40*   | 97.4             | 96.0   | 97.5    | 92.3   | 4–1,2,3        |
| Индекс упитанности, мм/г | 0.11              | 22.12*                            | 28.40*  | 9.36*   | 4.1              | 4.3    | 4.4     | 5.3    | 4–1,2,3        |
| Масса сердца, мг         | 186.35            | 7.96*                             | 9.46*   | 0.02    | 134.4            | 119.6  | 149.0   | 135.7  | 2–3            |
| Индекс сердца, мг/г      | 0.40              | 3.42                              | 58.58*  | 8.75*   | 5.6              | 5.4    | 6.7     | 7.8    | 4–1,2,3;       |
| Масса почки, мг          | 195.64            | 0.58                              | 0.02    | 0.99    | 120.1            | 121.3  | 126.0   | 117.0  |                |
| Индекс почки, мг/г       | 0.42              | 9.27*                             | 16.44*  | 2.13    | 5.0              | 5.4    | 5.7     | 6.7    | 4–1,2,3        |
| Масса надпочечника, мг   | 0.99              | 0.47                              | 17.07*  | 0.00    | 2.8              | 2.5    | 4.3     | 4.0    | 3–1, 2         |
| Индекс надпочечника,     | 0.00              | 0.86                              | 29.74*  | 1.36    | 0.1              | 0.1    | 0.2     | 0.2    | 1,2–3,4        |
| Масса селезенки, мг      | 370.43            | 1.88                              | 0.04    | 1.55    | 40.4             | 39.5   | 47.8    | 29.3   |                |
| Индекс селезенки, мг/г   | 0.89              | 0.15                              | 0.18    | 0.75    | 1.7              | 1.9    | 2.1     | 1.7    |                |
| Масса печени, мг         | 52099             | 10.67*                            | 4.54*   | 11.25*  | 1454.0           | 1461.4 | 1911.7  | 1359.3 | 3–1,2,4        |
| Индекс печени, мг/г      | 101.93            | 0.17                              | 27.22*  | 2.76    | 60.7             | 65.3   | 86.1    | 78.4   | 1–3, 4;<br>3–2 |
| Масса желудка, мг        | 78087             | 0.47                              | 4.02    | 0.57    | 974.0            | 981.4  | 1256.2  | 1109.0 |                |
| Масса тимуса, мг         | 17.12             | 0.10                              | 9.26*   | 0.04    | 4.8              | 5.6    | 0.5     | 0.7    | 3–1, 2         |
| Число животных           |                   | 31                                |         |         | 10               | 7      | 8       | 6      |                |

MS<sub>ост</sub> — остаточный средний квадрат (оценка внутригрупповой дисперсии); \* p < 0.05

### Показатели крови и кроветворной ткани зимующих полевок

Для характеристики физиологического состояния организма в качестве тест-системы может быть использована и гуморальная система, в частности система крови, поскольку она находится в постоянной зависимости от внешних факторов. К последним можно отнести укороченный/удлиненный фотопериод, низкую/высокую температуру среды, изменение пищевого рациона, внутривидовые взаимодействия

и др. Количественная оценка показателей системы крови может позволить выделить как градации функциональных состояний организма, так и неспецифические адаптационные реакции организма.

Анализ показателей системы крови проведен аналогично анализу морфофизиологических показателей. Установлено, что исследуемые группы животных различимы между собой ( $F_{(12,63)} = 11.87$ ,  $p < 0.0001$ ), за исключением групп самцов и самок, отловленных в 2004 г. (табл. 4, рис. 2).

Таблица 4

### Результаты дискриминантного анализа совокупности показателей системы крови у зимующих полевок

| Год  | Пол       | Группы животных |      |        |        |
|------|-----------|-----------------|------|--------|--------|
|      |           | 1               | 2    | 4      | 3      |
| 2004 | Самцы (1) |                 | 1.63 | 29.2*  | 33.27* |
|      | Самки (2) | 2.28            |      | 14.58* | 17.34* |



| Год  | Пол       | Группы животных |       |       |       |
|------|-----------|-----------------|-------|-------|-------|
|      |           | 1               | 2     | 4     | 3     |
| 2006 | Самцы (4) | 40.88           | 26.25 |       | 8.18* |
|      | Самки (3) | 35.35           | 25.36 | 11.96 |       |

Под диагональю квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю  $F$  критерий; \* $p < 0.05$

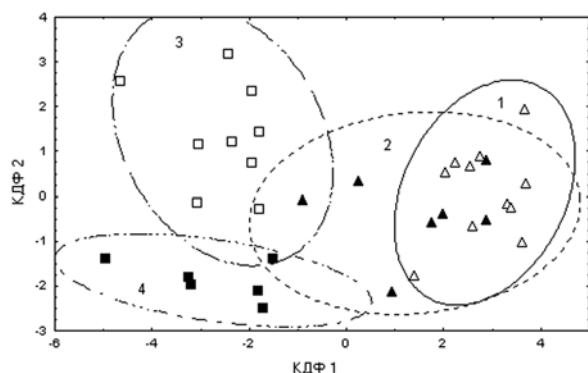


Рис. 2. Гематологические показатели зимующих полевок. Расположение групп (95% доверительные эллипсоиды) в плоскости двух первых дискриминантных функций (1 – самцы и 2 – самки 2004 г.; 3 – самцы и 4 – самки 2006 г.).

Выявлена изменчивость показателей крови и кроветворных органов у животных разных групп в зависимости от года отлова ( $R\text{-Paо}_{(28,1)} = 8020.83$ ,  $p < 0.009$ ). Зависимость от пола особей выявлена на 10% уровне значимости ( $R\text{-Paо}_{(28,1)} = 152.27$ ,  $p < 0.064$ ), эффект взаимодействия факторов не значим ( $R\text{-Paо}_{(28,1)} = 27.45$ ,  $p < 0.15$ ).

Для таких традиционно исследуемых в ряду «красной» крови показателей, как гематокрит ( $HT$ ) и общее число эритроцитов, не найдено различий между группами особей (табл. 5). Однако нормированное на массу тела число эритроцитов у самок 2006 г. максимально (0.73) и больше, чем у особей 2004 г. Концентрация гемоглобина ( $HB$ ) в крови изменяется в большей мере от года отлова ( $p < 0.05$ ), чем от пола животных ( $p < 0.10$ ). У самцов 2006 г. его величина больше, чем у самок 2004 г. (17.6 против 15.8 г%). Содержание ( $MCH$ ) и концентрация гемоглобина в эритроците ( $MCHC$ ) между группами особей статистически не различимы, заметна лишь несколько большая величина  $MCHC$  у зимующих особей в 2006 г.

В достаточно разнородной популяции эритроцитов (Клиорин, Тиунов, 1974) выявлено изменение соотношения клеток разного диаметра: у зимующих особей 2006 г. отмечен «сдвиг» содержания эритроцитов в сторону клеток большего диаметра. Различно ( $p < 0.05$ ) содержание эритроцитов с диаметром в интервале 9.6–6.8 мкм и 3.5 мкм между самцами, диаметром 8.9 и 6.8 мкм — между самцами и самками. Изменение соотношения долей эритроцитов разного диаметра обусловило изменение среднего диаметра ( $D$ ) и площади поверхности клетки ( $S$ ), величины которых больше у самок 2006 г., чем у самцов 2004 г. Несколько меньшая ( $p > 0.05$ ) у полевок 2006 г. толщина (1.14

и 1.18 по сравнению с 1.51 и 1.36 у самцов и самок 2004 г. соответственно) и сферичность эритроцитов (3.61 и 3.6 по сравнению с 3.13 и 3.06 у самцов и самок 2004 г.) способствует улучшению газообменной функции, что подтверждает и большая способность переносить кислород единицей объема крови ( $E$ , при нормированном числе эритроцитов), особенно выраженная у зимующих самок 2006 г. (табл. 5). В обеспечении тканей кислородом играет роль не только количество эритроцитов, но и их структура и, вероятно, качество, что позволяет выполнять им функцию меньшим числом, что наблюдается у полевок 2006 г.

Статистически различимые показатели выявлены и в ряду «белой» крови. У зимующих самцов 2006 г. максимально число лейкоцитов и различимо с показателем самцов 2004 г. Среди лейкоцитов основную долю составляют лимфоциты, количество которых и у самцов, и у самок 2006 г. больше (82% против 67% в 2004 г.). Величина отношения числа лимфоцитов к нейтрофилам, отражающая реактивность организма (Машнева и др., 1984), также больше у зимующих 2006 г., а у самцов больше, чем у самок (27.3 против 9.6,  $p < 0.05$ ). Эти величины у зимующих 2004 г. составляют 4.2 и 5.3 у самцов и самок соответственно. При сопоставлении данных литературы, где показано, что «белая» кровь является своеобразным гормональным зеркалом» (Гаркави и др., 1990), с полученными нами гематологическими показателями, можно считать, что зимующие полевки в 2004 г. и 2006 г. находятся в разном физиологическом состоянии, и более активны особи отловов 2006 г.

Различие между группами особей числа клеток в кроветворной ткани оценено с помощью LSD-критерия. У зимующих особей 2004 г. число клеток в костном мозге больше, что может быть обусловлено усилением кроветворения, связанным с большим содержанием мелких и короткоживущих эритроцитов. Селезенка у мышевидных грызунов является органом кроветворения, а также выполняет роль депо крови (Чернявский, Лазуткин, 2004). У самцов 2006 г. в ней содержится максимальное число клеток, что существенно больше, чем у самок этого года и самцов 2004 г. Ранее нами показано, что с изменением показателей селезенки связаны изменения в соотношении эритроцитов разного диаметра (Тарахтий и др., 2005). И здесь отмечен, более заметный у самцов, сдвиг долей эритроцитов в сторону клеток большего диаметра. Выявлена корреляция изменчивости числа эритроцитов разного диаметра, концентрации гемоглобина в крови, клеточности кроветворных органов.

Таким образом, при изучении количественно-морфологических показателей системы крови у зимующих полевок выявлена изменчивость по-

казателей крови и кроветворных органов, связанная с годом отлова.

Таблица 5

### Результаты дисперсионного анализа и средние значения показателей системы крови у зимующих особей рыжей полевки

| Показатель  | Результаты дисперсионного анализа |           |           | Средние значения |       |         |       | $p < 0.05$ |             |
|---|-----------------------------------|-----------|-----------|------------------|-------|---------|-------|------------|-------------|
|   | $MS_{ост}$                        | Пол       | Год       | 2004 г.          |       | 2006 г. |       |            |             |
|   |                                   | $F(1.28)$ | $F(1.28)$ | 1                | 2     | 3       | 4     |            |             |
| Число клеток в кроветворных органах, млн            |                                   |           |           |                  |       |         |       |            |             |
| Селезенка   | 823.572                           | 1.03      | 0.01      | 57.47            | 76.77 | 86.61   | 46.03 | 3–4, 1     |             |
| Костный мозг/бедрен. кость                          | 8.859                             | 0.01      | 9.14*     | 13.34            | 13.46 | 10.25   | 9.97  | 1–3; 4     |             |
| Костный мозг/г массы тела                           | 0.019                             | 2.59      | 1.78      | 0.56             | 0.61  | 0.46    | 0.58  |            |             |
| Число клеток в крови                                |                                   |           |           |                  |       |         |       |            |             |
| Лейкоциты, тыс                                      | 1.159                             | 2.40      | 4.75*     | 1.59             | 1.68  | 3.15    | 1.84  | 1–3        |             |
| Эритроциты, млн                                     | 8.921                             | 0.34      | 0.57      | 12.36            | 11.25 | 12.71   | 12.55 |            |             |
| Эритроциты/г массы тела, млн                        | 0.023                             | 1.28      | 5.55*     | 0.54             | 0.50  | 0.57    | 0.73  | 4–1; 2     |             |
| Относительное содержание эритроцитов с диаметром, % | 9.6 мкм                           | 0.015     | 4.06      | 5.51*            | 0.01  | 0.05    | 0.25  | 0.03       | 2–1, 3, 4   |
|   | 8.9 мкм                           | 0.030     | 0.00      | 14.58*           | 0.04  | 0.001   | 0.25  | 0.28       | 1–3, 4; 2–4 |
|   | 8.2 мкм                           | 0.068     | 0.13      | 2.06             | 0.21  | 0.22    | 0.32  | 0.38       |             |
|   | 7.5 мкм                           | 0.080     | 0.02      | 3.73*            | 0.20  | 0.36    | 0.58  | 0.38       | 1–3         |
|   | 6.8 мкм                           | 0.125     | 1.06      | 13.82*           | 0.60  | 0.67    | 1.02  | 1.21       | 1–3; 4–1, 2 |
|   | 6.1 мкм                           | 1.011     | 1.63      | 0.46             | 2.81  | 2.20    | 2.92  | 2.60       |             |
|   | 5.4 мкм                           | 3.878     | 0.77      | 0.93             | 4.45  | 5.30    | 5.36  | 5.78       |             |
|   | 4.7 мкм                           | 17.822    | 0.64      | 0.76             | 14.51 | 14.56   | 14.67 | 17.09      |             |
| 4.0 мкм   | 42.939                            | 1.68      | 1.56      | 24.37            | 23.78 | 29.89   | 24.26 | 1–3        |             |
| 3.5 мкм   | 72.896                            | 0.32      | 4.81*     | 53.00            | 52.96 | 44.34   | 47.91 | 1–3        |             |
| Средний $D$ , мкм                                   | 0.007                             | 0.87      | 4.69*     | 4.0              | 4.0   | 4.1     | 4.1   | 1–4        |             |
| $MCV$ , мкм <sup>3</sup>                            | 181.395                           | 0.06      | 1.74      | 44.7             | 43.0  | 37.6    | 37.1  |            |             |
| $MCH$ , пг  | 18.629                            | 0.27      | 0.68      | 15.5             | 14.3  | 13.9    | 13.4  |            |             |
| $MCHC$ , %  | 27.479                            | 0.50      | 1.99      | 35.1             | 33.8  | 37.9    | 36.5  |            |             |
| $S$ , мкм <sup>2</sup>                              | 1.730                             | 0.84      | 4.58*     | 31.1             | 31.6  | 32.2    | 32.5  | 1–4        |             |
| $E$   | 64.557                            | 0.66      | 4.02      | 32.29            | 28.78 | 37.05   | 35.80 |            |             |
| $E$ , число эритроцитов/г массы тела                | 0.159                             | 1.11      | 13.20*    | 1.39             | 1.28  | 1.66    | 2.08  | 4–1, 2     |             |
| $Hb$ , г %  | 1.177                             | 3.79      | 7.43*     | 16.50            | 15.77 | 17.62   | 16.81 | 2–3        |             |
| $Ht$ , %  | 54.319                            | 0.21      | 0.01      | 47.8             | 46.9  | 47.9    | 46.4  |            |             |
| Число животных                                      |                                   | 32        |           | 11               | 6     | 9       | 6     |            |             |

$MS_{ост}$  — остаточный средний квадрат (оценка внутригрупповой дисперсии); \*  $p < 0.05$

В ряду непрерывных изменений репродуктивно-возрастной структуры популяции наряду с другими дискретными группами («перезимовавшими особями», «половозрелыми сеголетками», «неполовозрелыми сеголетками») необходимо выделять и изучать группу «зимующих» особей, которая ответственна за продолжительный и сложный период функционирования популяции. «Зимующие» особи имеют ряд функциональных и экологических особенностей, отличающих их от других групп репродуктивно-возрастной структуры.

Выявленные различия между «зимующими» особями 2004 и 2006 гг., возможно, определяются разной степенью созревания, время наступления

и скорость которого является важнейшей популяционной характеристикой, связанной с фазой цикла. Следует также учитывать, что особи, зимовавшие в 2004 г. в наступившей фазе «пика» являлись единственной группой, участвующей в размножении в течение всего репродуктивного периода. В то время как, зимующие особи фазы «роста» дают начало поколению размножающихся сеголеток.

Полевые работы в зимних условиях выполнены благодаря всесторонней поддержке и содействию администрации Висимского заповедника и инспекторов лесной охраны. Авторы благодарны также И. Ф. Вурдовой и Д. В. Нуртдиновой, принявшим участие в зимних экспедициях.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 06-04-48359).*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Адаптация животных к холоду* // Сб. науч. тр. — Новосибирск: Наука, 1990. 121 с.
- Гаркави Л. Х., Квакина Е. Б., Уколова М. А.* Адаптационные реакции и резистентность организма. — Ростов на Дону: изд-во Ростовского ун-та, 1990. 224 с.
- Давыдова Ю. А., Кшнясев И. А.* Популяционные циклы европейской рыжей полевки в южной тайге (Средний Урал, Висимский заповедник, первобытные леса) // Тез. докл. Сиб. зоол. конф. — Новосибирск, 2004. С. 244-245.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. — М.: Наука, 1998. 227 с.
- Клиорин А. И., Тиунов Л. А.* Функциональная неравнозначность эритроцитов. — Л.: Наука, 1974. 148 с.
- Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А.* Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге // Вестник Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 1 (9). / Мат. VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». — Н. Новгород: изд-во ННГУ, 2005. С. 113-124.
- Лабораторные методы исследования в клинике: Справочник/Под ред. В. В. Меньшикова.* — М.: Медицина, 1987. 368 с.
- Машнева Н. И., Родионова Л. Ф., Сукальская С. Я.* Сравнительная оценка радиационного и химического факторов. — М.: Энергоатомиздат, 1984. 187 с.
- Обидина В. А.* О зимнем размножении серебристой полевки в природных условиях // Экология. 1972. № 6. С. 95-96.
- Оленев В. Г.* Морфофизиологические особенности зимующих генераций мелких видов грызунов // Мат. отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Вып. 4. — Свердловск, 1971. С. 17-18.
- Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В.* Особенности зимующих генераций мелких видов грызунов // Популяционная экология и изменчивость животных. Вып. 122. — Свердловск: изд. УНЦ АН СССР, 1979. С. 48-53.
- Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В.* Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Сб. Адаптация животных к зимним условиям. — М.: Наука, 1980. С. 64-69.
- Оленев Г. В.* Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19-31.
- Сафронов В. М.* Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. — Новосибирск: Наука, 1983. 157 с.
- Тарахтий Э. А., Дружинина А. Ю., Кшнясев И. А.* Эколого-физиологические особенности показателей кровяной системы рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Успехи современной биологии. 2005. № 2. С. 206-213.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н.* Циклы леммингов и полевок на севере. — Магадан: ИБПС ДВО РАН. 2004. 150 с.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н.* Метод морфологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Свердловск: изд. УФ АН СССР, 1968. Вып. 58. 389 с.
- Юшков Б. Г., Климин В. Г., Северин М. В.* Система крови и экстремальные воздействия на организм. — Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 201 с.
- Яскин В. А.* Сезонные изменения морфологии головного мозга, основных морфофизиологических показателей и поведения рыжих полевок // Сб. Адаптация животных к зимним условиям. — М.: Наука, 1980. С. 152-159.
- Kostecka-Myrcha A.* Regularities of Variation of the Haematological Values Characterizing the Respiratory Function of Blood in Mammals // Acta Theriol. 1973. Vol. 18, N 1. P. 1-56.

УДК 581.524

### Микромозаичная структура напочвенного покрова пихто-ельников липовых Висимского заповедника

**М. В. Запрудина**

*Пуцинский государственный университет*

Проведено выявление особенностей размещения травяного покрова на элементах ветровально-почвенных комплексов (ВПК) в пихто-ельниках Висимского заповедника. Описаны стадии развития элементов ВПК. Дана экологическая характеристика микрогруппировок растительности, выделены индикаторные виды.

В рамках концепции «*gap mosaic*» и популяционного видения организации биогеоценотического покрова лесной ценоз рассматривается как гетерогенная система пространственных мозаик, формирующихся в результате непрерывного потока поколений в популяциях древесных эдификаторов (Коротков, 1991; Восточноевропейские

широколиственные ..., 1994; Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса ..., 2004).

Мозаичная структура ненарушенных квазиклиматических лесов обусловлена, в первую очередь, формированием окон, представляющих собой фрагменты лесного сообщества, лишенные сомкнутого полога деревьев (Восточноевропейские

кие леса ..., 2004). Окно является начальной стадией образования возрастной парцеллы, когда происходит постепенное зарастание прорыва в лесном пологе развивающимися особями древесных видов (Дылис, 1978). Асинхронное выпадение группы или отдельных деревьев приводит к наличию в сообществах большого количества разновозрастных парцелл. Возрастная парцелла — основной элемент мозаичной организации квазиклиматического лесного сообщества (Широков, 2005). Разные возрастные парцеллы характеризуются особым режимом экологических факторов и специфичным набором видов растений (Смирнова и др., 1989; Смирнова и др., 1990).

Мозаичность лесной растительности проявляется на разных уровнях: ландшафтном, цено-тическом, внутрицено-тическом (парцеллярном и внутрипарцеллярном) (Whitaker, Levin, 1977; Скворцова и др., 1983; The ecology ..., 1985). Мозаичная организация лесов, обусловленная образованием и дальнейшим зарастанием окон, определяет парцеллярную гетерогенность лесных сообществ. Внутри окна благодаря наличию вываленных деревьев образуется внутрипарцеллярная неоднородность, так как возникают разнообразные по экологическим условиям микроучастки (Скворцова и др., 1983; Смирнова, 1998; Восточно-европейские леса..., 2004).

Разноуровневая гетерогенность обуславливает присутствие в ненарушенных лесах максимального набора подчиненных видов растений и представителей других царств (Смирнова, 1998; Восточно-европейские леса ..., 2004; Смирнова, 2004).

Внутрипарцеллярная неоднородность напочвенного покрова в пределах возрастных парцелл из взрослых генеративных особей деревьев создается также за счет наличия специфических микросайтов — подкроновых участков и межкроновых пространств (Восточно-европейские леса ..., 2004).

Вывал представляет собой упавшее дерево с вывороченной корневой системой. Рассматривая вывал, сопровождающийся педотубационными процессами, для обозначения его почвенной части используется термин ветровальный почвенный комплекс (ВПК, tree fall). ВПК включает в себя всю зону морфологически выделяемых нарушений почвенного профиля, ограниченную с поверхности ветровальным микрорельефом (Скворцова и др., 1983).

К основным элементам строения вывалов относят: западину, бугор, упавший ствол. Они представляют собой новые для заселения растениями микроместообитания (микросайты, microsites), характеризующиеся контрастными экологическими условиями (Скворцова и др., 1983; Смирнова, Бобровский, 2001; Восточно-европейские леса ..., 2004). Каждый элемент вывала характеризуется особым набором подчиненных видов, популяции

которых образуют микромозаику на ВПК (Коротков, 1990; Яницкая, 1994; Сукцессионные процессы., 1999).

Наличие элементов ВПК разных стадий развития усиливают мозаичность лесного ценоза. Присутствие старых вывалов выявляется по ветровальному микрорельефу, представляющему собой чередование микроповышений и микропонижений (Скворцова и др., 1983).

Целью исследования является выявление закономерностей размещения и динамики растительности в некоторых микросайтах, образующихся в результате популяционной жизни деревьев.

Исследования проводили в пихто-ельниках липовых крупнопоротниково-разнотравных, носящих климатический характер, о чем свидетельствует выраженная возрастнопарцеллярная структура и полночленность онтогенетических спектров эдификаторных видов деревьев (Широков, 2006). Эдификаторную роль в этих сообществах выполняют: ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) — виды с разными биоэкологическими свойствами.

Микрорельеф в изучаемом сообществе хорошо выявляется визуально, однако оценить в процентах площадь, занимаемую вывалами, не представляется возможным, так как присутствуют ВПК всех возрастов. В условиях практически полностью естественной динамики можно считать, что любая точка в тот или иной момент проходила или проходит стадию ВПК.

В качестве микросайтов исследуются элементы вывалов (яма, бугор и ствол) на разных стадиях преобразования, пристволовые повышения или сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и относительно ровные участки межкроновых пространств в парцеллах из генеративных особей деревьев, условно считающиеся не подвергавшимися почвенным педотурбациям в течение длительного времени.

В работе рассматриваются 3 возрастные стадии вывального бугра и ямы (изучались только вывалы ели сибирской):

1 стадия — осыпание почвенного кома и камней в западину с корней упавшего дерева и формирование ветровального бугра. Осыпание почвенной массы с корней дерева в большинстве случаев заканчивается через 15–20 лет (Карпачевский и др., 1978), но может длиться и до 50 лет (Басевич, Скворцова, 1984; Васнев, Таргульян, 1995). В Висимском заповеднике осыпание завершается через 20–30 лет после падения дерева (Скворцова и др., 1983).

2 стадия — прекращение отсыпки, гумификация древесины корней. Через 20–30 лет вся почва с корней вываленного дерева осыпается, и образуется ветровальный бугор. Часто торчат крупные корни упавшего дерева, пораженные гнилью, но сохраняющие упругость (Скворцова и др.,



1983). Перегнивание их идет значительно медленнее, чем осыпание почвенной массы — 80–100 лет (Васенев, Таргульян, 1995; Скворцова и др., 1983).

3 стадия — окончательная гумификация древесины корней и ее минерализация. Минерализация древесины корней начинается через 120–130 лет и заканчивается к 200–300 годам. Перейдя столетний рубеж, внешний облик вывала меняется мало. Однако ветровальные бугры могут прослеживаться и до 500 лет (Скворцова и др., 1983). Максимальное сближение с фоном (ровными участками) наблюдается через 300–500 лет (Басевич, Скворцова, 1984). Положение почвенного кома угадывается по микроповышению.

Бугром в работе называется как вывороченная корневая система с почвенным комом (в форме «земляной стены»), так и сформированный после осыпания почвы и перегнивания корней собственно ветровальный бугор.

Разлагающийся ствол упавшего дерева (валежина) — микроместообитание особого типа. Заселение валежа особыми сосудистых растений в условиях южнотаежных пихто-ельников липовых Нижегородского Заволжья заселение начинается через 10–15 лет после падения ствола. Процесс изменения видового состава на валеже продолжается 25–35 лет (Широков, 1998; Восточноевропейские леса ..., 2004).

На основе предложенной схемы динамики населения упавших стволов (Спирин, Широков, 2002; Восточноевропейские леса ..., 2004) в работе рассматриваются 4 стадии деструкции валежин:

1 стадия — ствол находится на земле, древесина рыхлая, легко расслаивается. Кора упавшего дерева частично сохраняется. На верхней стороне ствола начинается интенсивный процесс гумификации. Господствуют мхи. Общее проективное покрытие сосудистых растений невелико, появляются лишь отдельные особи.

2 стадия — древесина легко крошится и окрашена в красно-бурый цвет. Проективное покрытие мхов снижается. Общее проективное покрытие и набор сосудистых растений увеличиваются. Валежина еще сохраняет округлую форму.

3 стадия — валежина теряет выраженную округлую форму, нижняя часть разлагающегося ствола слабо отличается от гумусового горизонта, лишь верхний слой имеет структуру слежавшейся подстилки. Общее проективное покрытие мхов меньше, чем на предыдущей стадии. Заметно увеличивается покрытие и состав сосудистых растений.

4 стадия — ствол полностью гумифицирован, валежина прослеживается как продолговатое возвышение на почве.

Таким образом, в работе рассматривается 12 типов микросайтов.

В пределах участка, где проводилось исследование, заложили 100 площадок размером 0,5 м x 0,5 м на относительно ровных участках межкрупных

пространств в парцеллах из генеративных особей деревьев. Эти участки длительное время не подвергались почвенным педотурбациям, что оценивали визуально (по сглаженному микрорельефу, наличию особей долгоживущих видов растений). На микросайтах других типов закладывали по 30 площадок размером 0,5 м x 0,5 м для каждой выделенной стадии. Всего заложили 430 площадок.

На всех площадках составляли полный флористический список сосудистых растений с указанием балла обилия по шкале Браун-Бланке. Определяли общее проективное покрытие (ОПП, %) сосудистых растений и мхов (отдельно). При составлении эколого-ценотических спектров использована классификация, предложенная в книге «Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность» (Восточноевропейские леса ..., 2004). Латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Для экологической характеристики микросайтов на всех площадках определяли некоторые морфометрические параметры: в западинах измеряли глубину (см), площадь отсыпки в яме (%), покрытие камней (%) и степень обводненности ямы; на буграх — высоту (см) и покрытие камней (%); на валежинах и пристволовых повышениях — только их высоту (см). Кроме измерений, проводимых на площадках, изучено 10 вывалов первой стадии. Рассматривались элементы: яма, бугор, отсыпка в яме. Измерены площадь (м<sup>2</sup>) и глубина (см) западин, для бугров определяли площадь внутренней стороны (м<sup>2</sup>) и высоту до поверхности земли (м), для отсыпки — покрытие в яме (%), высоту в срединной части (см) и площадь (м<sup>2</sup>). Для всех параметров подсчитаны средние значения, мода, размах.

При определении процента площади занятой камнями (покрытия), учитывали только выступающие на поверхность камни, свободные от мховой или другой растительности и не покрытые почвой. Степень обводненности ямы оценивали визуально. Выделены следующие категории: яма сухая, влажная, мокрая (вода «хлопает»), сырая (вода «стоит»).

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МИКРОСАЙТОВ.

При вываливании дерева образуется новое микроместообитание — западина (яма) со средней площадью 2 м<sup>2</sup> и глубиной до 60 см (чаще — 20 см). Глубина ветровальных западин с возрастом уменьшается и на второй стадии часто равна 9 см, на третьей стадии — 5 см.

При вывале ели с корнями выворачиваются подстилка, горизонты А1, А1А2, А2 (Поздеев, Новгородова, 2000). Поэтому почвы свежих западин отличаются низким содержанием органического углерода (Петелина, 2005), хотя для ненарушенных



участков пихто-ельников липняковых Висимского заповедника характерно высокое содержание гумуса (Скворцова и др., 1983). Литературные данные показывают, что гумусированность вывальных западин постепенно увеличивается (Скворцова и др., 1983).

Важно отметить, что около 35–40% площади в западинах первой стадии занимают камни, выступающие на поверхность почвы. Уже на второй стадии (т. е. через 20–30 лет после образования вывала) площадь видимых камней, составляет в среднем 5% от площади всей западины, так как большая их часть покрывается почвой.

Кроме того, частично вывальная яма на начальной стадии заполняется негумусированным почвенным материалом, осыпавшимся с корней вываленного дерева, и образуется сильно разрыхленный участок, занимающий в западине 20% (отсыпка). Средняя площадь отсыпки равна 0,4 м<sup>2</sup>; высота в срединной части — 14 см. На второй и на третьей стадиях преобразования ВПК осыпания не происходит, и участок отсыпки становится стенкой бугра. Участок отсыпки на первом этапе преобразования ВПК может рассматриваться как особый тип микросайта, так как создает дополнительную неоднородность условий для произрастания растений.

Как правило, западины вывалов на первой стадии всегда хорошо увлажнены (70% описанных площадок отнесены к влажным), что благоприятствует поселению мхов и других влаголюбивых растений. С возрастом режим увлажнения изменяется, и ветровальные ямы становятся более сухими.

Кроме западины, при падении дерева образуется другое микроместообитание — вываленная корневая система с почвенным комом (так называемая «земляная стена»), которая после осыпания и перегнивая корней формирует ветровальный бугор.

Высота «земляной стены» (этот термин применим только к буграм первой стадии), как правило, равна 130 см (максимально — 176 см). После осыпания (на второй стадии, т. е. через 20–30 лет) высота ветровального бугра составляет 30 см; на третьей стадии — 15 см, и положение бугра ВПК определяется в микрорельефе как небольшое повышение.

Площадь «земляной стены» с внутренней стороны составляет 2,5 м<sup>2</sup>.

Камни занимают на бугре незначительную площадь, т. к. быстро осыпаются в западину и на соседние с вывалом участки.

На вывальном бугре выделяют внешнюю (часть бугра со стороны упавшего ствола) и внутреннюю (часть бугра со стороны западины) стороны, и иногда вершину. Внутренняя сторона наименее благоприятна для развития растений в пределах всего ВПК (Скворцова и др., 1983). С возрастом резкие различия экологических условий между внешней и внутренней сторонами стираются.

В целом, для бугров Висимского заповедника характерны более благоприятные температурные условия (по сравнению с окружающим вывалом пространством) и отсутствие переувлажнения (Скворцова и др., 1983).

Комплекс западины и бугра формирует ветровальный почвенный комплекс. Спустя 20–30 лет после вывала на поверхность почвы ложится ствол упавшего дерева, и возникает новый элемент ветровального комплекса — валеж (Васенев, Таргульян, 1995). Заселение упавших стволов сосудистыми растениями начинается через 10–15 лет после падения дерева (Широков, 1998).

Для валежа как микросайта особого типа свойственны следующие экологические характеристики: равномерное увлажнение и содержание необходимого минимума питательных веществ. Валеж обладает плодородием и способствует поселению растений, удовлетворяя их потребности в азотном питании (Радюкина, 2004).

Пристволовые повышения ели — микросайты, формирование которых происходит в течение онтогенеза дерева. Свою специфику микроместообитания этого типа приобретают, когда дерево достигает зрелого генеративного состояния в результате затенения, опада, изменения режима влажности (Смирнова, Бобровский, 2001; Восточноевропейские леса ..., 2004; Киричок и др., 2006). Особи, произрастающие в подкroновом пространстве, особенно на пристволовых повышениях, находятся в неблагоприятных условиях.

## ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ МИКРОСАЙТОВ.

Изучение некоторых особенностей варьирования флористического состава, встречаемости и обилия видов в ходе преобразования ветровальных почвенных комплексов позволяет сделать предположения о механизмах микросукцессионных процессов в пихто-ельниках липовых Висимского заповедника.

### 1. Ветровальные западины (ямы).

Заращение ветровальных западин вывалов Висимского заповедника начинается в первый год после их образования и зависит от ряда факторов: размера западины, ее глубины, состава окружающей растительности и др. (Сибгатуллин, Шлыкова, 2000).

Исследования показали, что в заращении западин принимают участие 59 видов сосудистых растений из 33 семейств. Число видов сосудистых растений максимально на первой стадии, характеризующейся благоприятными условиями увлаж-

нения. В процессе преобразования ветровальной западины набор видов растений уменьшается, причем наиболее резкие изменения в составе растительности наблюдаются при сравнении со второй стадией, наступающей через 20–30 лет после образования вывала. В ходе микросукцессии сначала уменьшается, а затем несколько увеличивается общее проективное покрытие сосудистых растений, при одновременном уменьшении ОПП мхов.

Анализ видового состава растений по эколого-ценотическим группам (ЭЦГ) показал, что в западинах произрастают растения следующих ЭЦГ: бореальная лесная (BrF), бореальная опушечная (BrEg), неморальная лесная (NmF), неморальная опушечная (NmEg), нитрофильная лесная (NtF), нитрофильная опушечная (NtEg), группа растений влажных лугов (MFr), группа растений разреженных широколиственных лесов лесостепи (Qx).

Преобладающая эколого-ценотическая группа в западинах всех стадий — бореальная лесная. В процессе преобразования вывальной западины уменьшается число и доля участия в составе растительности лесных и опушечных видов нитрофильной эколого-ценотической группы. Кроме того, увеличивается доля видов бореальной лесной и неморальной лесной эколого-ценотических групп при одновременном уменьшении доли опушечных видов этих ЭЦГ. Наиболее резкие различия в соотношении долей участия видов разных эколого-ценотических групп в составе растительности выявляются при сравнении первой и второй стадий.

В западинах характерно присутствие неморальных, бореальных и нитрофильных опушечных видов, составляющих группу высокотравья. Разрастание этих относительно светолюбивых растений связано с образованием прорывов в пологие леса при падении деревьев. В ходе преобразования западины для этих видов характерно уменьшение встречаемости или полное выпадение из травяного покрова, что связано с постепенным зарастанием окон.

Анализ встречаемости сосудистых видов растений показал, что наибольшей встречаемостью (в интервале 50–100 %) в ветровальных западинах независимо от стадии преобразования характеризуются следующие виды сосудистых растений: *Luzula pilosa* (L.) Willd. (55,56%), *Milium effusum* L. (52,22%), *Oxalis acetosella* L. (85,56%), *Stellaria bungeana* Fenzl. (73,33%) (табл. 1).

Строго приуроченных видов к западинам, т. е. встречающихся только в микросайтах этого типа, мало. Большинство из них с очень низкой встречаемостью: *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Sa. Kurata or (Turcz. ex Kunze) Jermy (10,00%), *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs. (3,33%) и *Geum rivale* L. (3,33%). Однако можно выделить группу видов сосудистых растений, встречаемость которых в западинах существенно выше, чем в микросай-

тах других типов: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Circaea alpina* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Salix caprea* L., *Chrysosplenium alternifolium* L.

При анализе сходства флористического состава западин разных стадий с использованием коэффициента Жаккара показано, что первая и третья стадии преобразования ветровальных западин наименее сходны (коэффициент сходства — 0,64). Наиболее сходны по видовому составу вторая и третья стадии (коэффициент сходства — 0,78) (табл. 2).

Для каждой стадии преобразования западины, рассматриваемые как микросайты разных типов, объединенные единым процессом микросукцессии, выделены группы видов, встречаемость которых равна 50–100 % (табл. 1).

## 2. Ветровальные бугры.

В зарастании ветровальных бугров принимают участие 50 видов сосудистых растений из 31 семейства.

В ходе микросукцессии на бугре увеличивается число видов сосудистых растений, их общее проективное покрытие. При этом ОПП мхов уменьшается.

На вывальных буграх произрастают виды растений бореальной лесной (BrF), бореальной опушечной (BrEg), неморальной лесной (NmF), нитрофильной лесной (NtF), нитрофильной опушечной (NtEg) эколого-ценотических групп, а также влажных лугов (MFr) и растения группы разреженных широколиственных лесов лесостепи (Qx). Преобладает по числу видов на всех стадиях преобразования бореальная лесная ЭЦГ. Опушечных видов бореальной и нитрофильной ЭЦГ меньше, чем в западине.

В процессе преобразования бугра увеличивается число видов бореальной лесной и неморальной лесной эколого-ценотических групп, участвующих в зарастании микросайтов этого типа. Однако доля (и роль) видов растений бореальной лесной и бореальной опушечной ЭЦГ в процессе микросукцессии падает, а неморальной лесной увеличивается. Также уменьшается число и доля участия видов нитрофильной эколого-ценотической группы в составе растительности. Наиболее значительные изменения в соотношении числа и доли видов разных ЭЦГ происходят при переходе ко второй стадии преобразования ветровального бугра.

На вывальных буграх со встречаемостью в интервале 50–100 % отмечаются только *Oxalis acetosella* L. (82,22%) и *Rubus idaeus* L. (61,11%) (табл. 1).

Большинство видов произрастает в микросайтах разных типов, но среди них найдены виды с выраженным тяготением к ветровальным буграм: *Betula pubescens* Ehrh., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Rubus idaeus* L., *Sambucus sibirica* Nakai.

Видов, которые растут только на ветровальных буграх, нет (исключение — *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr., но этот вид с низкой встречаемостью).

Сравнение наборов видов разных стадий преобразования ветровального бугра с помощью коэффициента Жаккара показало, что первый и второй этапы зарастания имеют низкий индекс сходства (0,35), а второй и третий — достаточно высокий (0,76) (табл. 2).

Экологические условия внешней и внутренней сторон ветровального бугра и его вершины контрастны. Различия особенно отчетливо проявляются на первой и отчасти на второй стадиях преобразования вывального бугра и влияют на состав растительности.

На внешней стороне бугра первой стадии присутствуют виды, которые произрастали до образования вывала и входили в комплекс видов пристволовых повышений: *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Linnaea borealis* L., *Trientalis europaea* L., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt. и *Calamagrostis obtusata* Trin.

Внутренняя сторона бугра, обращенная к западине, часто покрывается молодыми особями *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman и *Oxalis acetosella* L., изредка присутствуют другие растения. На верхушке вывального бугра часто доминируют виды растений реактивной стратегии, способные дольше удерживаться на буграх, чем западинах.

### 3. Валежины.

В зарастании упавших стволов ели сибирской принимают участие растения 48 видов 30 семейств. На начальных этапах освоения валежин, когда общее проективное покрытие мхов достигает 85%, могут произрастать особи только 12 видов сосудистых растений. Постепенно число видов сосудистых растений увеличиваются, а мхов снижается.

На разлагающихся стволах ели сибирской могут произрастать особи растений бореальной лесной (BrF), бореальной опушечной (BrEg), неморальной лесной (NmF), нитрофильной лесной (NtF), нитрофильной опушечной (NtEg) эколого-ценотических групп, а также видов влажных лугов (MFr) и группы растений разреженных широколиственных лесов лесостепи (Qx). По мере деструкции валежин увеличивается число видов всех перечисленных эколого-ценотических групп, однако доля бореальных лесных видов постепенно падает, а доля неморальных лесных растет.

Видов, которые встречаются только на стволах вывальных деревьев, нет. Высокой встречаемостью в микросайте этого типа по сравнению с другими микрорастительными отличается только *Picea obovata* Ledeb.

Среди всех видов сосудистых растений, отмечаемых на валежинах, часто обнаруживали расте-

ния: *Oxalis acetosella* L., *Picea obovata* Ledeb., *Stellaria bungeana* Fenzl. (табл. 1).

Сравнение флористического сходства валежин выделенных стадий с использованием коэффициента Жаккара показало, что третья и четвертая стадии наиболее близки по видовому составу растительности (0,60), тогда как первая и четвертая характеризуются очень низким коэффициентом сходства (0,20) (табл. 2).

### 4. Пристволовые повышения.

Комплекс видов пристволовых повышений зрелых генеративных особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) составляет 21 вид сосудистых растений 15 семейств.

На пристволовых повышениях преобладают особи бореальной эколого-ценотической группы, представленной как лесными (BrF), так и опушечными (BrEg) видами. Кроме них, на пристволовых повышениях обнаружены особи неморальных лесных (NmF) и нитрофильных лесных (NtF) видов растений.

Виды со встречаемостью на пристволовых повышениях 50–100% представлены в таблице 1. В микросайте этого типа значительно чаще, чем в других микрорастительных сообществах, произрастают особи следующих видов: *Abies sibirica* Ledeb., *Calamagrostis obtusata* Trin., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt и *Vaccinium myrtillus* L.

По видовому составу пристволовые повышения сходны с валежинами второй стадии деструкции (коэффициент сходства — 0,53), с микросайтами других типов коэффициенты сходства очень низкие. Здесь так же господствуют представители бореального мелкотравья. После образования вывала живые растения, сохранившиеся у основания ствола упавшего дерева, принимают участие в зарастании внешней стороны бугра и способны перемещаться на упавший ствол.

### 5. Выровненные участки межкряжовых пространств.

На относительно ровных участках под пологом взрослых деревьев (т. е. в парцеллах из генеративных особей деревьев), которые условно считаются не подвергавшимися почвенным педотурбациям в течение долгого времени, произрастают особи 53 видов сосудистых растений из 29 семейств.

В таких микросайтах обнаружены виды следующих эколого-ценотических групп: бореальной лесной (BrF), бореальной опушечной (BrEg), неморальной лесной (NmF), неморальной опушечной (NmEg), нитрофильной лесной (NtF), нитрофильной опушечной (NtEg) и влажных лугов (MFr).

Только на выровненных участках встречаются особи *Actaea spicata* L., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd и *Lonicera xylosteum* L. Значительно чаще на выровненных участках под пологом взрослых



деревьев, чем в других микросайтах встречаются: *Adoxa moschatellina* L., *Aegopodium podagraria* L., *Ajuga reptans* L., *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub, *Anemonoides reflexa* (Steph.) Holub, *Asarum europaeum* L., *Cacalia hastata* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Paris quadrifolia* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stachys sylvatica* L., *Tilia cordata* Mill., *Viola mirabilis* L. Список видов растений со встречаемостью 50–100% представлен в таблице 1.

В работе изучены некоторые особенности размещения древесных и кустарниковых видов растений в микросайтах разных типов. На элементах ВПК могут расти особи 7 видов древесных и кустарниковых видов: *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Picea obovata* Ledeb., *Salix caprea* L., *Sambucus sibirica* Nakai, *Sorbus sibirica* Hedl., *Tilia cordata* Mill., *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr и *Lonicera xylosteum* L. Большинство из этих видов может произрастать в микросайтах разных типов. Однако особи пихты сибирской преобладают на пристволовых повышениях, березы пушистой и бузины сибирской — на буграх, ели сибирской — на валежинах, ивы козьей — в западинах, рябины сибирской — на выровненных участках под пологом взрослых деревьев. Только *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr и *Lonicera xylosteum* L. обнаружены в микросайтах определенного типа (на буграх и выровненных участках соответственно).

Для оценки альфа-разнообразия микроместообитаний всех типов использовали показатели: видовое богатство (число видов в микросайте) и видовую насыщенность (среднее число видов на единицу площади — 0,25 кв. м.) (Оценка и сохранение ..., 2000). Наибольшим видовым богатством характеризуется западина, далее (в порядке убывания): выровненные участки, бугор, валеж и пристволовые повышения (табл. 3).

Проведенные исследования позволяют сделать следующие заключения:

В формировании мозаичности напочвенного покрова принимают участие 66 видов 8 эколого-ценотических групп. В микросайтах всех типов преобладают виды бореальной лесной ЭЦГ.

Пристволовые повышения по видовому составу резко отличаются от микросайтов всех типов, растительность их специфична. Наиболее близки к пристволовым повышениям валежины второй стадии. Элементы ветровальных почвенных комплексов (западина, бугор, валеж) обладают сходным флористическим составом. Но среди них наиболее схожи по составу сосудистых растений яма и валеж, а наименее — бугор и валеж, но различия незначительны. Выровненные участки проявляют наибольшее сходство по набору растений с ветровальными ямами, наименьшее — с валежом.

На начальных стадиях зарастания элементы вывалов, включая ямы, бугры и валежины, характеризуются низким коэффициентом флористичес-

кого сходства Жаккара. На конечных стадиях преобразования микросайты становятся более сходны по видовому составу.

Резкие изменения экологических условий в результате образования вывала, определяющие возникновение контрастных микроусловий, с возрастом сглаживаются. Этот процесс обеспечивает возникновение выраженной мозаичности растительности только на начальных стадиях преобразования элементов ветровальных почвенных комплексов. В ходе микросукцессии видовой состав растительности в микросайтах становится малоспецифичным, так как элементы ВПК сближаются по экологическим условиям. Большинство видов входит в состав растительности микросайтов разных типов. При этом различия в видовом составе достигаются, в первую очередь, за счет изменения встречаемости и обилия одних и тех же видов, так как видов, строго приуроченных к конкретным элементам ветровальных почвенных комплексов и стадиям их преобразования, мало. Постепенно в травяном покрове формируется комплекс видов, сходный по флористическому составу с участками, долгое время не подвергавшихся почвенным педотурбациям.

Пихто-ельники липовые Висимского заповедника отличаются высокой неоднородностью напочвенного покрова, связанной с наличием ярко выраженной мозаики микросайтов с характерным набором видов и режимом экологических факторов.

Автор выражает благодарность своему научному руководителю д. б. н., проф. О.В. Смирновой, а также Н.А. Тороповой, Т.С. Проказиной, Е.Ю. Бакун, А.И. Широкову, Н.В. Беляевой, Р.З. Сибгатуллину, Ю.Ф. Марину, Л.В. Мариной за неоценимую помощь в сборе материала, его обработке и написании статьи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Басевич В. Ф., Скворцова Е. Б. Особенности и скорость регенерации почв при ветровальных педотурбациях // История развития почв СССР в голоцене: тезисы докладов Всесоюзной конференции (4–7 декабря 1984 г., Пущино). — Пущино, 1984. С. 69–71
- Васенев И. И., Таргульян В. О. Ветровал и таежное почвообразование (режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий). — М.: Наука, 1995. 247 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов. — М.: Наука, 2004. 479 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. — М.: Наука, 1994. 364 с.
- Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. — М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с.
- Карпачевский Л. О., Дмитриев Е. А., Скворцова Е. Б., Басевич В. Ф. Роль вывалов в формировании структуры почвенного покрова // Структура почвенного покрова и ис-

- пользование почвенных ресурсов. — М.: Наука, 1978. С. 37–43
- Киричок Е. И., Копцева Н. С., Зайцев М. С. Роль ели обыкновенной в формировании мозаичности растительного покрова в сосняках-зеленомошниках Неруссо-Деснянского Полесья // Тезисы докладов 10-ой Пущинской конференции молодых ученых «Биология — наука XXI века». — Пущино, 2006, в печати.
- Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки, 1991, № 8. С. 7–20.
- Коротков В. Н. Опыты по ускорению демутиационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюлл. МОИП, отд. биологический. — Т. 95, вып. 2, 1990. С. 131–141.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л. Б. Заугольной. — М.: Научный центр, 2000. 185 с.
- Петелина Е. Д. Эволюция ветровального почвенного комплекса в первые три года его существования // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение, 2005, № 1. С. 3–10.
- Поздеев Е. Г., Новгородова Г. Г. Формирование микроэкотопов на ветровальных площадях в Висимском заповеднике // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем (сб. науч. трудов). — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 31–37.
- Радюкина А. Ю. Влияние валежа на свойства дерново-подзолистых почв // Лесоведение, 2004, № 4. С. 51–60.
- Сибгатуллин Р. З., Шлыкова Н. А. Влияние катастрофического ветровала 1995 г. на первобытные леса Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем (сб. науч. трудов). — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 24–31.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
- Смирнова О. В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение, 2004, № 3. С. 15–27
- Смирнова О. В. Популяции ключевых видов как создатели гетерогенной среды // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Часть. 1. — Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 168–178
- Смирнова О. В., Бобровский М. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология, 2001, № 3. С. 177–181.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере лесов европейской части СССР). — Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. Популяционные механизмы динамики лесных цензов // Биол. науки, 1989, № 11. С. 48–58.
- Спирин В. А., Широков А. И. Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южнотаежных фитоценозах // Микология и фитопатология, 2002. Т. 37 (1). С. 22–23
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О. В. Смирновой и Е. С. Шапошниковой. — СПб.: РБО, 1999. 549 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. — СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Широков А. И. Возрастнопарцеллярная гетерогенность первобытных ельников Висимского заповедника // Принципы и способы сохранения биоразнообразия (сборник материалов II Всероссийской научной конференции). — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 24–26
- Широков А. И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение, 2005, № 1. С. 19–27.
- Широков А. И. Экологические особенности, внутривидовая структура и динамика пихто-ельников липовых в условиях южной тайги низменного Заволжья. Дисс... канд. биол. наук. — Нижний Новгород, 1998. 226 с.
- Яницкая Т. О. Мозаичность травяного покрова в широколиственном лесу, связанная с естественными нарушениями // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1994. Т. 99, вып. 6. С. 100–106.
- Whittaker R. H., Levin S. A. The role of mosaic phenomena in natural communities / Theoretical population biology, 1977. V. 12. No. 2. P. 117–139.
- The ecology natural disturbance and patch dynamics. — Orlando etc: Acad. Press, 1985. XIV, 472 p.

Таблица 1

### Виды растений в микросайтах разных типов со встречаемостью в интервале 50–100%

| Микросайты   | Виды   |
|--------------|--|
| ЯМА_1        | <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt, <i>Sorbus sibirica</i> Hedl., <i>Valeriana wolgensis</i> Kazak., <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth, <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl., <i>Oxalis acetosella</i> L. |
| ЯМА_2        | <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Rubus idaeus</i> L., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl., <i>Oxalis acetosella</i> L.  |
| ЯМА_3        | <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Calamagrostis obtusata</i> Trin., <i>Milium effusum</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.  |
| <b>ЯМА</b>   | <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Milium effusum</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.  |
| БУГОР_1      | <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Rubus idaeus</i> L.   |
| БУГОР_2      | <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl., <i>Rubus idaeus</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L.  |
| БУГОР_3      | <i>Milium effusum</i> L., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L.   |
| <b>БУГОР</b> | <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Rubus idaeus</i> L.  |
| ВАЛЕЖ_1      | <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Picea obovata</i> Ledeb.   |



| Микросайты             | Виды   |
|------------------------|--|
| ВАЛЕЖ_2                | <i>Oxalis acetosella</i> L.  |
| ВАЛЕЖ_3                | <i>Milium effusum</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.  |
| ВАЛЕЖ_4                | <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl., <i>Oxalis acetosella</i> L.   |
| <b>ВАЛЕЖ</b>           | <i>Oxalis acetosella</i> L.  |
| ПРИСТВОЛОВЫЕ ПОВЫШЕНИЯ | <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Calamagrostis obtusata</i> Trin., <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt  |
| ВЫРОВНЕННЫЕ УЧАСТКИ    | <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Anemonoides reflexa</i> (Steph.) Holub, <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt, <i>Milium effusum</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort., <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl. |

Примечание: ЯМА\_1 – западина 1 стадии; ЯМА\_2 – западина 2 стадии; ЯМА\_3 – западина 3 стадии; БУГОР\_1 – бугор 1 стадии; БУГОР\_2 – бугор 2 стадии; БУГОР\_3 – бугор 3 стадии; ВАЛЕЖ\_1 – валежина 1 стадии, ВАЛЕЖ\_2 – валежина 2 стадии, ВАЛЕЖ\_3 – валежина 3 стадии, ВАЛЕЖ\_4 – валежина 4 стадии; **ЯМА, БУГОР, ВАЛЕЖ** — обобщенные показатели для микросайтов без деления на стадии.

Таблица 2

### Показатели флористического сходства (коэффициент Жаккара) между микросайтами разных типов

| Микросайты             |              | Яма  |      |      |      | Бугор |      |      |       | Валеж |      |      |      |       | Пристволовые повышения | Выровненные участки |
|------------------------|--------------|------|------|------|------|-------|------|------|-------|-------|------|------|------|-------|------------------------|---------------------|
|                        | Стадии       | 1    | 2    | 3    | Яма  | 1     | 2    | 3    | Бугор | 1     | 2    | 3    | 4    | Валеж |                        |                     |
| Яма                    | 1            | –    | 0,71 | 0,64 |      | 0,52  | 0,60 | 0,58 |       | 0,21  | 0,43 | 0,60 | 0,60 |       | 0,36                   | 0,63                |
|                        | 2            |      | –    | 0,78 |      | 0,46  | 0,71 | 0,72 |       | 0,24  | 0,49 | 0,71 | 0,71 |       | 0,40                   | 0,69                |
|                        | 3            |      |      | –    |      | 0,41  | 0,65 | 0,67 |       | 0,24  | 0,44 | 0,65 | 0,76 |       | 0,38                   | 0,76                |
|                        | <b>Яма</b>   |      |      |      | –    |       |      |      | 0,76  |       |      |      |      |       | <b>0,78</b>            | <b>0,33</b>         |
| Бугор                  | 1            | 0,52 | 0,46 | 0,41 |      | –     | 0,51 | 0,44 |       | 0,21  | 0,51 | 0,50 | 0,38 |       | 0,22                   | 0,33                |
|                        | 2            | 0,60 | 0,71 | 0,65 |      | 0,51  | –    | 0,70 |       | 0,23  | 0,48 | 0,64 | 0,68 |       | 0,49                   | 0,55                |
|                        | 3            | 0,58 | 0,72 | 0,67 |      | 0,44  | 0,70 | –    |       | 0,26  | 0,47 | 0,62 | 0,56 |       | 0,33                   | 0,62                |
|                        | <b>Бугор</b> |      |      |      | 0,76 |       |      |      | –     |       |      |      |      |       | <b>0,75</b>            | <b>0,39</b>         |
| Валеж                  | 1            | 0,21 | 0,24 | 0,24 |      | 0,21  | 0,23 | 0,26 |       | –     | 0,42 | 0,26 | 0,20 |       | 0,27                   | 0,18                |
|                        | 2            | 0,43 | 0,49 | 0,44 |      | 0,51  | 0,48 | 0,47 |       | 0,42  | –    | 0,46 | 0,38 |       | 0,53                   | 0,37                |
|                        | 3            | 0,60 | 0,71 | 0,65 |      | 0,50  | 0,64 | 0,62 |       | 0,26  | 0,46 | –    | 0,60 |       | 0,43                   | 0,49                |
|                        | 4            | 0,60 | 0,71 | 0,76 |      |       |      |      |       | 0,20  | 0,38 | 0,60 | –    |       | 0,41                   | 0,61                |
|                        | <b>Валеж</b> |      |      |      | 0,78 |       |      |      | 0,75  |       |      |      |      | –     | <b>0,49</b>            | <b>0,68</b>         |
| Пристволовые повышения |              | 0,36 | 0,40 | 0,38 | 0,33 | 0,22  | 0,49 | 0,33 | 0,39  | 0,27  | 0,53 | 0,43 | 0,41 | 0,49  | –                      | <b>0,30</b>         |
| Выровненные участки    |              | 0,63 | 0,69 | 0,76 | 0,75 | 0,33  | 0,55 | 0,62 | 0,69  | 0,18  | 0,37 | 0,49 | 0,61 | 0,68  | 0,30                   | –                   |

Таблица 3

### Оценка альфа-разнообразия микросайтов разных типов

| Микросайты           | Яма  |      |     |             | Бугор |     |     |            | Валеж |     |     |     |            | Пристволовые повышения | Выровненные участки |
|----------------------|------|------|-----|-------------|-------|-----|-----|------------|-------|-----|-----|-----|------------|------------------------|---------------------|
|                      | 1    | 2    | 3   | Яма         | 1     | 2   | 3   | Бугор      | 1     | 2   | 3   | 4   | Валеж      |                        |                     |
| Видовое богатство    | 51   | 45   | 44  | <b>59</b>   | 28    | 37  | 41  | <b>50</b>  | 12    | 25  | 32  | 37  | <b>48</b>  | 21                     | 53                  |
| Видовая насыщенность | 11,7 | 10,4 | 9,5 | <b>10,5</b> | 5,6   | 6,6 | 8,6 | <b>6,9</b> | 2,4   | 5,3 | 7,6 | 8,1 | <b>5,9</b> | 6,0                    | 11,7                |

## К фауне мух надсемейства *Empidoidea* (Diptera: *Empidoidea*) Висимского заповедника. Семейства *Empididae* и *Hybotidae*

Д. Д. Костров

Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург), kostrov@gmail.com

В настоящей работе представлен список видов мух надсемейства *Empidoidea*, собранных на территории Висимского заповедника, в период с 8 июня по 17 июля 2005г. В результате, были собраны представители 3 семейств из этого надсемейства: *Hybotidae*, *Empididae*, и *Dolichopodidae*. Семейство *Dolichopodidae* в данной работе не рассматривается и находится в стадии обработки.

Муhy этиx семейств попадаютx на растительности по берегам рек, на влажных лугах и на ветвях кустарников и на цветах, или на лиственных опушках. Часть родов может быть встречена на коре деревьев (*Tachypeza*) или над поверхностью воды (*Hilara*).

В данном списке представлены виды, собранные методом энтомологического кошения. Материалы собранные ловушкой Малеза и с помощью так называемых «желтых тарелок» находятся на стадии обработки.

Всего по результатам определения для фауны заповедника можно указать 49 видов из 12 родов для семейств *Hybotidae* и *Empididae*. 2 вида (1 вид рода *Empis* и 1 вид рода *Hilara*) по имеющимся на данный момент таблицам (см. список литературы) определить не удалось — по всей видимости, это новые для науки виды. Данный факт следует рассматривать как данные, подтверждающие необходимость и ценность дальнейших исследований фауны заповедника.

### Сем. *Hybotidae*

1. *Hybos grossipes* (Linnaeus, 1767)
2. *Bicellaria intermedia* Lundbeck, 1910
3. *B. nigra* (Meigen, 1824)
4. *B. nigrita* Collin, 1926
5. *B. spuria* (Fallen, 1816)
6. *B. subpilosa* Collin, 1926
7. *B. sulcata* (Zetterstedt, 1842)
8. *Euthyneura gyllenhali* (Zetterstedt, [1838])
9. *E. myrtilli* Macquart, 1836
10. *Leptopeza borealis* Zetterstedt, 1842
11. *L. flavipes* (Meigen, 1820)
12. *Oedalea stigmatella* Zetterstedt, 1842
13. *Oropezella sphenoptera* (Loew, 1873)
14. *Platypalpus alter* (Collin, 1961)
15. *Pl. balticus* V Kovalev, 1971
16. *Pl. boreoalpinus* Frey, 1943
17. *Pl. brachystylus* (Bezzi, 1892)
18. *Pl. calceatus* (Meigen, 1822)
19. *Pl. candicans* (Fallen, 1815)

20. *Pl. cursitans* (Fabricius, 1775)
21. *Pl. ecalceatus* (Zetterstedt, [1838])
22. *Pl. exilis* (Meigen, 1822)
23. *Pl. luteus* (Meigen, 1804)
24. *Pl. minutus* (Meigen, 1804)
25. *Pl. nigricoxa* (Mik, 1884)
26. *Pl. pallidicoxa* (Frey, 1913)
27. *Pl. stigmatellus* (Zetterstedt, 1842)
28. *Tachypeza fennica* Tuomikoski, 1932
29. *T. nibula* (Meigen, 1804)
30. *T. truncorum* (Fallen, 1815)
31. *Trichina bilobata* Collin, 1926

### Сем. *Empididae*

32. *Empis bicuspidata* (Engel, 1918)
33. *E. nigripes* Strobl, 1898
34. *E. prodromus* Loew, 1867
35. *E. punctata* Meigen, 1804
36. *E. stercorea* Linnaeus, 1761
37. *E. trigramma* Wiedemann in Meigen, 1822
38. *E. univittata* Loew, 1867
39. *E. sp.*
40. *Rhamphomyia anomala* Oldenberg, 1915
41. *Rh. crassirostris* (Fallen, 1816)
42. *Rh. curvula* Frey, 1913
43. *Rh. stigmosa* Macquart, 1827
44. *Rh. trigemina* Oldenberg, 1927
45. *Hilara abdominalis* Zetterstedt, [1838]
46. *H. cornicula* Loew, 1873
47. *H. interstincta* (Fallen, 1816)
48. *H. sp.*
49. *Trichopeza albocincta* (Boheman, 1864)

### ЛИТЕРАТУРА

- Городков К. Б., Ковалев В. Г. Семейство Empididae — толкунчики // Определитель насекомых европейской части СССР: Двукрылые, блохи. — Л., 1969. Т. 5, №92. С. 573-670.
- Ковалев В. Г. Двукрылые родов *Drapetis* Mg. и *Crossopalpus* Bigot. (Diptera, Empididae) Европейской части СССР // Энтомологическое обозрение. — Л., 1972. Т. 51. С. 173-195.
- Chv la M The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. — Klampenborg, V. 3, 1975. 336 с.
- Chv la M The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. II. General part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae // Fauna Entomologica Scandinavica. — Klampenborg, V. 12, 1983. 281 pp.
- Chv la M. Family Empididae // Catalogue of Palearctic Diptera. — Budapest, V. 6, 1989. P. 228-336.
- Chv la M. Monograph of northern and central European species

of *Platypalpus* (Diptera: Hybotidae), with data on the occurrence in Czechoslovakia // *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*. V. 32, 1989. 209-376.

*Chv la M., Kovalev V.* Family Hybotidae // *Catalogue of Palearctic Diptera*. — Budapest, V. 6, 1989. P. 174-227.

*Chv la M* The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark.

III. Genus *Empis* // *Fauna Entomologica Scandinavica*. — Klampenborg, V. 29, 1994. 187 pp.

*Collin J. E.* British flies. VI: Empididae. — Cambridge, 1961. 782 pp.

## Пищевые связи мицетофильных жесткокрылых (*Coleoptera, Insecta*) Висимского заповедника

Б. В. Красуцкий

Русское энтомологическое общество, boris\_k.63@mail.ru

В одной из ранее опубликованных работ по материалам 4-х летних исследований (1996–1999 гг.) была дана краткая характеристика фауны ксилофильных и мицетофильных жесткокрылых Висимского заповедника (Красуцкий, 2000). Задача настоящей статьи — анализ пищевых связей жуков — обитателей плодовых тел и мицелиального слоя основных дереворазрушающих базидиальных грибов (*Basidiomycota, Hymenomycetales*).

В качестве объекта исследований были взяты жесткокрылые насекомые, связанные в своей биологии с ксилотрофными базидиомицетами, принадлежащими к 8 порядкам (*Agaricales, Coriariales, Fomitopsidales, Hymenochaetales, Hyphodermatales, Polyporales, Schizophyllales, Stereales*) и 13 семействам (*Strophariaceae, Tricolomataceae, Coriolaceae, Fomitaceae, Fomitopsidaceae, Phaeolaceae, Inonotaceae, Phellinaceae, Bjerkanderaceae, Stecherinaceae, Polyporaceae, Schizophyllaceae, Peniophoraceae*). Исследовано более 1600 плодовых тел 34 видов грибов и 346 образцов коры и древесины березы, осины, ели, пихты и сосны, содержащих мицелий 19 видов ксилотрофных грибов. Подробная методика исследований опубликована ранее (Красуцкий, 2005), здесь отмечу, что в качестве основного критерия при анализе пищевых связей жуков с грибами были использованы коэффициенты предпочтения, отражающие долю участия конкретных видов грибов в общем пищевом рационе насекомых. Они рассчитывались по простейшей формуле:

$$N(A) = \frac{A}{(B+C+D+\dots)}, \text{ где}$$

$N(A)$  — коэффициент предпочтения жуком  $N$  гриба  $A$ , значения  $A, B, C, D, \dots$  соответствуют количеству плодовых тел, заселенных жуком  $N$  (по личинкам).

Естественно, коэффициенты предпочтения были использованы при изучении пищевых связей лишь тех видов жесткокрылых, которые в соответствии с экологической классификацией относятся к группе специализированных мицетобионтов — мицетофагов (Красуцкий, 2005).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенного исследования в составе мицетофильного сообщества было выявлено и идентифицировано 59 видов жуков из 20 семейств. Из них 35 видов из 9 семейств относятся к группе специализированных мицетобионтов-мицетофагов — они заселяют, в подавляющем большинстве случаев, только плодовые тела грибов и (или) миксомицетов, 24 вида из 13 семейств являются эврибионтами и встречаются в разнообразных органических субстратах, в том числе и в плодовых телах грибов. Безусловными доминантами в энтомокомплексах ксилотрофных грибов являются трутовиковые жуки (*Cisidae*) — их встречаемость (% заселенных плодовых тел от всех исследованных) составляет 23%, далее следуют грибовики (*Erotylidae*) — 8%, грибобеды (*Mycetophagidae*) — 6,3%, блестянки (*Nitidulidae*) — 5,7%, коротконадкрылые (*Staphylinidae*) — 5,5%, челновидки (*Scaphidiidae*) — 5,1% и чернотелки (*Tenebrionidae*) — 4,8%. Представители семейств *Trogossitidae* (щитовидки), *Cerylonidae* (гладкотелы), *Melandryidae* (тенелюбы), *Mordellidae* (горбатки), *Colydiidae* (узкотелки), *Cucujidae* (плоскотелки), *Silvanidae* и монотомиды (*Monotomidae*) большей частью развиваются под корой и в гнилой древесине и встречаются на грибах только в стадии имаго.

### I. Сем. *Carabidae* — жужелицы

1. *Tachyta nana* (Gyll.) — в заповеднике большей частью заселяет мицелиальный слой грибов *Trichaptum bifforme* (*Stecherinaeae, Hyphodermatales*) и *Pleurotus pulmonarius* (*Polyporaceae, Polyporales*) под корой лиственных деревьев, в основном, березы. По типу питания является факультативным хищником и факультативным мицетофагом.

### II. Сем. *Scaphidiidae* — челновидки

- I *Scaphisoma agaricinum* (L.) — облигатный мицетофаг, личинки которого развиваются на гименофоре живых плодовых тел различных кси-

лотрофных грибов. В Висимском заповеднике обнаружен только на спороносящих базидиомах настоящего трутовика *Fomes fomentarius* (Fomitaceae, Coriolales).

2. *S. inopinatum* (Lobl.) — как и предыдущий вид является облигатным открытоживущим мицетофагом. В заповеднике предпочитает *F. fomentarius*.
3. *S. subalpinum* Reitt. — на территории заповедника живет и развивается только на спороносящих плодовых телах *F. fomentarius*.
4. *Scaphidium quadrimaculatum* Oliv. — найден на старом березовом пне, пораженном грибами *Stecherinum ochraceum* (Stecherinaceae, Hyphodermatales). По литературным данным является облигатным скрытноживущим мицетофагом грибов из родов *Oxyporus* и *Stecherinum* (Никитский, Осипов, Чемерис, Семенов, Гусаков, 1996).

### III. Сем. Leiodidae — гладкотелки

1. *Agathidium seminulum* (L.) — хорошо известен как обитатель плазмодиев многих миксомицетов, единично найден (2 экз.) на стадии имаго на гименофоре спороносящих *F. fomentarius*. Облигатный миксомицетофаг и факультативный мицетофаг.
2. *Anisotoma humeralis* (F.) — облигатный миксомицетофаг и факультативный мицетофаг, развивающийся в плазмодиях очень многих миксомицетов. В заповеднике обнаружен на спороносящих базидиомах настоящего трутовика.
3. *Sciodreporoides watsoni* (Spence) — на стадии имаго найден в сухих плодовых телах вешенки *Pl. pulmonarius*. Пищевые режимы этого вида разнообразны — некрофагия, сапрофагия, копрофагия и факультативная мицетосапрофагия.

### IV. Сем. Staphylinidae — коротконадкрылые

1. *Oxyporus mannerheimi* Gyll. — облигатный мицетофаг, связанный с разнообразными грибами — напочвенными (*Boletales*) и некоторыми ксилотрофными. В Висимском заповеднике развивается в плодовых телах грибов *Kuechneromyces mutabilis* (*Strophariaceae*, *Agaricales*) — коэффициент предпочтения 0,31, *Pholiota squarrosa* (*Strophariaceae*, *Agaricales*) — 0,13, *Armillariella mellea* (*Tricholomataceae*, *Agaricales*) — 0,56.
2. *O. maxillosus* F. — вид с широким спектром пищевых связей по отношению к различным грибам. В его пищевой рацион в заповеднике входят *K. mutabilis* — коэффициент предпочтения 0,11, *Ph. squarrosa* — 0,08, *A. mellea* — 0,23, *Pl. ostreatus* — 0,16, *Pl. pulmonarius* — 0,58.
3. *Lordithon lunulatus* (L.) — полифаг различных грибов — напочвенных и древесных. Особенно предпочитает *Pl. pulmonarius* — 0,81, *Pl. ostreatus* — 0,19.

4. *L. trimaculatus* (Payk.) — редкий в заповеднике вид. Развивается в грибах *Pl. pulmonarius*, на стадии имаго посещает спороносящие плодовые тела *F. fomentarius*.
5. *Sepedophilus bipustulatus* (Grav.) — хорошо известен как открытоживущий обитатель ксилотрофных грибов с многолетними плодовыми телами, предпочитает спороносящие грибы. В заповеднике встречался только на спороносящих *F. fomentarius*.
6. *Tachinus laticollis* Grav. — обитатель разнообразной разлагающейся органики, в том числе и старых грибов — сапрофаг, некрофаг, детритофаг и мицетосапрофаг. Единично найден на стадии имаго в старых базидиомах *F. fomentarius*.

### V. Сем. Anobiidae — точильщики

1. *Dorcatoma lomnickii* Reitt. — характерный обитатель мертвых многолетних древесных плодовых тел трутовиков. В заповеднике развивается в грибах *Fomitopsis pinicola* (*Fomitopsidaceae*, *Fomitopsidales*) — коэффициент предпочтения 0,28 и *F. fomentarius* — 0,72.

### VI. Сем. Trogossitidae — щитовидки.

1. *Peltis grossa* (L.) — развивается в мягкой буре гнили лиственных (береза, осина, ольха) и хвойных (ель, пихта) пород деревьев. На стадии имаго дополнительно питается на плодовых телах *Piptoporus betulinus* (*Fomitopsidaceae*, *Fomitopsidales*) и *F. pinicola*.
2. *Ostoma ferrugineum* (L.) — живет и развивается в бурых и буровато-белых гнилях ели, пихты, сосны, березы и осины, вызываемых ксилотрофными грибами из родов *Fomitopsis*, *Gloeophyllum*, реже *Trichaptum*, *Psycnoporellus* и некоторых других за счет мицелия грибов и гнилой древесины. На стадии имаго дополнительно питается на *Fomitopsis cajanderi*, *F. rosea*, *F. pinicola*, *Gloeophyllum protractum* (*Fomitopsidaceae*, *Fomitopsidales*), *Psycnoporellus fulgens* (*Phaeolaceae*, *Fomitopsidales*).
3. *Thymalus oblongus* Reitt. — в заповеднике предпочитает развиваться в плодовых телах и мицелиальном слое *P. betulinus*. Пищевые режимы — мицетосапрофагия и сапроксилофагия.

### VII. Сем. Cerylonidae — гладкотелы

1. *Cerylon deplanatum* Gyll. — обычен под гнилой корой лиственных деревьев (береза и осина) в мицелиальном слое различных ксилотрофных грибов и миксомицетов. В заповеднике заселял мицелиальный слой *Pl. pulmonarius* и *Cerreana unicolor* (*Corioliaceae*, *Coriolales*).
2. *C. ferrugineum* Steph. — живет и развивается под гнилой корой, реже в сильно разрушенной древесине с белой гнилью лиственных (береза, осина), редко хвойных (сосна, ель) деревьев.



Личинки часто развиваются в тех местах, где встречается плазмодий миксомицетов, грибы аскомицеты и дейтеромицеты, а также мицелий *Pl. pulmonarius* и некоторых других ксилотрофных грибов.

#### VIII. Сем. *Cucujidae* — плоскотелки

1. *Cucujus haematodes* Er. — живет и развивается в мицелиальном слое грибов *F. fomentarius* и *P. betulinus* под корой березы. По типу питания является сапроксилофагом и мицетофагом с элементами хищничества и некрофагии.

#### IX. Сем. *Silvanidae*

1. *Silvanus unidentatus* (Oliv.) — развивается под отмершей корой березы в мицелиальном слое грибов *Trichaptum bifforme* (*Stecherinaeae, Hyphodermatales*), *F. fomentarius* и *P. betulinus*. В этих местах нередко присутствует мицелий аскомицетов и дейтеромицетов, составляющих значительную часть пищевого рациона личинок.

#### X. Сем. *Erotylidae* — грибовики

1. *Dacne bipustulata* (Thunb.) — полифаг очень многих ксилотрофных грибов. На территории заповедника имеет узкий спектр пищевых связей, предпочитая в качестве основного пищевого объекта *P. betulinus* — коэффициент предпочтения 0,79 и *Pl. pulmonarius* — 0,21.
2. *Triplax aenea* (Schall.) — монофаг грибов рода *Pleurotus*. Личинки обнаруживались в живых плодовых телах *Pl. pulmonarius* (0,77) и *Pl. ostreatus* (0,33).
3. *T. rufipes* (F.) — также монофаг грибов *Pleurotus*. В заповеднике обнаружен только в плодовых телах *Pl. pulmonarius*.
4. *T. russica* (L.) — развивается в грибах *Inonotus obliquus* (*Inotaceae, Hymenochaetales*). На стадии имаго дополнительно питается на *F. fomentarius* (спороносящие грибы) и *Pl. pulmonarius*.
5. *T. scutellaris* Charp. — характерный обитатель вешенок. В заповеднике связан с *Pl. pulmonarius* (0,68) и *Pl. ostreatus* (0,32).

#### XI. Сем. *Latridiidae* — скрытники

1. *Corticaria lapponica* (Zett.) — облигатный мицетофаг, развивающийся под заплесневелой корой березы за счет грибов-дейтеромицетов. На стадии имаго посещает, главным образом, спороносящие плодовые тела *F. fomentarius*.
2. *Latridius consimilis* Mann. — облигатный мицетофаг, наиболее обычный под корой лиственных деревьев, где развивается за счет плесневых грибов и мицелия ряда видов ксилотрофных грибов, например *Lenzites betulina*, *Trametes versicolor* (*Coriolaceae, Coriariales*).

3. *Stephostethus pandellei* (Bris.) — живет и развивается под корой лиственных деревьев где есть плесневые грибы. На стадии имаго посещает спороносящие и загнивающие плодовые тела *Pl. pulmonarius*.

#### XII. Сем. *Nitidulidae* — блестянки

1. *Epuraea biguttata* (Thunbg.) — развивается на спороносящих грибах *F. fomentarius* и в кучках бродящих споровых скоплений возле него на различных субстратах. Имаго посещают молодые плодовые тела *Pl. pulmonarius*, где проходят дополнительное питание пластинками гименофора. Облигатный мицетофаг.
2. *E. unicolor* (Oliv.) — в заповеднике развивается на спороносящих плодовых телах настоящего трутовика за счет спор и трубочек гимения. Облигатный мицетофаг.
3. *Glischrochilus hortensis* (Geoffr.) — встречается под корой осины и березы в мицелиальном слое грибов *F. fomentarius* и *Pl. pulmonarius*, нередко также на спороносящих плодовых телах настоящего трутовика. По типу питания является мицетофагом, сапрофагом и факультативным хищником.
4. *Cycharamus luteus* (F.) — облигатный мицетосапрофаг, развивающийся только в старых плодовых телах осенних опят *A. mellea*. Посещает спороносящие *F. fomentarius*.
5. *C. variegatus* (Herbst.) — облигатный мицетосапрофаг, монофаг осенних опят. Имаго нередко встречаются на цветках, главным образом, зонтичных.
6. *Cylloides ater* (Herbst.) — облигатный мицетофаг, развивающийся в заповеднике в плодовых телах *A. mellea* — коэффициент предпочтения 0,13, *Pl. ostreatus* (0,21), *Pl. pulmonarius* (0,66).

#### XIII. Сем. *Monotomidae* — монотомиды

1. *Rhizophagus parvulus* (Pk.) — облигатный мицетофаг, живет и развивается под корой лиственных за счет грибов-аскомицетов и мицелия некоторых ксилотрофных грибов, например *Trametes ochracea* (*Coriolaceae, Coriariales*).

#### XIV. Сем. *Cisidae* — трутовиковые жуки

1. *Cis bidentatus* (Oliv.) — развивается в мертвых плодовых телах *F. pinicola* (0,54) и *P. betulinus* (0,46).
2. *C. comptus* Gyll. — полифаг очень многих ксилотрофных грибов. В заповеднике развивается в сухих плодовых телах *Bjerkandera adusta* (*Bjerkanderaceae, Hyphodermatales*) — коэффициент предпочтения 0,07, *C. unicolor* (0,17), *Daedaleopsis confragosa* (0,14), *Corioloopsis trogii* — 0,09 (*Coriolaceae, Coriariales*), *T. ochracea* (0,24), *T. hirsuta* (0,15), *T. versicolor* (0,14).
3. *C. hispidus* (Pk.) — развивается в сухих плодовых телах *L. betulina* (0,26), *T. hirsuta* (0,18), *T.*



- ochracea* (0,20), *T. versicolor* (0,36). На стадии имаго посещает *T. biforme*.
4. *C. jacquemarti* Mel. — предпочитает грибы *D. confragosa* (0,29), *F. pinicola* (0,22), *F. fomentarius* (0,49). Облигатный мицетосапрофаг.
  5. *C. punctulatus* Gyll. — монофаг грибов рода *Trichaptum* на хвойных. Чаще развивается в мицелиальном слое этих грибов. В заповеднике заселяет *T. abietinum* (0,54) и *T. fusco-violaceum* — 0,46 (*Stecheriniaceae*, *Hymenoptera*).
  6. *Ennearthron cornutum* (Gyll.) — развивается в плодовых телах различных ксилотрофных грибов, но в заповеднике найден только в *T. ochracea*.
  7. *E. laricinum* (Mel.) — предпочитает для своего развития слегка увлажненные, мертвые базидиомы *P. betulinus*.
  8. *Orthocis lucasi* (Aube) — монофаг грибов *Schizophyllum commune* (*Schizophyllaceae*, *Schizophyllales*).
  9. *Sulcacis affinis* (Gyll.) — имеет довольно широкий спектр пищевых связей с ксилотрофными грибами. Предпочитает грибы семейства *Corioliaceae*, такие как *C. unicolor* (0,08), *L. betulina* (0,16), *T. hirsuta* (0,19), *T. ochracea* (0,21), *T. versicolor* (0,25), *Psynoporus cinnabarinus* (0,11)
  10. *S. fronticornis* (Pz.) — развивается в сухих плодовых телах *P. cinnabarinus* (0,20), *T. hirsuta* (0,40), *T. ochracea* (0,40).
  11. *Rhopalodontus strandi* (Lohse) — в заповеднике является монофагом трутовика *F. fomentarius*.

#### XV. Сем. *Colydiidae* — узкотелки

1. *Bitoma crenata* (F.) — живет и развивается под корой лиственных и хвойных деревьев за счет плесневых грибов и мицелия отдельных видов ксилотрофных — *B. adusta*, *F. fomentarius*, *Pl. pulmonarius*, *S. commune*, *Stereum hirsutum* (*Peniophoraceae*, *Stereales*).

#### XVI. Сем. *Melandryidae* — тенелюбы

1. *Melandrya dubia* (Schall.) — живет и развивается в белой древесной гнили лиственных деревьев, в основном, березы в мицелиальном слое грибов *F. fomentarius*, *P. betulinus*, *T. biforme*, *Pl. pulmonarius*. Тип питания — мицетофагия и сапроксилофагия.
2. *Orchesia fusiformis* Solsky — облигатный мицетофаг, развивающийся в мицелиальном слое и в плодовых тела грибов *T. versicolor* на березе.

#### XVII. Сем. *Mordellidae* — горбатки

1. *Tomoxia vicephala* Costa — живет и развивается в белой древесной гнили березы в мицелиальном слое *Pl. pulmonarius*. По типу питания является мицетофагом и сапроксилофагом.

#### XVIII. Сем. *Mycetophagidae* — грибоеды

1. *Litargus connexus* (Fourcroy) — в заповеднике на стадии имаго найден только в плодовых телах *Pl. pulmonarius*. Облигатный мицетофаг.
2. *Mycetophagus multipunctatus* F. — живет и развивается в плодовых телах *Ph. squarrosa* (0,22), *D. confragosa* (0,37), *Pl. pulmonarius* (0,41), имаго посещают *F. fomentarius* и некоторые другие грибы.
3. *M. piceus* (F.) — облигатный мицетофаг с широким спектром пищевых связей. В заповеднике обнаружен только в плодовых телах *Pl. ostreatus*.
4. *M. quadripustulatus* (L.) — живет и развивается в плодовых телах многих дереворазрушающих и некоторых напочвенных грибов. В заповеднике развивается за счет *Pl. pulmonarius*.

#### XIX. Сем. *Tenebrionidae* — чернотелки

1. *Bolitophagus reticulatus* (L.) — живет и развивается только в мертвых плодовых телах *F. fomentarius* на березах, реже — осинах.
2. *Upis ceramboides* (L.) — характерный обитатель темного луба и гнилой, белой древесины березы и осины, разрушающейся под влиянием ксилотрофных грибов, таких как *D. confragosa*, *F. fomentarius*, *P. betulinus*, *Pl. pulmonarius*. Тип питания — сапроксилофагия и мицетофагия.

#### XX. Сем. *Tetratomidae* — тетратомиды

1. *Tetratoma ancora* F. — облигатный мицетофаг; живет и развивается в плодовых телах *A. mellea* — коэффициент предпочтения 0,44 и *Pl. pulmonarius* (0,56).

В статье, опубликованной в сборнике «Экология процессов биологического разложения древесины» (2000) и в монографии «Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья» (2005) для Среднего Урала в целом и Висимского заповедника в частности был указан вид *Tetratoma fungorum* (L.). 2 экз. этого жука бесследно исчезли из коллекции автора в процессе ее передачи в Зоомузей Института экологии растений и животных УрО РАН. Поэтому, в настоящее время достоверность нахождения *T. fungorum* на Урале ничем не может быть подтверждена и этот вид следует исключить из кадастра мицетофильных жесткокрылых Урала и Зауралья до того момента, пока он вновь не будет найден в этом регионе.

Пользуясь случаем, автор выражает благодарность д. б. н. Николаю Борисовичу Никитскому (Зоологический музей МГУ) за помощь в определении представителей многих групп жуков, большой интерес к теме моих исследований, замечания и пожелания, высказанные после выхода очередной монографии.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, значительное число видов жуков (32 вида из 16 семейств) связаны в своей биологии (и, многие из них, в питании) с грибами из порядка *Coriolales*. В энтомокомплексах их плодовых тел преобладают трутовиковые жуки *C. comptus*, *C. hispidus*, *C. jacquemarti*, *E. cornutum*, *S. affinis*, *S. fronticornis*, *Rh. strandi*, челновидки *S. agaricinum*, *S. inopinatum*, *S. subalpinum*, стафилины *S. bipustulatus*, точильщики *D. lomnickii*, блестянки *E. unicolor*, тенелюбы *O. fusiformis*, грибоеды *M. multipunctatus* и чернотелки *B. reticulatus*. Мицелиальный слой заселяют такие виды как гладкотелы *C. deplanatum*, блестянки *Gl. hortensis*, плоскотелки *C. haematodes*, сильваниды *S. unidentatus*, монотомиды *Rh. parvulus*, узкотелки *B. crenata*, тенелюбы *M. dubia*, чернотелки *U. ceramboides*.

23 вида жуков из 10 семейств характерны для грибов порядка *Polyporales*. В плодовых телах обычно развиваются стафилины *O. maxillosus*, *O. mannerheimi*, *L. lunulatus*, *L. trimaculatus*, грибовики *T. aenea*, *T. rufipes*, *T. scutellaris*, *D. bipustulata*, блестянки *C. ater*, грибоеды *M. multipunctatus*, *M. piceus*, *M. quadripustulatus*, тетратомиды *T. ancora*, в мицелиальном слое преобладают гладкотелы *C. deplanatum*, *C. ferrugineum*, блестянки *E. biguttata*, *Gl. hortensis*, горбатки *T. bucephala*, чернотелки *U. ceramboides*.

Энтомокомплекс *Fomitopsidales* третий по величине и объединяет в своем составе 9 видов жуков из 5 семейств. В плодовых телах развиваются щитовидки *Th. oblongus*, грибовики *D. bipustulata*, трутовиковые жуки *C. bidentatus*, *C. jacquemarti*,

*E. laricinum*, мицелиальный слой заселяют щитовидки *O. ferrugineum*, *P. grossa*, плоскотелки *C. haematodes* и чернотелки *U. ceramboides*.

В грибах порядка *Agaricales* наиболее обычны стафилины *O. mannerheimi*, *O. maxillosus*, блестянки *C. luteus*, *C. variegatus*, грибоеды *M. multipunctatus* и тетратомиды *T. ancora*.

Плодовые тела грибов порядка *Hyphodermatales* в заповеднике заселяют только челновидки *S. quadrimaculatum* и трутовиковые жуки *C. comptus*, *C. punctulatus*, в их мицелиальном слое изредка встречаются жужелицы *T. nana*, плоскотелки *S. unidentatus*.

Значительно обеднены энтомокомплексы *Schizophyllales* (трутовиковые жуки *O. lucasi* — плодовые тела, узкотелка *B. crenata* — мицелиальный слой), *Hymenochaetales* (грибовик *T. russica* — базидиомы), *Stereales* (узкотелка *B. crenata* — мицелиальный слой).

## ЛИТЕРАТУРА

- Никитский Н. Б., Осипов И. Н., Чемерис М. В., Семенов В. Б., Гусаков А. А. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатосые Приокско-Тerrasного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). — М.: Изд. МГУ, 1996. 198 с.
- Красуцкий Б. В. Ксилофильные и мицетофильные жесткокрылые Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург, 2000. С. 110-133.
- Красуцкий Б. В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Том 2. Система «Грибы-насекомые». — Челябинск, 2005. 213 с.

УДК: 502.53: 591.5 + 599.323.4/599.363

### Динамика населения мелких млекопитающих в ходе анемогенной и пирогенной сукцессии лесных сообществ Висимского заповедника

Л. Е. Лукьянова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, lukyanova@ipae.uran.ru

В работе проводится анализ населения мелких млекопитающих на различных участках нарушенной территории в ходе анемогенной и пирогенной сукцессии лесных биоценозов Висимского заповедника. В результате проведенного анализа за период 1998–2005 гг. выявлено, что в ходе вторичных сукцессий демулационного типа на контрольной (анемогенной территории, не подвергшейся пожару) и пирогенной территории наблюдается синхронное изменение численности мелких млекопитающих, но уровень обилия животных различается по годам. Кривая, отражающая значения показателя видового разнообразия (среднее число видов) имеет более сглаженный характер на контрольном участке, о незначительном варьировании значений данного показателя на территории, где после воздействия ветровала местообитания животных сохраняют гетерогенность. Различия в распределении симпатрических видов лесных полевок на анемогенном и пирогенном участках заповедной территории связаны с циклическим характером популяционной динамики численности анализируемых видов. Наряду с этим, вероятно, наблюдается проявление межвидовых взаимодействий в измененных условиях среды обитания животных. Особенности динамики населения мелких млекопитающих в ходе постанемогенной и пирогенной сукцессии лесных биоценозов объясняются особенностями демулационных процессов на различных участках дестабилизированной заповедной территории.

Динамические процессы в лесных экосистемах, вызванные воздействием факторов различного генезиса (антропогенные нарушения, природные катастрофы) могут иметь как обратимый, так и необратимый характер. В основе классификации различных форм динамики лесных биогеоценозов лежат причины, их вызывающие. По предложенной классификации, ветровальные и пирогенные сукцессии, наряду с антропогенными, отнесены к экзогенным локальным катастрофическим сукцессиям биогеоценозов (Сукачев, 1972). Как правило, сукцессии такого рода по направленности процесса являются вторичными и чаще всего имеют восстановительный (демутационный) характер (Шилов, 1997). Динамика восстановления после катастрофических нарушений в зооценозах тесно связана с особенностями сукцессионных процессов, протекающих в лесных биоценозах. Скорость восстановления (скорость сукцессии) биоценозов после негативного воздействия зависит от многих причин, и в первую очередь, от интенсивности фактора, вызвавшего нарушение. Изменения микросредовых условий местообитаний животных, наблюдаемые в ходе демулационных процессов в фитоценозах, отражаются на основных ценотических и популяционных характеристиках животного населения. В связи с этим, целью нашего исследования было изучение особенностей динамики населения мелких млекопитающих в ходе анемогенных и пирогенных сукцессий лесных сообществ. Термин «анемогенный» мы используем как синоним понятия «ветровальный».

Исследования проводили на территории Висимского государственного природного заповедника. Известно, что в июне 1995 года лесные биогеоценозы заповедника подверглись мощному воздействию катастрофического ветровала. В различной степени пострадали леса практически всей заповедной территории, погибло около половины древостоя. В последующие после ветровала годы наблюдалось дальнейшее отмирание деревьев. Засохли практически все деревья со сломянными вершинами, также отмечена гибель деревьев без внешних повреждений, но, вероятно, имеющих в результате сильной раскачки во время ветровала, обрыв и ослабление корней (Сибгатуллин, 2001). В июне 1998 года южная часть заповедника была вновь дестабилизирована в результате сильного пожара естественного происхождения (от удара молнии), распространению и интенсивности которого способствовало наличие большого количества «горючего» материала, появившегося после ветровала. Пожар отличался большой интенсивностью и полностью уничтожил древостой, подрост, подлесок и травянистый ярус. Пожаром была уничтожена вся растительность в пределах его распространения, но восстановление ее наблюдалось уже в тот же год. В течение нескольких дней после пожара на гари появились побеги

борца северного, хвоща и малины. На второй год сформировались пирогенные растительные сообщества с доминированием вейников тупочешуйчатого и Лангсдорфа, хвоща лесного, иван-чая узколистного и малины обыкновенной и сахалинской (Сибгатуллин, 2001).

Территория, на которой с 1987 года мы исследуем население мелких млекопитающих и проводим количественный анализ микросредовых характеристик местообитаний животных, подверглась двойному нарушению. На первом этапе она была нарушена ветровалом, а затем часть ветровальной территории, протяженностью 1 км, была вторично дестабилизирована пожаром. Таким образом, мы проследили динамику населения мелких млекопитающих на двух участках с разными стадиями восстановления лесных сообществ. На анемогенном участке прослежен ход постанемогенной сукцессии, на ветровальном участке, который был в дальнейшем нарушен пожаром, наблюдали ход постанемогенной пирогенной сукцессии. Ветровальный участок, не подвергшийся пирогенному воздействию, мы рассматриваем в данном исследовании в качестве контрольной территории.

Животных отлавливали и учитывали методом ловушко-линий. Давилки в количестве 200 штук (по 100 штук на каждом исследуемом участке) расставляли через 10 метров друг от друга на 5 суток. Биотопы, в которых находились ловушки, являлись до нарушения участками пихтово-елового крупнопаротникового коренного, пихтово-елового (с примесью березы и осины) большехвостоосоково-липнякового коренного, пихтово-елового (с примесью березы и осины) папоротниково-липняковый условно-коренной, пихтово-елового (с примесью березы и осины) мелкотравно-вейникового условно-коренного и березового (с примесью осины) мелкотравно-вейникового длительно-производного лесов.

Три биотопа из выше перечисленных сгорели. На месте пихто-ельника крупнопаротникового сформировалось хвощово-малиновое пирогенное сообщество, на месте пихто-ельника большехвостоосоково-липнякового коренного и условно-коренного — малиново-вейниково-кипрейное (Беляева и др., 2002). Проверку ловушек осуществляли ежедневно, в утренние часы. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поимок животных и служило основой для количественного описания микростообитаний мелких млекопитающих. В настоящей работе приводятся данные по отлову животных за один период (конец августа — начало сентября) в течение 1998–2005 гг. Для экологического анализа состояния населения мелких млеко-

питающих использовали следующие ценотические показатели: список видов, их доленое участие, суммарное обилие видов на 100 ловушко-суток. Видовую структуру сообществ мелких млекопитающих оценивали по показателю видового разнообразия и доли редких видов (Животовский, 1980). Показатель видового разнообразия (среднее число видов в сообществе) рассчитывается на основе долевого вклада каждого вида и поэтому наиболее полно использует информацию о структуре сообщества. Доля редких видов — показатель, аналогичный показателю выравниваемости Пиелу (Pielou, 1966). Этот показатель дает дополнительную информацию о характере видового разнообразия. Если распределение видов по обилию в сообществе равномерное, то данный показатель принимает значение, равное нулю. При неравномерном распределении частот значения показателя возрастают.

#### СУММАРНОЕ ОБИЛИЕ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Анализ суммарного обилия мелких млекопитающих на двух сравниваемых участках выявил синхронное изменение этого показателя за весь период наблюдения (рис. 1). Общая относительная численность животных в течение первых двух лет после пожара была выше на контрольном участке. В 2000 году значения показателя на обоих участках были близкими (7,4 особей на гари и 6,8 ос./100 лов. — сут. в контроле) с незначительным преобладанием животных на гаревом участке. Наметившееся преобладание сохранилось на следующий год и значение показателя общего обилия на пирогенном участке достоверно превысило его значение в контроле (26,4 и 21,2 ос./100 лов. — сут., соответственно). В ходе восстановительной динамики лесных фитоценозов, на более поздних стадиях антропогенной и пирогенной сукцессии общее

обилие животных на контрольном участке возросло и превысило значение данного показателя на гаревой территории (за исключением 2003 г., когда показатели на обоих участках были близки по значению). Выявленные различия в значениях показателя суммарного обилия мелких млекопитающих по годам могут быть объяснены как особенностями циклических процессов в популяционной динамике численности отдельных видов и их долевого вклада в сообщество, так и изменившимися условиями микроместообитаний животных. Как было отмечено нами ранее, воздействие дестабилизирующих факторов различного генезиса на население мелких млекопитающих происходит опосредованно, через изменение экологической емкости и структурированности среды обитания животных. На нарушающее воздействие в первую очередь реагируют такие ценотические показатели, как показатель общего обилия видов сообщества и показатели видового разнообразия (Лукьянова, Лукьянов, 2004).



Рис. 1. Динамика показателя общего обилия мелких млекопитающих на контрольном и пирогенном участках Висимского заповедника.

В таблице 1 дана характеристика населения мелких млекопитающих на контрольном и пирогенном участках по их доленому соотношению и числу видов.

Таблица 1

#### Характеристика сообществ мелких млекопитающих на контрольном (А) и пирогенном (В) участках территории Висимского заповедника, %

| Виды                           | 1998 |      | 1999 |     | 2000 |      | 2001 |      | 2002 |      | 2003 |      | 2004 |      | 2005 |      |
|--------------------------------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                | А    | В    | А    | В   | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 2,5  | —    | 19,1 | —   | 58,8 | 51,4 | 15,1 | 39,4 | 5,3  | 16,0 | 12,7 | 45,8 | 13,3 | 19,0 | 3,6  | 8,1  |
| <i>Clethrionomys rufocanus</i> | 65,0 | 53,1 | 11,5 | 7,7 | 8,8  | 2,7  | 62,3 | 22,7 | 39,5 | —    | 32,2 | 4,2  | 37,0 | 10,8 | 5,5  | —    |
| <i>Clethrionomys rutilus</i>   | 0,8  | —    | 3,9  | —   | 5,9  | 2,7  | 3,8  | 2,3  | 2,6  | —    | 19,5 | 5,8  | 12,8 | 8,9  | 23,6 | 13,5 |
| <i>Microtus oeconomus</i>      | 5,0  | 3,7  | —    | —   | 5,9  | 2,7  | 10,4 | 5,3  | —    | 4,0  | 6,8  | 4,2  | 4,7  | 10,1 | —    | —    |
| <i>Microtus agrestis</i>       | —    | —    | —    | —   | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 0,5  | —    | —    | —    |
| <i>Apodemus agrarius</i>       | —    | —    | —    | —   | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 0,8  | —    | —    | —    | —    |



| Виды                      | 1998 |      | 1999 |      | 2000 |      | 2001 |      | 2002 |      | 2003 |      | 2004 |      | 2005 |      |
|---------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                           | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    | А    | В    |
| <i>Apodemus uralensis</i> | –    | –    | –    | 53,8 | –    | –    | –    | 8,4  | –    | –    | –    | –    | 3,8  | 0,6  | 18,3 | 13,5 |
| <i>Sorex araneus</i>      | 25,0 | 43,2 | 23,1 | 30,8 | 20,6 | 35,1 | 6,6  | 15,9 | 34,2 | 64,0 | 25,4 | 36,7 | 22,7 | 45,8 | 41,8 | 64,9 |
| <i>Sorex caecutiens</i>   | 0,8  | –    | 38,5 | 7,7  | –    | 5,4  | 0,9  | 3,0  | 15,8 | 16,0 | –    | –    | 1,9  | 2,4  | 3,6  | –    |
| <i>Sorex isodon</i>       | 0,8  | –    | 3,9  | –    | –    | –    | 0,9  | 3,0  | 2,6  | –    | 2,5  | –    | 2,8  | 2,4  | 3,6  | –    |
| <i>Sorex minutus</i>      | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | 0,9  | 0,8  | 0,5  | –    | –    | –    |
| <i>Sorex tundrensis</i>   | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | 1,7  | –    | –    | –    | –    |
| Число видов               | 7    | 3    | 6    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 6    | 4    | 7    | 8    | 10   | 8    | 7    | 4    |

Приведенные в таблице данные свидетельствуют о том, что как число, состав, так и долевой вклад видов в сообщество по годам на сравниваемых участках различается. Наименьшее число видов отмечено на пирогенном участке в год пожара (1998 г.), а наибольшее — через три года после пирогенного воздействия. На контрольном участке число видов было наименьшим в 2000 г. а наибольшее число — 10 видов мелких млекопитающих отмечено в 2004 году (табл.). Это число было наибольшим для всей территории за рассматриваемый в данном исследовании период наблюдения. Отметим, что значение показателя видовой разнообразия в этом году было также наиболее высоким для контрольной территории (рис.2).



Рис. 2. Динамика показателя видовой разнообразия (среднее число видов) на контрольном и пирогенном участках территории Висимского заповедника.

На пирогенной территории наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в 2001 г., в этот же период, как было отмечено выше, показатель общего обилия животных на данном участке превышал значение показателя для контрольного участка (см. рис. 1). На ранних стадиях пирогенной сукцессии, в первые три года после воздействия пожара отмечено постепенное возрастание видовой разнообразия мелких млекопитающих (рис. 2). Это объясняется гомогенностью (однородностью) участков обитания животных, наблюдаемой после интенсивного пирогенного воздействия и постепенным восстановлением нарушенных фи-

тоценозов. По данным исследований Н. В. Беляевой (2006, в наст. сборнике) выявлено, что в год пожара площадь общего проективного покрытия травяно-кустарничковых видов растений на гаревых участках пихто-ельника крупнопоротникового была значительно меньше по сравнению с ветровальными участками, не подвергшимися пожару. На отдельных участках пихто-ельника большехвостосоково-липнякового типа проективное покрытие травянистой растительности в год пожара составляло лишь 1 %. В течение трех лет после пожара покрытие травяно-кустарничкового яруса на гари увеличилась примерно в полтора раза. На участках пихто-ельника высокотравно-папоротникового наблюдалось увеличение площади в первые три послепожарных года с 60,5 % до 94 %. На участках пихто-ельника большехвостосоково-липнякового типа в этот же период площадь общего проективного покрытия травяно-кустарничковыми видами растений увеличилась с 24 % до 45 % (Беляева, 2006, в наст. сборнике). Наряду с увеличением площади, занятой травянистой растительностью, отмечено возрастание количества подроста древесных пород. Таким образом, с восстановлением растительности на пирогенных участках в ходе демулационной динамики биоценозов гетерогенность местообитаний животных возрастает, что отражается на показателях видовой разнообразия мелких млекопитающих. Кривые, отражающие изменение значений показателя видовой разнообразия животных сообщества, характеризуют не только число, но и долевой вклад видов. На контрольном участке кривая имеет более сглаженный вид по сравнению с формой кривой изменения показателя видовой разнообразия на пирогенном участке, что свидетельствует о незначительном варьировании значений данного показателя в населении мелких млекопитающих анемогенного участка (рис. 2). Гетерогенность среды обитания животных контрольного участка, вызванная воздействием ветровала (повышение разнообразия защитно-кормовых условий местообитаний, связанное с возрастанием захлапленности участков, с изменившимся микрокли-



матом и т.д.) не была нарушена, «гомогенизирована» пирогенным нарушением, как это наблюдалось на гаревой территории. Площадь общего проективного покрытия травяно-кустарничковых видов растений лесных участков после ветровального нарушения не сократилась. В ходе постветровальной сукцессии отмечено ее увеличение, связанное с возрастанием обилия вейников на участках, занимаемых до ветровала папоротниками и таежным мелкотравьем (Беляева, 2006, в настоящем сборнике). Таким образом, видовое разнообразие населения мелких млекопитающих на сравниваемых участках различается и связано с особенностями восстановительной динамики в фитоценозах на нарушенных территориях. Скорость сукцессионных процессов на анемогенной и пирогенной территории различна, она зависит не только от состояния лесных биогеоценозов до нарушения и интенсивности воздействия дестабилизирующего фактора, но и от времени, прошедшего с момента нарушения.

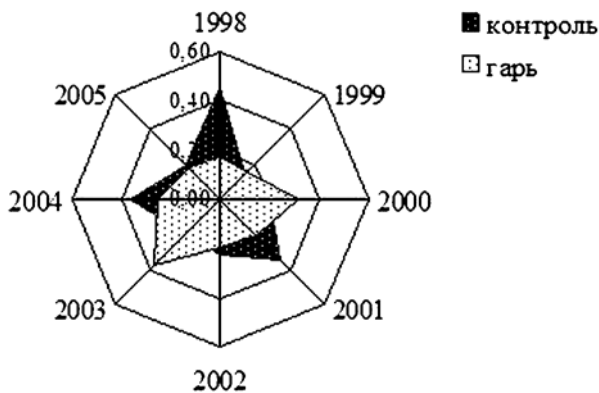


Рис. 3. Динамика показателя доли редких видов на контрольном и пирогенном участках Висимского заповедника (по окрестности сетки нанесены годы исследования).

Как было отмечено выше, более полную информацию о структуре сообщества дает показатель доли редких видов (Животовский, 1980). Из диаграммы (рис. 3) видно, что на контрольном участке в годы, когда было зарегистрировано наибольшее число видов в сообществе (1998, 2001, 2004 гг.) доля редких видов в сообществе была выше. На пирогенном участке этот показатель имел наибольшее значение в 2003 году. Полученная информация подтверждает вывод о нарушении видовой структуры населения животных после интенсивного катастрофического воздействия и восстановлении ее на более поздних стадиях пирогенной сукцессии, когда наблюдается повышение гетерогенности среды в результате восстановления растительности лесных сообществ.

Для получения дополнительной информации о структуре сравниваемых сообществ мелких млекопитающих на нарушенных участках Висимского заповедника был проведен анализ значимости видов (рис. 4). На контрольном участке наибольший вклад в общее обилие имела красно-серая полев-

ка (*Clethrionomys rufocanus*) и далее по убыванию: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens*), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*), равнозубая бурозубка (*Sorex isodon*), малая бурозубка (*Sorex minutus*), темная полевка (*Microtus agrestis*).



Рис. 4. Доля участия видов в сообществах мелких млекопитающих на контрольном и пирогенном участках территории Висимского заповедника. Контрольный участок: 1 – *Clethrionomys rufocanus*, 2 – *Sorex araneus*, 3 – *Clethrionomys glareolus*, 4 – *Clethrionomys rutilus*, 5 – *Microtus oeconomus*, 6 – *Sorex caecutiens*, 7 – *Apodemus uralensis*, 8 – *Sorex isodon*, 9 – *Sorex minutus*, 10 – *Microtus agrestis*. Пирогенный участок: 1 – *Sorex araneus*, 2 – *Clethrionomys glareolus*, 3 – *Clethrionomys rufocanus*, 4 – *Microtus oeconomus*, 5 – *Clethrionomys rutilus*, 6 – *Apodemus uralensis*, 7 – *Sorex caecutiens*, 8 – *Sorex isodon*, 9 – *Sorex tundrensis*, 10 – *Sorex minutus*, 11 – *Apodemus agrarius*.

На пирогенной территории наибольший вклад в общее обилие сообщества мелких млекопитающих выявлен для обыкновенной бурозубки и далее по убыванию: *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus*, *Apodemus uralensis*, *Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*, тундрная бурозубка (*Sorex tundrensis*), *Sorex minutus*, полевая мышь (*Apodemus agrarius*). Красно-серая полевка, вносящая наибольший общий вклад в сообщество на контрольной территории, в отдельные годы не являлась абсолютным доминантом (таблица), также как и обыкновенная бурозубка, наиболее значимая по обилию на пирогенном участке за весь период наблюдения. Отметим, что на пирогенном участке зарегистрированы редкие виды для заповедника — тундрная бурозубка и полевая мышь. Единичные экземпляры этих видов были отловлены в 2003 году, но поскольку их вклад в общее обилие сообщества незначителен, существенного влияния на значения показателя видового разнообразия на гаревом участке это не оказало, но отразилось на показателе доли редких видов на пирогенном участке (рис. 3). Представленные на рисунке 4 кривые распределения значимости видов в сообществах мелких млекопитающих сравниваемых территорий, выполненные в логарифмированном масштабе, сходны по форме

и приближаются к геометрическому ряду И. Мотомуры (Уиттекер, 1980). Подобное распределение видов косвенно свидетельствует о малом числе факторов лимитирования структуры сообществ на территории, нарушенной факторами природного генезиса (анемогенное и пирогенное воздействие), что отличает их от сообществ территорий, нарушенных техногенными факторами (Лукьянова, Лукьянов, Пястолова, 1994).

### ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

В составе населения мелких млекопитающих лесные полевки рода *Clethrionomys* — наиболее многочисленная группа грызунов на исследуемых участках. По отношению к другой, не менее значительной структурной составляющей сообществ — группе землероек-бурузубок (род *Sorex*), полевки являются синтопическими (обитают в тех же биотопах), но имеют иную трофическую специализацию. Анализ процентного соотношения видов в группе лесных полевок выявил особенности в численном распределении животных в ходе сукцессий на сравниваемых участках (рис. 5).

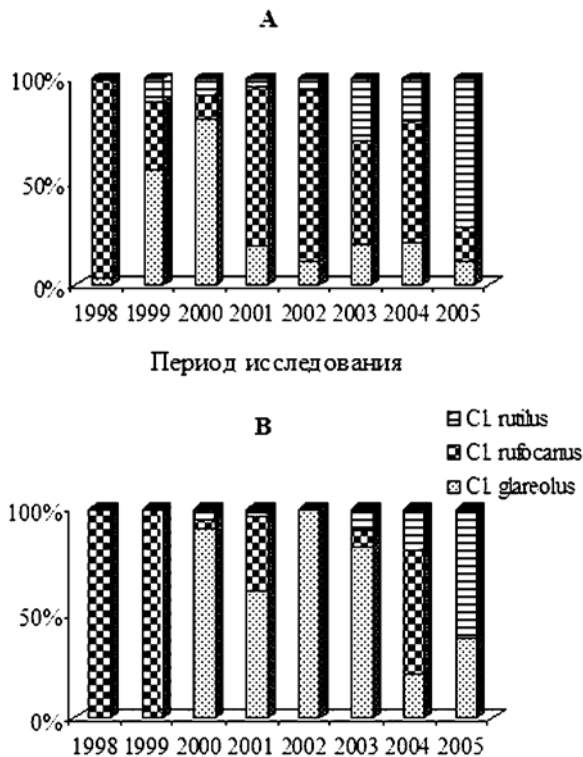


Рис.5. Распределение лесных полевок на контрольном (А) и пирогенном (В) участках территории Висимского заповедника.

В год пожара (1998 г.) абсолютным доминантом на обоих участках была красно-серая полевка. Ее численное преобладание на гаревой территории связано с высоким уровнем обилия этого вида в годы, предшествующие пожару. Результаты анализа особенностей популяционной ди-

намики обилия симпатрических видов лесных полевок на исследуемой территории Висимского заповедника были нами опубликованы ранее (Лукьянова, Лукьянов, 2001; 2004). В 1998 году *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* не зарегистрированы на гаревой территории, а на контрольном участке были единичны (3 и 1 экз., соответственно). На ранней стадии пирогенной сукцессии (1999 г.) наблюдалась общая депрессия численности мелких млекопитающих (рис. 1), обилие красно-серой полевки резко снизилось, на гаревом участке был отмечен единичный экземпляр, на контрольном участке обилие составило лишь 0,6 ос./100 лов. — сут. Численность рыжей полевки на гари была также крайне низкой — 1 ос./100 лов. — сут. В ходе демулационной динамики лесных биоценозов на пирогенной территории соотношение видов лесных полевок изменилось. Доминирующим видом на данном участке зарегистрирована рыжая полевка (2000–2003 гг.). На контрольном участке этот вид доминировал лишь в 2000 г., а затем его долевой вклад в сообщество мелких млекопитающих на этой территории значительно сократился, и доминирующее положение заняла красно-серая полевка (рис. 5А). Интересным, на наш взгляд, является тот факт, что на поздних сукцессионных стадиях численность красной полевки возросла, и в 2005 году этот вид стал доминировать на обоих участках. За весь предыдущий период нашего наблюдения на территории заповедника (около 20 лет) красная полевка не занимала доминирующего положения и по численности среди лесных полевок уступала рыжей и красно-серой. Доминирование данного вида на обоих участках на поздних сукцессионных стадиях биоценозов (10 лет после ветровала и 7 лет после воздействия пожара) может быть объяснено двумя причинами. С одной стороны, это изменившиеся условия местообитаний животных в ходе постаномогенных пирогенных сукцессий, а во-вторых, возрастание численности красной полевки может быть связано с особенностями межвидовых взаимоотношений симпатрических видов лесных полевок на нарушенных участках. Вероятно, возрастание обилия *Cl. rutilus* произошло в результате снижения уровня численности рыжей и красно-серой полевок. Красная полевка — широко распространенный, многочисленный вид, встречающийся в Свердловской области повсеместно. Он занимает доминирующее положение в сообществах грызунов северной и средней тайги, а спектр занимаемых этим видом местообитаний считается даже более широким по сравнению с рыжей полевкой, поскольку в него входит целый ряд горно-тундровых биотопов. В широком спектре местообитаний рыжей полевки на Среднем Урале отмечены разнообразные биотопы, включая послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый ряд антропогенных место-

обитаний. Однако есть различия в характере расселения симпатрических видов лесных полевок. *Cl. rutilus* в отличие от *Cl. glareolus* более таежный вид, и диапазон осваиваемых красной полевкой местообитаний как на всем Урале, так и в Свердловской области, сужается при продвижении от севера на юг (Большаков и др., 2000).

Таким образом, анализ динамики населения мелких млекопитающих в ходе вторичных сукцессий демулационного типа на территории Висимского заповедника выявил следующие особенности. На контрольной (анемогенной территории, не подвергшейся пожару) и пирогенной территории наблюдается синхронное изменение численности мелких млекопитающих. Уровень обилия животных имеет различия по годам. Кривая, отражающая значения показателя видового разнообразия (среднее число видов) имеет более сглаженный вид на контрольном участке, что свидетельствует о незначительном варьировании значений данного показателя на территории, где после воздействия ветровала местообитания животных сохраняют гетерогенность. Различия в распределении симпатрических видов лесных полевок на анемогенном и пирогенном участках заповедной территории связаны с циклическим характером популяционной динамики численности анализируемых видов. Наряду с этим, вероятно, наблюдается проявление межвидовых взаимодействий в измененных условиях среды обитания животных. Особенности динамики населения мелких млекопитающих в ходе постанемогенной и пирогенной сукцессии лесных биоценозов объясняются особенностями демулационных процессов на различных участках дестабилизированной заповедной территории.

*Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (№№ 04-04-48352, 06-04-48359).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Беляева Н. В., Ларин Е. Г., Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е., Марина Л. В., Сибгатуллин Р. З., Ухова Н. Л. Начальные стадии послепожарных сукцессий в природных комплексах Висимского заповедника // Мониторинг сообществ на горях и управление пожарами в заповедниках. — М.: ВНИИприроды, 2002. С. 108-119.
- Беляева Н. В. Некоторые компоненты лесных растительных сообществ Висимского заповедника на начальных этапах послеветровальных и послепожарных сукцессий // Наст. сборник. — Екатеринбург, 2006.
- Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Васильева И. А., Кузнецова И. А. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. 240 с.
- Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общ. биол. 1980. 41, № 6. С. 828-836.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Сообщества мелких млекопитающих в меняющихся условиях среды обитания на территории Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 311-316.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210-217.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А., Пястолова О. А. Трансформация сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов на примере таежной зоны Среднего Урала // Экология. 1994. № 3. С. 69-76.
- Сибгатуллин Р. З. Состояние и динамика лесной растительности Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 373-394.
- Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии // Избр. труды. Т. 1. — Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шилов И. А. Экология. — М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J Theoret. Biol. 1966. N 13. P. 131-144.

## Экология лося в районе охраняемого комплекса Висимского заповедника

А. Г. Маланьин

*Висимский государственный природный заповедник, visim@kryv.ekt.usi.ru*

В данной статье подведен итог многолетнего (1974–2005 гг.) изучения на охраняемой территории Висимского заповедника и его охранной зоны основных сторон экологии местной группировки лосей. За этот продолжительный период наблюдений произошел ряд событий, так или иначе, оказавших влияние на экологию лосей. Так, с 1982 г. по 1985 г. проходило строительство Сулемского водохранилища, трасса которого пролегла по тер-

ритории охранной зоны вдоль всей северной границы заповедника. В западной части заповедника около 400 га по руслу р. Сулем было вырублено под ложе водохранилища, с последующим его частичным заполнением. Далее, в начале девяностых годов прошлого века в стране произошел политико-экономический кризис, что сказалось на работе заповедника в целом и на сборе первичной научной информации по экологии лося, в частности.



Например, почти в три раза сократилось число го-синспекторов — основных наблюдателей. Затем, в июне 1995 года произошел масштабный ветровал, вследствие чего, передвижение по лесу на длительное время стало невозможным. Наконец, в августе 1998 года около 1500 га заповедника была пройдена пожаром, возникшим от молнии. Выгорела юго-восточная часть заповедника, именно та, где больше всего было ветровальных деревьев. В результате стало невозможным продолжение в полном объеме уже сложившегося подхода к мониторингу различных сторон экологии, и в частности по слежению за динамикой численности лося. Тем не менее, мы сочли нужным привести учетные и другие данные и после выше указанных событий, чтобы попытаться выяснить степень их влияния на различные стороны экологии местных лесей.

В сборе материала участвовали вместе с автором и другие работники заповедника и сторонних организаций: инспектора охраны, научные сотрудники, а так же студенты ряда ВУЗов и школьники-юнкаты. Основной анализ и статистическую обработку материалов по миграциям лосей сделал к. б. н. О. А. Лукьянов (ИЭРиЖ УрО РАН). Всем им автор выражает огромную признательность и благодарность.

#### ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Современная территория Висимского государственного природного заповедника (ВГПЗ) по данным лесоустройства 2000 г. составляет 33,5 тыс. га, а его охранная зона вместе с полигоном (ОЗ) — 46,1 тыс. га. Вместе они представляют охраняемый природный комплекс (ОК) Висимского заповедника, расположенного в горно-таежной зоне Среднего Урала. На территории ОК находится заброшенная дер. Большие Галашки (перестала существовать в 1986 г.). Ближайшие крупные населенные пункты (города В. Тагил и Кировград) находятся в 10–15 км от восточной границы охранной зоны. На части этой территории, еще до создания в 1971 году Висимского заповедника, обеспечивался режим охраны. Так, в 1926–1931 гг. в северо-восточной части современного ОК существовал охотничий заказник, позднее в период 1946–1951 гг. — заповедник «Висим» площадью 56,4 тыс. га, что составляло около 70 % суммарной площади современного ОК (79,6 тыс. га).

Лесная растительность в районе исследований представлена формацией пихтово-еловых (коренных или производных) и смешанных лесов с мелкими контурами послелесных лугов. Окрестные угодья (ОУ), расположенные вокруг охранной зоны — территории четырех охотничьих хозяйств: Харенковского (бывший государственный резервный фонд), Черноисточинского, Кировградского и Дарьинского на общей площади около 300 тыс. га. Здесь, в отличие от охраняемых территорий, за-

метно больше в составе растительности представлена сосна.

Степень воздействия антропогенного фактора на охраняемые территории и сопредельные с ними охотничьи угодья различна: сравнительно незначительная в старых границах заповедника, резко усиливающаяся в охранной зоне (интенсивная вырубка, туризм, заготовка сена, выпас скота, сеть проезжих дорог, ежегодный массовый сбор грибов, ягод, реже — кедровых шишек, браконьерство); в охотничьих угодьях к перечисленным факторам также добавляется охота и рыбалка, более интенсивное транспортное движение, загрязнение атмосферными промышленными выбросами, а также бытовым мусором вдоль дорог.

В процессе исследования было установлено, что зимняя численность лося распределена по территории ОК довольно неравномерно, особенно в заповеднике, из-за различного уровня снежного покрова, что в свою очередь, зависит от различий рельефа и состава лесообразующих пород. В связи с этим, мы условно выдели в ВГПЗ (в старых границах до лесоустройства 2000 года на общей площади 13,5 тыс. га) две части — западную (площадь 7,6 тыс. га) и восточную (рис. 1). Условное деление в ВГПЗ совпадает с границами лесничеств, в охранной зоне — обходов. Выяснилось, что выделенные нами части охраняемой территории отличаются не только по рельефу, уровню снежности, но и по составу древостоя, а также по температурным параметрам. Так, растительность восточной горной части заповедника сравнительно больше представлена первобытными пихтово-еловыми участками, чем более равнинная его западная часть. На востоке заповедника абсолютная высота достигает отметки в 700 метров над у. м., ей соответствует вершина г. Большой Сугук, на западе — г. Кулига (474 м). Зимние ночные температуры в западной части заповедника (окрестности д. Большие Галашки) нередко превышают отметку минус 40 градусов по Цельсию, что примерно на несколько (до 10) градусов ниже, чем на востоке.

Растительность охранной зоны более однородна, чем заповедника, около 80 % ее территории занято различного возраста вырубками, из которых много сравнительно молодых (не более 20 лет), что обеспечивает обитающей местной группировке лосей относительно окрестных охотничьих угодий стабильную кормовую базу на протяжении уже нескольких десятков лет. Зимнее распределение лосей в охранной зоне более равномерное, чем в заповеднике. Поэтому мы охранную зону рассматриваем как относительно однородную территорию, различную больше по рельефу. Растительность охранной зоны представлена рубками, зарастающими березой, осинкой и рябиной, в сочетании с отдельными (в основном в низинах и речных долинах) небольшими участками нетронутых вырубкой пихто-ельников. Абсолютные вы-

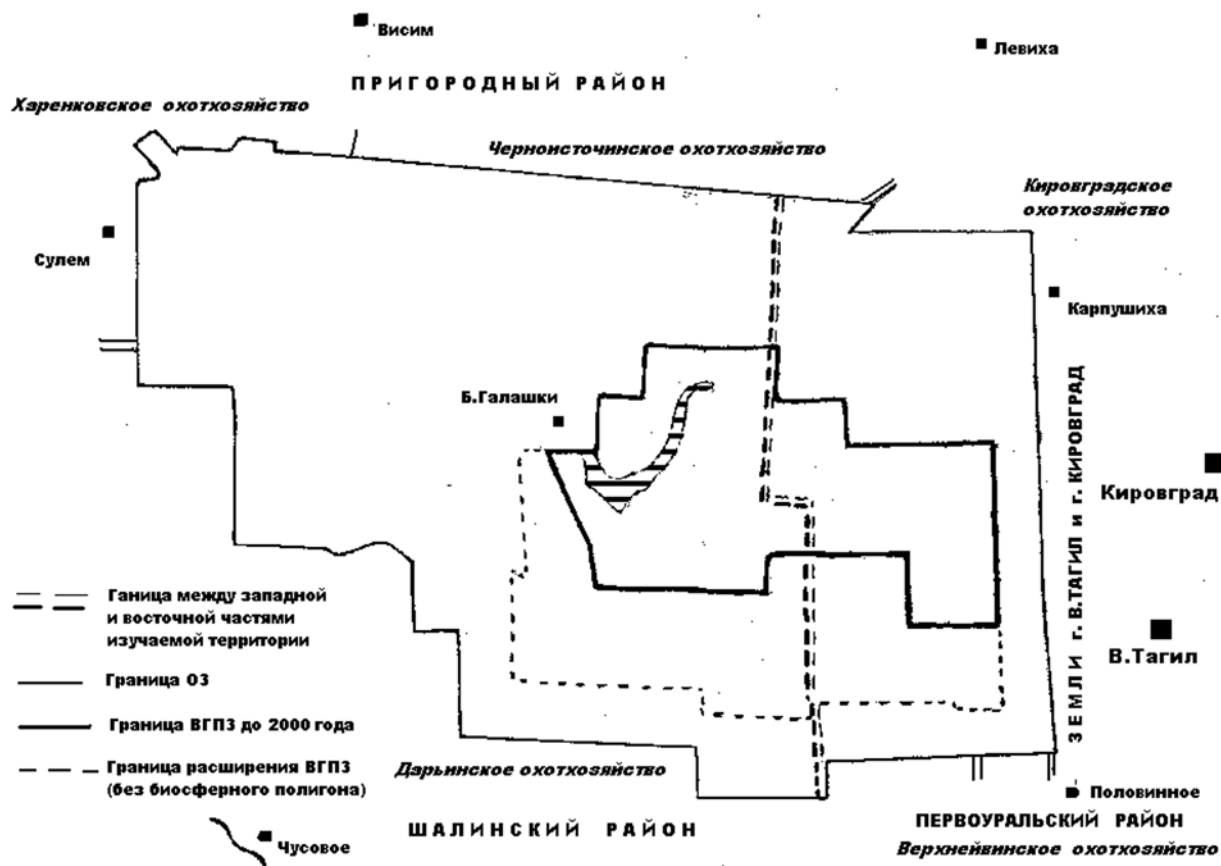


Рис. 1. Местоположение и деление района исследования на участки.

соты н. у. м на востоке охранной зоны достигают отметок в 763 метра, вершина г. Старик-Камень, на западе — г. Пахомиха (508 м).

Охотничьи угодья, где сотрудниками заповедника проводится регулярный сбор учетных данных находятся в 8 километровой. полосе от восточной границы охранной зоны, в сторону г. Кировграда (юго-западная часть Кировградского охотхозяйства), далее в 7 километровой полосе от восточной границы охранной зоны в сторону г. Верхний Тагил (центральная часть Кировградского охотхозяйства) и на 10 км севернее границы охранной зоны, в сторону п. Висим (восточная часть Харенковского охотхозяйства). Растительность в этом районе представлена, в основном, формацией сосновых и смешанных лесов, преимущественно производных. Абсолютные высоты над у. м. достигают отметок в 557 м — г. Ежовая и 635,5 м — г. Малиновая. В сравнении с охраняемыми территориями здесь зимой всегда температура на несколько градусов выше, а высота снежного покрова в среднем на 10–15 см ниже. Таяние снега весной происходит примерно на 8–10 дней раньше, чем на охраняемых территориях.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основным методом изучения численности охотничье-промысловых животных является зимний

маршрутный учет (ЗМУ) с рекомендациями С. Г. Приклонского (1973). Учетный материал чаще собирался одновременно на территории ВГПЗ и ОЗ. На постоянных и временных учетных маршрутах (рис. 2).

Постоянные учетные маршруты по ЗМУ были организованы в 1980 году и использовались до 1995 года. До 1980 года ЗМУ выполнялся на временных учетных маршрутах и проводился не регулярно. После 1995 года в связи с последствиями масштабного ветровала постоянные учетные маршруты в заповеднике проводились лишь частично, до 20% от всех маршрутов для западной части и более 40% — для восточной (рис. 3).

В охранной зоне постоянные учетные маршруты перестали проводить с середины 90-х годов. Здесь учеты стали временными и проводились попутно. ЗМУ, как коллективные учеты, проводились ежегодно на постоянных маршрутах, как правило, в декабре и феврале, реже в марте в течение 3–4 дней, в основном силами сотрудников заповедника. Постоянные учетные маршруты, как правило, замкнутые. Они были проложены по периметру одного, чаще двух кварталов и имели форму прямоугольников или «восьмерок». В ВГПЗ имелось 8–11, а в ОЗ — 6–8 маршрутов.

Кроме коллективных учетов на постоянных маршрутах, в период с октября по апрель, на территории ОК проводились индивидуальные попутные учеты на временных маршрутах при передви-



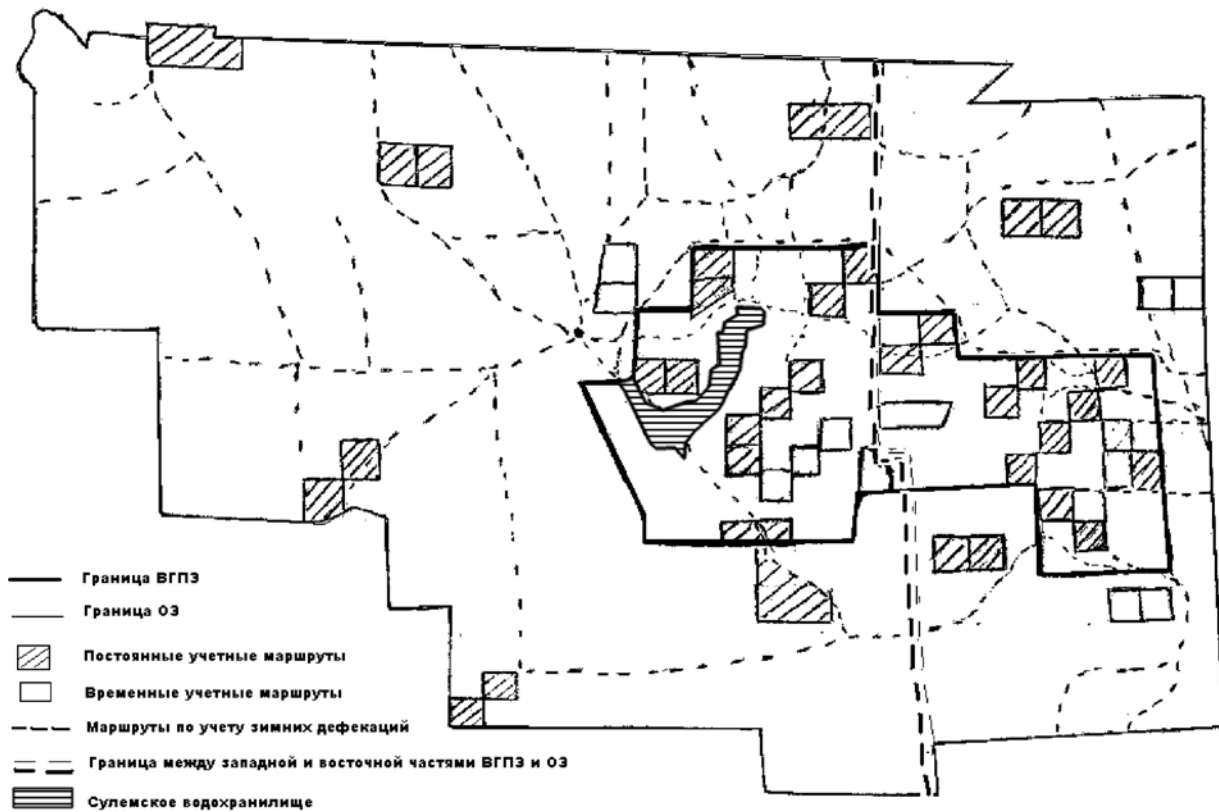


Рис. 2. Схема расположения учетных маршрутов на территории охраняемого природного комплекса до 1995 года.

жении сотрудников по территории с различными целями. Многолетняя динамика по месяцам средних показателей учета лося и волка на всех суммированных видах учета, их объемов на различ-

ных по режиму охраны территориях представлены в таблице 1. Подробнее об учетах, их формах, репрезентативности можно узнать в более ранних публикациях (Маланьин, 1996).

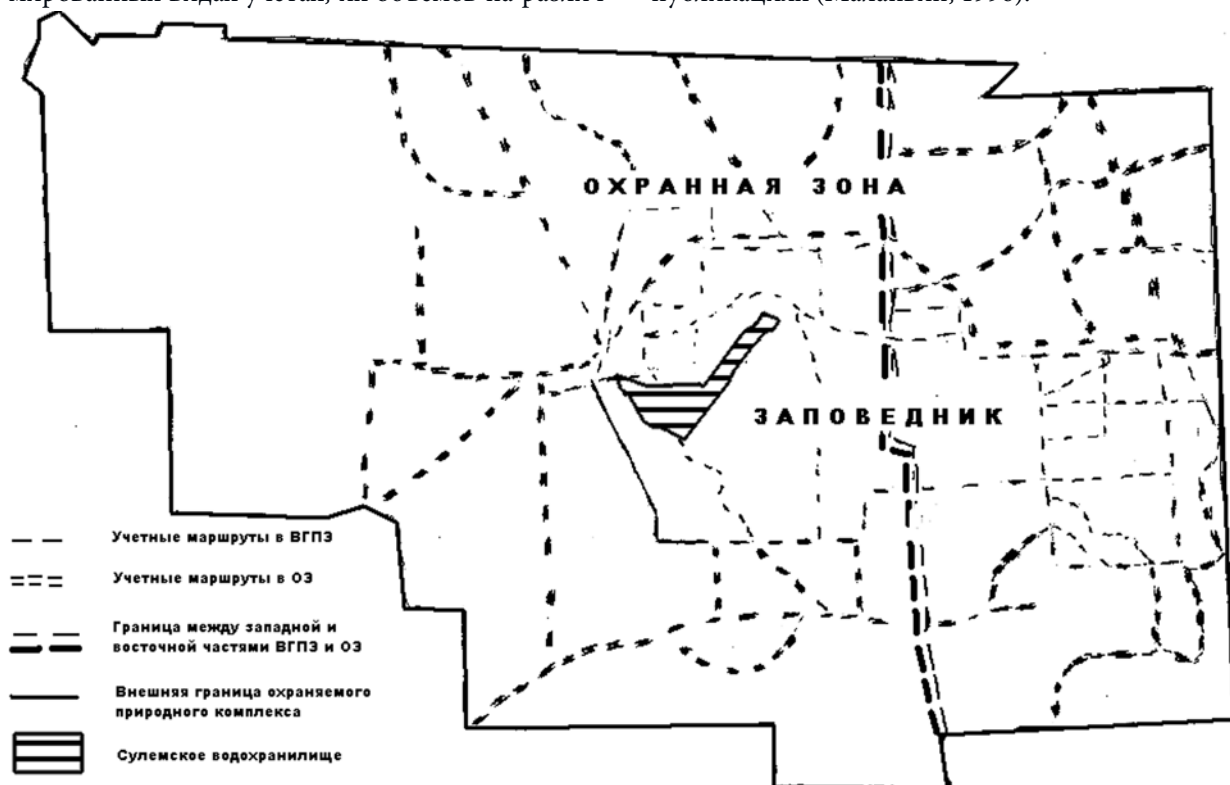


Рис. 3. Схема расположения учетных маршрутов (ЗМУ и учеты по зимним дефекациям) на территории охраняемого природного комплекса после вывала леса в 1995 году. На территории ВГПЗ в основном по периметру, на территории ОЗ — по лесным (бывшим лесовозным) дорогам.

В бесснежный период, с целью определения численности лося и волка, изучения их половой и возрастной структуры, использования этими видами территории проводился учет методом идентификации четких следовых отпечатков (Бородина, 1964; Данилов, 1979).

С мая 1987 года автором на территории ОК изучалась динамика плотности лося методом учета зимних дефекаций (Юргенсон, 1963; Червонный, 1973) с использованием (до 1995 года) зимних постоянных учетных маршрутов. Частично данные по этому учету были опубликованы (Маланьин, 1996).

Основой материала по экологии данных видов послужили записи карточек регистраций встреч животных и их следов, сбор которых ведется сотрудниками заповедника в течение всего года (данные о половозрастной структуре, смертности, плодовитости, поведении, реакции на изменчивость среды, степени защитности угодий).

В течении трех зимних сезонов (1990–1992 гг., на пике численности лося) определялась степень повреждения зверем основных лесообразующих пород (сибирских пихт и елей) в заповеднике и охранной зоне на площадках 10×10 метров, где учитывался весь подрост высотой от 0,5 до 3,0 метра (Маланьин, 1996).

Представленные материалы по различным параметрам экологии лося обработаны с применением обычных статистических методов (Лакин, 1980).

#### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВИДА В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Первое упоминание о лосях, обитающих, сравнительно недалеко от района современных исследований, можно найти в публикации Л. П. Сабанеева (1992). Приведем несколько выдержек из нее: «В самом Урале, начиная от Тагила, лоси живут только зимой. Они приходят сюда перед снегом в сентябре и численность их все более и более увеличивается до ноября; в марте начинается их обратное переселение за Камень, к берегам Чусовой и в Соликамский уезд... В одних окрестностях Богословского завода в конце 60-х годов (19 век — прим. автора) добывалось около трехсот штук, но и в Тагиле бывали случаи, что двое охотников в одну неделю заганивали (по насту или губокому снегу — прим. автора) более 20 лосей ... В Тагильской даче переход лосей, впрочем, едва ли не яснее выражен, чем в каких-либо других местностях Урала; местных сохатых здесь вовсе нет, и они встречаются только ближе к Чусовой, а на восточном склоне, в Алапаевской и Салдинской дачах, не ближе 60–70 верст от Тагила».

Спустя почти столетие, другой ученый М. Я. Марвин (1969) обратил внимание, что,

численность лося в Свердловской области распределена неравномерно — больше всего их отмечается в северных районах: Ивдельском, Гартинском, Таборинском, Серовском, Тавдинском, Туринском, меньше в Артинском, Полевском, Белоярском, Богдановическом. Некоторое представление о численности лосей в Свердловской области можно составить по статье Г. Ф. Борискина и М. И. Чиркова (1978). В ней сообщалось: «Случаи заходов лосей в лесостепные районы отмечались еще с начала XX века. По имеющимся сведениям, на территории нынешнего Пышминского района в 1913 году в Речелгинском бору охотник С. А. Юркин убил лося, «появившегося неизвестно откуда». В 1936 году в том же Пышминском районе лось появился у деревни Нагибино. В последующем заходы лосей в лесостепные угодья приняли более массовый характер и к 1946 г. группы из трех-пяти лосей стали здесь обычны. Со слов старейшего охотника И. И. Артамонова, лоси подходили в юго-восточные районы с территории Тюменской области. Охотники, добывавшие лосей в бассейне реки Кумы (Тюменская область), отмечали перемещение лосей в южном направлении еще в 1925–1927 гг. К 1951 г. поголовье лосей в целом по области заметно возросло, однако специальных учетных работ по определению их численности не проводилось. Средняя плотность населения лося в то время определялась ориентировочно 0,6 особи на 1000 га охотугодий. Первый приближенный учет лося в области был проведен облехотуправлением в 1955 г. Общая численность зверя была оценена в 8–10 тыс. голов. По данным учета, наибольшая плотность населения лося отмечалась вокруг городов Ирбит, Алапаевск, Артемьевский и по границе с Тюменской областью, в Таборинском и Тавдинском районах. В эти же годы начался плановый отстрел лосей по специальным разрешениям (лицензиям). В сезон охоты 1954/55 г. управлением охотничье-промыслового хозяйства было выдано 200 разрешений, из которых использовано 93, в следующий сезон соответственно — 300 и 131. До 1969 г., исходя из численности 8–10 тыс. лосей, отстрел их по лицензиям не превышал 4% поголовья. С 1969 г. в связи с закреплением угодий за охотпользователем качество работ по учету численности лося улучшилось. При этом данные наземного учета в 1969, 1971, 1973, 1975 гг. дополнялись авиаучетами. В 1976 и 1977 гг. в соответствии с указанием Главохоты при Совете Министров РСФСР о проведении Всероссийского учета запасов лося, на территории области проведен учет его численности на пробных площадках, по учетным маршрутам, с помощью авиации и по данным опроса. В 1976 г. общая площадь пробных площадок при наземном учете составила 145,2 тыс. га, протяженность учетных маршрутов —

12607 км, проведен авиаучет лося с охватом 2,4 % лесной площади области. Протяженность авиамаршрутов составила 11048 км. Такой большой объем учетных работ позволил точнее определить запасы лосей, их размещение и плотность населения по типам угодий и по отдельным административным районам. Наземный учет и учет с помощью авиации дали в итоге сопоставимые и практически одинаковые результаты по численности этого животного. Данные учетов показывают, что поголовье лосей в области ежегодно увеличивается и по результатам учетов 1976–1978 гг. численность его оценена в 22 тыс. голов.

В архиве заповедника упоминались данные только одного из учетов. Так, в конце первой декады декабря 1948 года на территории бывшего заповедника «Висим» был проведен коллективный маршрутный учет. По данным зам. директора по науке этого заповедника А. Ф. Корякова (1950) в общей сложности было пройдено 193 км, зарегистрировано 30 лосиных суточных пересечений на всех учетных маршрутах. К сожалению, не указан применявшийся тогда (если он вообще применялся) пересчетный коэффициент от относительных показателей к абсолютным. Если допустить, что коэффициент был равным 0,5 (максимальный, на наш взгляд, для того времени), то общий запас лосей на всей охраняемой территории (около 66 тыс. га, вместе с охранной зоной) не превышал бы 50–60 голов.

О современном состоянии численности лосей в Свердловской области можно судить по различным формам представления информации. Например, по данным д. б. н. В. С. Смирнова в 1985 году в области обитало 22 тысячи лосей и 1200 волков (личное сообщение). Снижение поголовья лосей он объяснял неконтролируемым хищничеством волков. В материалах Государственного доклада о состоянии окружающей среды Свердловской области, опубликованного в газете «Ключ Земли» № 11–12 за 1999 г. сообщалось, что в период с 1995 по 1998 гг. численность лосей находилась в состоянии динамического равновесия и составляла в среднем около 25 тысяч голов. Последние данные по численности лосей в Свердловской области опубликованы в ноябрьском (2005 год) номере «Областной» газеты, где начальник отдела охоты областного управления по ветеринарному и фитосанитарному надзору В. С. Пупышев сообщил о пребывании 17 тысяч. Учетные данные по численности волка в области довольно противоречивы. Например, по данным Н. И. Мордвинова (2002) к началу 2001 года в Свердловской области было около 900 волков, а в 1985 году — 1500 (напомним, что по данным В. С. Смирнова, в этом же году обитало 1200 волков). Далее, начальник Свердловоблохотуправления к. б. н. А. А. Ки-

селев в интервью газете «Уральский рабочий» (№ 44 за 2000 год) сообщил о пребывании в области 400–500 волков, а численность лосей оценил в 21–23 тысячи, при этом, было выдано 600 различных лицензий на их отстрел. Ситуация, в последующие годы, по регуляции численности волков принципиально не менялась (ежегодно добывалось около 300 зверей), хотя, если верить опубликованным учетным данным, сохранялась тенденция снижения, наметившиеся в 1997 году, когда их насчитывалось более 1,5 тысяч.

Среди специалистов нет единого мнения по выделению основной причины снижения численности лосей в Свердловской области. Так, к. б. н. Н. С. Корятин и Н. Л. Погодин (2002) считают, что ведущим фактором, влияющим на численность лосей Свердловской области, является изменения мозаичности местообитания. Несколько ранее, эти же авторы считали, одной из главных причин современного снижения численности лосей в Свердловской области, изменения структуры его популяции в пользу самцов и малоплодовитых молодых животных, происходящее под воздействием системы промысла (Погодин; Корятин, 1997). Мы придерживаемся мнения к. б. н. В. М. Глушкова (2001), который считает, что ведущим фактором, влияющим на снижение численности лосей в России, в частности, в Кировской и ряде соседних областей, в настоящее время является — антропогенный, особенно браконьерство, ставшее массовым явлением, по своим размерам зачастую превосходя легальный промысел. Иначе, чем же тогда объяснить факт выдачи на всю Свердловскую область в сезон 2005–2006 гг. только 200 различных лицензий (в 70 годы XX века ежегодно выдавалось более 2000 лицензий при средней численности лосей в 30 тыс.) по отстрелу лосей при общем размере поголовья 17 тысяч и при относительно невысокой численности волков? Данные по смертности лосей на охраняемых территориях также свидетельствуют в пользу этого утверждения — за последние 10 лет доля браконьерства на лосей выросла в среднем почти в три раза.

Сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН изучалась территориальную структуру населения лосей в Свердловской области (45 районов), оценивалась степень сходства динамики численности населения лосей в различных районах (Погодин, 1996; Корятин; Погодин, 2002). Ими по этому критерию выделено 5 районов. Один из них, Кировградский (район охраняемого комплекса Висимского заповедника), входит в состав центральной группы районов, которая включает также земли городов Асбест, Ивдель, Карпинск, Кушва, Нижний Тагил, а также Пышминский, Полевской, Невьянский, Артемовский, Березовский, Свердловский, Первоуральский, Верхнепышминский районы области.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСЯ И ВОЛКА, ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ВЛИЯЮЩИХ НА НИХ ФАКТОРОВ В РАЙОНЕ ОХРАНЯЕМОГО КОМПЛЕКСА

По определению академика С. С. Шварца, динамика численности — интегральный параметр, характеризующий специфичность процессов рождаемости и смертности. «Численность является одной из важнейших характеристик популяции, она характеризует суммарный итог воздействия всех внутривидовых и внешних факторов, характеризует реакцию популяции как целостной единицы» (цит. по Погодину, 1996). Изучению численности лося и волка в заповеднике почти всегда уделялось повышенное внимание. Безусловно, этому, в какой-то мере, способствовало совпадение интересов автора, руководства заповедника и большинства основных наблюдателей — госинспекторов охраны заповедника.

Первичный материал по динамике относительной численности лося и волка на трех различных по режиму территориях представлен в таблице 1 (см. Приложение). Здесь впервые представлен весь, имеющийся в архиве, учетный материал (совокупность всех форм зимних учетных маршрутов). Здесь и далее по тексту мы при употреблении термина численности, не оговаривая специально, имеем в виду относительную численность и ее показатели — среднее число суточных следовых пересечений учетным 10 километровым маршрутом.

Сравнительный анализ средних многолетних показателей численности лося и волка по месяцам на различных по режиму территориях (табл. 1) выявил следующее:

Факт достоверного ( $t=2,0-3,8$ ;  $P=0,05$ ) различия в октябре численности лося на всех четырех исследуемых участках (западе и востоке заповедника, охранной зоны и окрестных охотничьих угодьях). Самые высокие средние показатели отмечены на востоке заповедника ( $10,0\pm 2,7$  следа на 10 км, промежуточные — в охранной зоне ( $2,9\pm 0,9$ ) и низкие — в окрестных охотничьих угодьях ( $0,9\pm 0,4$ ), что наводит на мысль о реальности существования процесса смены летних пастбищ на зимние в западном направлении.

В ноябре этот процесс продолжался — различия в численности лося с некоторым смещением в сторону запада заповедника ( $5,0\pm 0,6$  следа на 10 км) и охранной зоны ( $5,4\pm 0,8$ ). В окрестных охотничьих угодьях, аналогичный показатель становился еще ниже —  $0,3\pm 0,1$ .

В период с декабря по февраль наблюдалась относительная стабилизация кочевого процесса лосей на всех участках.

В марте-апреле кочевой процесс лосей проходил в обратном направлении — с запада на восток.

Причем, начинался, как и в октябре, с восточной части заповедника ( $1,7\pm 0,5$ ), где для лося в это время условия зимовки становятся близкими к критическим (высокая плотность снега), особенно в апреле. Продолжение в это время достоверного ( $t=1,7$ ;  $P=0,05$ ) снижения относительных показателей численности лося ( $с 1,5\pm 0,3$  до  $0,9\pm 0,2$ ) в окрестных охотничьих угодьях (территории вокруг охранной зоны), против ожидаемого повышения, может указывать, что кочевки не ограничиваются несколькими километрами.

В отношении многолетней динамики численности волка, основного естественного фактора смертности лосей на охраняемых территориях, можно выделить два момента. Первый — явное предпочтение волком в течение всего сезона территории охранной зоны, перед заповедной территорией. Здесь показатели численности почти всегда выше, чем на разных участках заповедника, особенно в первой половине зимы. Второй — отличие от лося волк, видимо, более зависим от плотности снежного покрова. Коэффициент корреляции ( $r$ ) показателя учета и плотности снегового покрова для лося составил  $0,35$ , а волка —  $0,46$ . Особенно отчетливо это проявилось в восточной части заповедника, где волка в марте-апреле почти не бывает.

Многолетнюю сезонную динамику численности лося на различных по режиму территориях удобнее рассматривать по пятилетиям (табл. 2). Колебания численности лосей на различных охраняемых участках в целом за весь период исследований имели некоторую общность в синхронности роста, особенно на востоке заповедника и охранной зоны. Так, близкие данные были в первое пятилетие ( $3,2-2,4$ ), во второе — рост и его тенденция ( $4,2-3,5$ ), в третье-четвертое ( $8,5-4,5$ ) — стабилизация на относительно высоком уровне, а в пятое-шестое ( $2,8-1,0$ ) — спад. Были и различия, особенно временные. Например, на западе заповедника численность лося продолжает сохранять стабильность после расчистки ложа при строительстве Сулемского водохранилища. Очевидно, что вырубка лесонасаждений, приводит к существенным локальным изменениям экологических параметров (кормности, лесистости, мозаичности) среды обитания (Петросян и др., 1996). Очень возможно, что здесь сложилась микропопуляция из нескольких десятков оседлых лосей. Можно отметить, что период спада численности лося был более выражен на востоке заповедника — здесь самые низкие показатели из всех охраняемых участков ( $1,0-1,4$ ). Основная причина — влияние последствий масштабного ветровала и пожара. Подробнее остановимся на них ниже, в специальном разделе.

В окрестных охотничьих угодьях, окружающих охранную зону, численность лосей была ста-



бильной на всем промежутке исследований (1,1–1,8). Этот факт еще раз подчеркивает роль особо охраняемых природных территорий, попутно вы-

полняющих функцию воспроизводственных участков для охотугодий.

Таблица 2

**Динамика сезонных (X–IV) средних показателей относительной численности лося по пятилеткам на различных по режиму участках.**

| Периоды   | Заповедник |         | Охранная зона | Охотничьи угодья вокруг охранной зоны |
|-----------|------------|---------|---------------|---------------------------------------|
|           | запад      | восток  |               |                                       |
| 1975–1980 | 3,0±0,5    | 3,2±0,8 | 2,4±0,3       | -                                     |
| 1980–1985 | 5,1±0,7    | 4,2±0,6 | 3,5±0,5       | 1,4±0,4                               |
| 1985–1990 | 5,2±0,8    | 4,5±0,7 | 5,8±1,4       | 1,3±0,6                               |
| 1990–1995 | 6,3±0,7    | 8,5±3,4 | 5,0±1,3       | 1,6±0,3                               |
| 1995–2000 | 4,1±0,6    | 1,0±0,4 | 2,8±0,6       | 1,8±0,8                               |
| 2000–2005 | 4,2±1,3    | 1,4±0,5 | 2,2±0,6       | 1,1±0,3                               |

Динамику численности лосей на охраняемых территориях с 1986 года изучали также с помощью метода учета зимних дефекаций (табл. 3–4), а в бесснежный период — методом идентификации следов. Здесь мы не будем их сравнивать, вы-

ясняя, какой из них лучше или хуже. Это сделано в другой статье этого сборника. Отметим лишь, что каждый из них, имеет свои плюсы и минусы, как и любой метод, но вместе они дополняют друг друга.

Таблица 3

**Динамика показателей плотности лося в различных местах заповедника, полученные методом подсчета зимних дефекаций на учетных маршрутах.**

| Годы      | Место  | Площадь учета в. га | Всего кучек | Кучек на 1 га | Особей на 1000 га |
|-----------|--------|---------------------|-------------|---------------|-------------------|
| 1986–1987 | Запад  | 8,7                 | 233         | 26,8          | 5,4               |
|           | Восток | 6,2                 | 162         | 26,1          | 5,3               |
| 1988–1989 | Запад  | 11,0                | 717         | 65,2          | 13,2              |
|           | Восток | 7,4                 | 134         | 18,1          | 3,7               |
| 1989–1990 | Запад  | 13,1                | 938         | 71,6          | 14,5              |
|           | Восток | 9,5                 | 788         | 82,9          | 16,8              |
| 1990–1991 | Запад  | 13,9                | 940         | 67,6          | 13,7              |
|           | Восток | 14,9                | 635         | 42,6          | 8,6               |
| 1991–1992 | Запад  | 11,4                | 533         | 46,8          | 9,4               |
|           | Восток | 12,9                | 301         | 23,3          | 4,7               |
| 1992–1993 | Запад  | 10,7                | 586         | 54,6          | 11,1              |
|           | Восток | 9,2                 | 341         | 37,0          | 7,5               |
| 1993–1994 | Запад  | 12,2                | 774         | 63,2          | 12,8              |
|           | Восток | 10,2                | 325         | 31,9          | 6,4               |
| 1994–1995 | Запад  | 9,9                 | 457         | 46,2          | 9,3               |
|           | Восток | 11,8                | 188         | 15,9          | 3,2               |
| 1995–1996 | Запад  | 2,7                 | 24          | 9,0           | 1,8               |
|           | Восток | 1,8                 | 32          | 17,0          | 3,6               |
| 1996–1997 | Запад  | 7,8                 | 447         | 57,6          | 11,6              |
|           | Восток | 7,2                 | 153         | 21,2          | 4,3               |
| 1997–1998 | запад  | 8,5                 | 441         | 52,0          | 10,5              |
|           | Восток | 8,3                 | 303         | 36,4          | 7,4               |
| 1998–1999 | Запад  | 8,3                 | 693         | 83,5          | 16,9              |
|           | Восток | 8,0                 | 167         | 20,8          | 4,2               |
| 1999–2000 | Запад  | 6,9                 | 552         | 80,1          | 16,2              |
|           | Восток | 8,4                 | 168         | 20,0          | 4,1               |
| 2000–2001 | Запад  | 9,2                 | 452         | 49,2          | 9,9               |
|           | Восток | 7,4                 | 76          | 10,2          | 2,1               |
| 2001–2002 | Запад  | 5,7                 | 283         | 51,2          | 10,0              |
|           | Восток | 6,9                 | 165         | 23,9          | 4,8               |



| Годы      | Место  | Площадь учета в. га | Всего кучек | Кучек на 1 га | Особей на 1000 га |
|-----------|--------|---------------------|-------------|---------------|-------------------|
| 2002–2003 | Запад  | 7,1                 | 232         | 32,6          | 6,6               |
|           | Восток | 9,1                 | 132         | 14,5          | 2,9               |
| 2003–2004 | Запад  | 6,7                 | 270         | 40,4          | 8,1               |
|           | Восток | 9,0                 | 119         | 13,2          | 2,7               |
| 2004–2005 | Запад  | 7,5                 | 347         | 46,5          | 9,3               |
|           | Восток | 8,0                 | 60          | 7,5           | 1,5               |
| 1986–2005 | Запад  | 9,0±0,7             | 495,5±58,8  | 52,4±4,4      | 10,6±0,9          |
| 1986–2005 | Восток | 8,7±0,7             | 236,0±46,2  | 25,7±4,0      | 5,2±0,8           |

\* См. примечание к таблицам 2–3:

Продолжительность питания веточным кормом местных лосей в среднем — 225±15 дней. Среднее суточное число кучек дефекаций на одного «усредненного по полу и возрасту» лося состав-

ляет — 22±3. Эти данные были исходными, включая общее число кучек и учетную площадь, при подсчете плотности.

Таблица 4

**Динамика показателей плотности лося в различных местах охранной зоны, полученные методом подсчета зимних дефекаций на учетных маршрутах.**

| Годы      | Место  | Площадь учета в. га | Всего кучек | Кучек на 1 га | Особей на 1000 га |
|-----------|--------|---------------------|-------------|---------------|-------------------|
| 1986–1987 | Запад  | 15,5                | 461         | 29,7          | 6,0               |
|           | Восток | 4,1                 | 106         | 25,8          | 5,2               |
| 1988–1989 | Запад  | 52,5                | 998         | 19,0          | 3,8               |
|           | Восток | 5,7                 | 103         | 18,1          | 3,6               |
| 1989–1990 | Запад  | 41,9                | 1876        | 44,8          | 9,0               |
|           | Восток | 12,6                | 745         | 59,1          | 11,9              |
| 1990–1991 | Запад  | 19,7                | 666         | 33,8          | 6,8               |
|           | Восток | 18,7                | 559         | 29,9          | 6,0               |
| 1991–1992 | Запад  | 11,8                | 599         | 50,8          | 10,2              |
|           | Восток | 2,5                 | 101         | 40,4          | 8,2               |
| 1992–1993 | Запад  | 14,2                | 991         | 69,8          | 14,1              |
|           | Восток | 18,4                | 935         | 50,8          | 10,3              |
| 1993–1994 | Запад  | 14,9                | 1048        | 70,3          | 14,2              |
|           | Восток | 15,6                | 440         | 28,2          | 5,7               |
| 1996–1997 | Запад  | 8,2                 | 253         | 30,8          | 6,2               |
|           | Восток | 8,5                 | 57          | 67,1          | 1,3               |
| 1997–1998 | Запад  | 20,5                | 405         | 19,8          | 4,0               |
|           | Восток | 16,0                | 690         | 43,1          | 8,7               |
| 1998–1999 | Запад  | 19,5                | 790         | 40,5          | 8,2               |
|           | Восток | 28,6                | 875         | 30,6          | 6,2               |
| 1999–2000 | Запад  | 22,9                | 101         | 4,4           | 0,9               |
|           | Восток | 24,5                | 637         | 28,3          | 5,2               |
| 2000–2001 | Запад  | 26,8                | 448         | 16,7          | 3,4               |
|           | Восток | 32,7                | 507         | 15,5          | 3,1               |
| 2001–2002 | Запад  | 10,4                | 98          | 9,4           | 1,9               |
|           | Восток | 9,5                 | 186         | 19,6          | 3,9               |
| 2002–2003 | Запад  | 39,9                | 325         | 8,1           | 1,6               |
|           | Восток | 37,4                | 997         | 26,7          | 5,4               |
| 2003–2004 | Запад  | 98,4                | 1108        | 11,3          | 2,3               |
|           | Восток | 34,4                | 508         | 14,8          | 3,0               |
| 2004–2005 | Запад  | 38,9                | 334         | 8,6           | 1,7               |
|           | Восток | 26,2                | 378         | 14,4          | 2,9               |
| 1986–2005 | запад  | 28,5±5,7            | 656,3±116,1 | 29,2±5,3      | 5,9±1,1           |
| 1986–2005 | восток | 18,5±2,8            | 489,0±78,5  | 32,0±4,0      | 5,7±0,7           |

Первый вывод из приведенных средних многолетних данных по учету зимних дефекаций, заключается в том, что запад и восток заповедника до-

стоверно ( $t=4,5$ ;  $P=0,05$ ) различаются по плотности распределения лосей. Так, на западе их больше (10,6±0,9 экз. на 1000 га), чем на востоке (5,2±0,8).

Данные зимнего маршрутного учета в этот же период аналогичного достоверного различия не показали.

Второй — что на территории охранной зоны распределение лосей в этот период было относительно более равномерным, чем в заповеднике. Например, на западе средняя многолетняя плотность лосей составляла  $5,9 \pm 1,1$  экз. на 1000 га, а на востоке —  $5,7 \pm 0,7$ .

Изучению особенностей распределения лосей заповедника в зависимости от мест обитания так же уделялось внимание. Материалы об этом

опубликованы (Маланьин, Ларин, 1992; Петросян и др., 1996). Отметим лишь, что в заповеднике выделены следующие лосиные местообитания: 1 – пихтово — еловые (высокотравно-папоротниковые и крупно-папоротниковые) коренные леса; 2 – пихтово — еловые леса с примесью мелколиственных пород; 3 – мозаичные пихтово — елово — березовые леса с включением сосняков и осинников; 4 – сосняки мелкотравные с примесью березы; 5 – осиново — березовые леса. Количественные характеристики средних значений числа пересечений и плотности приведены ниже (табл. 5).

Таблица 5

#### Оценки средних значений числа пересечений лосиных следов маршрута в 10 км для различных типов леса.

| Типы леса | Число повторностей | Среднее значение | Стандартное отклонение | 95 % доверит. интервал |
|-----------|--------------------|------------------|------------------------|------------------------|
| 1         | 69                 | 3,73 (0,41)      | 3,40                   | 3,04–4,41              |
| 2         | 118                | 4,15 (0,35)      | 3,75                   | 3,57–4,73              |
| 3         | 177                | 6,35 (0,44)      | 5,86                   | 5,62–7,08              |
| 4         | 27                 | 3,22 (0,72)      | 3,74                   | 2,01–4,45              |
| 5         | 31                 | 5,16 (0,82)      | 4,59                   | 3,76–6,50              |

Попытки изучения влияния отдельных факторов на многолетнюю динамику лосей охраняемого комплекса нами предпринимались, но без особого успеха. Мешало слабое владение некоторыми методами статистической обработки, в частности, многофакторным анализом и не достаточные объемы выборки.

Тем не менее, с помощью корреляционного анализа удалось выяснить, что в восточной части заповедника зимой существенного влияния на плотность лосей не оказывают основные среднемесячные климатические параметры — плотность снега (март), температура воздуха, влажность и скорость ветра.

Кормность угодий на территории охраняемого комплекса считается вполне удовлетворительной, т.к. в охранной зоне обильно представлены разновозрастные вырубки. Косвенно этот факт может подтвердить наличие в заповеднике больших площадей нетронутого подроста ели — во многих местах центра России уже ставшего второстепенным кормом для лося (Баскин, 1984; Смирнов, 1987). Следующее подтверждение — за все годы исследований на охраняемой территории не обнаружено ни одного случая гибели лосей от истощения. Наконец, по мнению специалистов, в Свердловской области кормовой фактор не является ведущим в распределении плотности лося (Корытин, Погодин, 2002).

Влияние совместного действия антропогенного фактора и хищничества волка пока существенна (его оценка приводится в разделе смертности), но не настолько, что бы заметно и длительно снижать численность лосей.

Остаются сезонные кочевки, вероятно, в настоящее время — ведущий фактор, вместе с антропогенным и хищничеством волка, способный заметно влиять на изменение численности лосей охраняемого комплекса. По нашим, самым приблизительным расчетам, в среднем до 40 % от всех зимующих лосей на территории охраняемого комплекса не являются оседлыми. Именно эти, так называемые, периферийные лоси, большей частью, совершают сезонные кочевки. Точнее их численность можно узнать только с использованием метода мечения, который, к сожалению, для абсолютного большинства заповедников неприменим из-за дороговизны.

Для многолетней динамики численности лосей охраняемого комплекса по сравнению с окружающими охотничьими угодьями характерны следующие особенности: стабильно более высокая зимняя средняя плотность, особенно в первую ее половину; неравномерность распределения в заповеднике, и более равномерное — в охранной зоне; осенне-весенние кочевки, более выраженные в долготном направлении и способные при совместном действии антропогенного фактора, а также хищничества заметно менять сезонную численность лосей.

#### ВЛИЯНИЕ ПОСЛЕДСТВИЙ СТИХИЙНЫХ БЕДСТВИЙ НА ОТДЕЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЛОСЯ

Влияние последствий стихийных бедствий на экологию охраняемых лосей весьма многогран-

но и действует опосредованно, в различном сочетании с другими факторами. Несовершенство методик сбора и обработки материала также значительно затрудняет выделение конкретных причин, оказывающих влияние на экологические процессы вообще и на экологию лося в частности. Тем не менее, мы попытались хотя бы приблизительно дать оценку столь уникальному явлению.

Вопросу изучения влияния последствий масштабного ветровала (июнь 1995 г.) и пожара (август 1998 г.) на численность крупных животных, в частности лося, в заповеднике уже уделялось внимание (Маланьин, 2000; 2005). Под влиянием последствий стихий подразумевается какие-либо сравнительные изменения средних экологических показателей лосей за два периода — до проявления стихийных природных явлений, и после них. В настоящее время появилась возможность шире и детальней взглянуть на проблему, как в территориальном, временном, так и в экологическом аспекте. Для анализа были привлечены материалы по численности лося в охранной зоне и окружающих охотничьих угодий за более длительный период и с разбивкой по месяцам. Кроме численности, рассматривалось влияние последствий стихийных бедствий на другие основные экологические параметры.

Сравнительный анализ по динамике средних месячных и сезонных показателей относительной численности (ПУ — показатели учета; число следов на 10 км) и плотности лося на различных по режиму территориях (табл. 22) показал следующее.

На западе заповедника достоверное снижение средних многолетних значений ПУ после ветровала отмечены в феврале и марте, соответственно с  $4,7 \pm 0,7$  до  $2,7 \pm 0,1$  ( $t=2,8$ ;  $P=0,05$ ) и с  $4,4 \pm 0,8$  до  $2,3 \pm 0,4$  ( $t=2,3$ ;  $P=0,05$ ). В целом за сезон значения ПУ после ветровала не изменились. Вероятно, снижение следовой активности лосей здесь в первую очередь связано с усиливающимся в это время влиянием плотности снежного покрова.

На востоке заповедника снижение ПУ после ветровала отмечено во все месяцы. Здесь, в первую очередь, снижение следовой активности лосей произошло вследствие уменьшения мозаичности угодий (Маланьин, 2005), обусловленное последствиями стихий и увеличением снежности.

В охранной зоне достоверное снижение ПУ после ветровала отмечено в октябре и феврале, соответственно с  $4,2 \pm 1,7$  до  $1,0 \pm 0,7$  ( $t=1,7$ ;  $P=0,05$ ) и с  $3,3 \pm 0,6$  до  $1,9 \pm 0,4$  ( $t=1,9$ ;  $P=0,05$ ). В целом за сезон достоверных изменений следовой активности лосей после ветровала не отмечено. Вероятней, что выше указанные изменения, больше были связаны с сезонными кочевками и влиянием снежности.

В соседних охотничьих угодьях все происходило по аналогии с охранной зоной, с той лишь разницей, что достоверное снижение следовой активности лосей после масштабного ветровала наблюдалось несколько раньше — в январе с  $2,7 \pm 0,9$  до  $1,0 \pm 0,3$  ( $t=1,8$ ;  $P=0,05$ ). В целом за сезон достоверных изменений в следовой активности лосей после ветровала не отмечено.

Таблица 6

**Сравнительная динамика средних месячных и сезонных показателей следовой активности (ПУ — число следов на 10 км) и плотности (D — экз. на 1000 га) лося на различных по режиму территориях.**

| Месяц       | Заповедник     |               |                |               | Охранная зона |               | Соседние охотничьи угодья |               |
|-------------|----------------|---------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------------------|---------------|
|             | запад          |               | восток         |               | до ветров.    | после         | до ветров.                | после         |
|             | до ветров.     | после         | до ветров.     | после         |               |               |                           |               |
| X           | $3,7 \pm 0,9$  | —             | $11,5 \pm 5,6$ | —             | $4,2 \pm 1,7$ | $1,0 \pm 0,7$ | $1,5 \pm 0,8$             | 0             |
| XI          | $5,4 \pm 1,2$  | $5,3 \pm 2,5$ | $3,2 \pm 0,7$  | $1,3 \pm 0,3$ | $4,9 \pm 1,2$ | $3,5 \pm 1,5$ | $0,3 \pm 0,2$             | $0,3 \pm 0,2$ |
| XII         | $11,6 \pm 6,7$ | $4,6 \pm 0,1$ | $4,2 \pm 0,7$  | $2,4 \pm 0,3$ | $5,5 \pm 0,9$ | $4,0 \pm 0,3$ | $0,6 \pm 0,4$             | $1,4 \pm 0,4$ |
| I           | $6,1 \pm 0,7$  | $6,4 \pm 1,2$ | $4,4 \pm 0,9$  | $2,1 \pm 0,7$ | $3,8 \pm 0,6$ | $3,1 \pm 1,2$ | $2,7 \pm 0,9$             | $1,0 \pm 0,3$ |
| II          | $4,7 \pm 0,7$  | $2,7 \pm 0,1$ | $2,3 \pm 0,6$  | $0,4 \pm 0,1$ | $3,3 \pm 0,6$ | $1,9 \pm 0,4$ | $1,6 \pm 0,4$             | $1,9 \pm 0,9$ |
| III         | $4,4 \pm 0,8$  | $2,3 \pm 0,4$ | $1,7 \pm 0,6$  | $0,2 \pm 0,2$ | $2,3 \pm 0,3$ | $2,4 \pm 1,1$ | $1,0 \pm 0,3$             | $0,8 \pm 0,3$ |
| IV          | $2,1 \pm 0,7$  | —             | $2,7 \pm 1,7$  | 0             | $0,9 \pm 0,2$ | $0,3 \pm 0,3$ | $2,1 \pm 1,1$             | 0             |
| ПУ за сезон | $5,4 \pm 1,1$  | $4,3 \pm 0,8$ | $4,3 \pm 1,3$  | $1,1 \pm 0,4$ | $3,6 \pm 0,6$ | $2,3 \pm 0,5$ | $1,4 \pm 0,3$             | $0,8 \pm 0,3$ |
| D за сезон  | $3,8 \pm 0,8$  | $3,5 \pm 0,7$ | $3,0 \pm 0,9$  | $0,9 \pm 0,3$ | $2,6 \pm 0,4$ | $1,9 \pm 0,4$ | $1,0 \pm 0,2$             | $0,7 \pm 0,2$ |

Сравнительный анализ показателей плотности лосей между западом и востоком заповедника до и после ветровала, полученных с применением двух независимых методов (ЗМУ и учета зимних дефекаций), привел к одному и тому же выводу (табл. 6–7). Так, на западе заповедника показатели плотности по двум методам соответ-

ственно — до ( $3,8 \pm 0,8$  экз. на 1000 га и  $11,2 \pm 1,1$ ) и после ветровала — ( $3,5 \pm 0,7$  и  $10,1 \pm 1,4$ ), достоверно не отличались. Другими словами — плотность лосей на западе заповедника оставалась стабильной и после ветровала.

Напротив, на востоке заповедника аналогичные показатели по двум методам достоверно

( $t=2,0-2,2$ ;  $P=0,05$ ) изменились и до ветровала соответственно составляли —  $3,0\pm 0,9$  экз. на 1000 га и  $7,0\pm 1,5$ , а после —  $0,9\pm 0,3$  и  $3,8\pm 0,5$ . Плотность

лосей на востоке заповедника после ветровала понизилась.

Таблица 7

**Сравнительная динамика средних показателей плотности лося в различных местах заповедника, полученные методом подсчета зимних дефекаций на учетных маршрутах до и после влияния последствий воздействия стихий.**

| Годы                              | Место  | Площадь учета в га | Всего кучек     | Кучек на 1 га | Особей на 1000 га |
|-----------------------------------|--------|--------------------|-----------------|---------------|-------------------|
| До влияния воздействия стихий:    |        |                    |                 |               |                   |
| В среднем 1986–1995               | Запад  | $11,4\pm 0,6$      | $647,2\pm 86,2$ | $55,2\pm 5,2$ | $11,2\pm 1,1$     |
|                                   | Восток | $10,3\pm 1,0$      | $359,2\pm 82,8$ | $34,7\pm 7,6$ | $7,0\pm 1,5$      |
| После влияния последствий стихий: |        |                    |                 |               |                   |
| В среднем 1995–2005               | Запад  | $7,0\pm 0,6$       | $374,1\pm 58,9$ | $50,2\pm 6,8$ | $10,1\pm 1,4$     |
|                                   | Восток | $7,4\pm 0,7$       | $137,5\pm 23,9$ | $18,5\pm 2,6$ | $3,8\pm 0,5$      |

О влиянии последствий стихий на поведение путем изменения средних показателей степени пугливости (расстояния в метрах, на которое животное подпустило наблюдателя) различных половозрастных групп лосей в зависимости от времени и места можно узнать из сравнительного анализа этих данных (табл. 8–9).

В бесснежный период после ветровала и пожара на территории заповедника самцы стали менее пугливыми — различие между средними показателями до ветровала ( $51,6\pm 4,9$  м) и после ( $25,7\pm 7,5$ ) было достоверным ( $t=2,9$ ;  $P=0,05$ ). Этот факт можно объяснить двумя примерно равнозначными причинами — большинство наблюдений прихо-

дилось на период гона, когда самцы значительно менее пугливы в сравнении с другими месяцами и второе — сравнительно малой выборкой в этот период ( $n=5$  – после ветровала и  $n=13$  – до него).

Напротив, поведение самок на территории заповедника в бесснежный после стихийный период не изменилось.

В снежный период взрослые особи обоего пола после ветровала и пожара стали пугливее на уровне достоверной тенденции ( $t=1,6$ ;  $P=0,05$ ). В бесснежный период, после воздействия стихий, поведение взрослых и молодых животных не изменилось.

Таблица 8

**Сравнительная динамика среднего показателя степени пугливости в зависимости от времени (снежный и бесснежный периоды), пола и возраста лосей в заповеднике до (1981–1995 гг.) и после (1995–2005 гг.) влияния последствий стихийных бедствий**

| Расстояние в метрах, на которое лось подпустил наблюдателя, из них: |                |       |               |                   |                |                  |                |
|---|----------------|-------|---------------|-------------------|----------------|------------------|----------------|
| самцы   |                | самки |               | взрослые (>2 лет) |                | молодые (<2 лет) |                |
| n*  | ср.**          | n*    | ср.**         | n*                | ср.**          | n*               | ср.**          |
| До стихийных бедствий в снежный период                              |                |       |               |                   |                |                  |                |
| 7   | $42,0\pm 10,5$ | 10    | $32,5\pm 4,0$ | 12                | $48,2\pm 8,2$  | 4                | $32,5\pm 6,3$  |
| До стихийных бедствий в бесснежный период                           |                |       |               |                   |                |                  |                |
| 13  | $51,6\pm 4,9$  | 13    | $44,7\pm 6,2$ | 13                | $52,0\pm 4,5$  | 7                | $44,5\pm 4,2$  |
| После стихийных бедствий в снежный период                           |                |       |               |                   |                |                  |                |
| -   | -              | 1     | 150,0         | 5                 | $92,0\pm 26,9$ | 1                | 150,0          |
| После стихийных бедствий в бесснежный период                        |                |       |               |                   |                |                  |                |
| 5   | $25,7\pm 7,5$  | 7     | $48,3\pm 9,4$ | 8                 | $41,0\pm 9,6$  | 4                | $51,9\pm 12,6$ |

\* — n — число наблюдений; \*\* — ср. среднее  $\pm$  ошибка средней (м)

В охранной зоне на протяжении всего года, судя по многолетним данным (табл. 9), поведение самцов и молодых животных обоего пола в период после воздействия стихий не изменилось. Не менялось и поведение самок в бесснежный период.

Отметим, что в охранной зоне, на протяжении всего года, взрослые животные обоего

пола стали менее пугливы в период после воздействия стихий. Так, различия между средними показателями пугливости этой возрастной группы соответственно в снежный ( $72,4\pm 3,6$  и  $59,0\pm 7,2$ ) и бесснежный ( $60,8\pm 5,7$  и  $47,8\pm 4,6$ ) периоды до и после воздействия стихий были соответственно достоверными ( $t=1,7$ ;  $P=0,05$ ) и ( $t=2,4$ ;  $P=0,05$ ).

В снежный период после воздействия последствий стихий самки стали менее пугливыми (на уровне тенденции).

Таблица 9

**Сравнительная динамика средних показателя степени пугливости в зависимости от времени, пола и возраста лосей в охранной зоне до (1981–1995 гг.) и после (1995–2005 гг.) воздействия стихий.**

| Расстояние в метрах, на которое лось подпустил наблюдателя, из них: |            |       |             |                   |            |                  |            |
|---|------------|-------|-------------|-------------------|------------|------------------|------------|
| самцы   |            | самки |             | взрослые (>2 лет) |            | молодые (<2 лет) |            |
| n*  | ср.**      | n*    | ср.**       | n*                | ср.**      | n*               | ср.**      |
| До стихийных бедствий в снежный период                              |            |       |             |                   |            |                  |            |
| 15  | 59,0 ± 5,0 | 15    | 65,5 ± 5,8  | 15                | 72,4 ± 3,6 | 15               | 52,0 ± 5,0 |
| До стихийных бедствий в бесснежный период                           |            |       |             |                   |            |                  |            |
| 15  | 48,9 ± 4,9 | 15    | 55,5 ± 6,5  | 15                | 60,8 ± 5,7 | 15               | 52,5 ± 7,0 |
| После стихийных бедствий в снежный период                           |            |       |             |                   |            |                  |            |
| 5   | 58,3 ± 3,9 | 7     | 48,4 ± 10,2 | 10                | 59,0 ± 7,2 | 10               | 48,4 ± 9,4 |
| После стихийных бедствий в бесснежный период                        |            |       |             |                   |            |                  |            |
| 11  | 47,0 ± 7,0 | 7     | 44,8 ± 7,4  | 11                | 47,8 ± 4,6 | 9                | 52,1 ± 9,7 |

\* — n — число наблюдений; \*\* — ср. среднее ± ошибка средней (м)

Сравнительный анализ различий между средними многолетними показателями пугливости представленных возрастных групп в снежный и бесснежный периоды на территории заповедника и охранной зоны показал следующее:

Таблица 10

**Сравнительная динамика средних показателей защитности угодий на различных по режиму территориях (по данным с ноября по октябрь)**

| Число лежек на 100 га  |               |
|--|---------------|
| заповедник   | охранная зона |
| До влияния стихийных бедствий (1980–1995 гг.)                |               |
| 1,82±0,15*   | 0,88±0,12     |
| После влияния последствий стихийных бедствий (1995–2005 гг.) |               |
| 1,26±0,28  | 0,92±0,11     |

\* — средняя ± ошибка средней

В зимний период, до проявления стихий, на территории заповедника почти все возрастные группы, за исключением самцов были менее пугливы (последние — лишь на уровне тенденции), чем аналогичные показатели в охранной зоне. В бесснежный период степень пугливости всех возрастных групп в заповеднике и охранной зоне уже не отличалась.

В зимний период после стихий, степень пугливости между взрослыми обоего пола (по другим половозрастным группам данными не располагаем), обитающими в заповеднике и охранной зоной не изменилась. В бесснежный период самцы в заповеднике менее пугливы, чем в охранной зоне. Возможные причины этого явления указаны выше по тексту.

В бесснежный период после проявления последствий стихий степень пугливости остальных половозрастных групп, обитавших как в заповеднике, так и в охранной зоне, не изменилась.

Влияние последствий стихийных бедствий отразилось и на поведении лосей охраняемого комплекса. На территории заповедника в период после проявления стихий пугливость взрослых особей обоего пола возросла по сравнению с предыдущим, доветровальным. В охранной зоне — все взрослые стали менее пугливыми на протяжении всего года.

Влияние последствий стихийных бедствий снизило защитность угодий заповедника, в охранной зоне ее изменений не отмечено (табл. 10). Например, наблюдалось достоверное ( $t=1,8$ ;  $P=0,05$ ) отличие средних многолетних показателей защитности до ( $1,82\pm 0,15$ ) и после ( $1,26\pm 0,28$ ) воздействия стихий.

Анализ долевой динамики самок до и после воздействия последствий стихийных бедствий, определенный различными методами на отличающихся по режиму территориях, помог расширить, прежде всего, временной диапазон исследований в этой области (табл. 11).

Выяснилось, что после воздействия стихий на территории заповедника, преимущественно в бесснежный период, достоверно ( $t=3,0$ ;  $P=0,05$ ) увеличилась средняя доля самок, с  $50,9\pm 3,0\%$  (до стихий) до  $70,7\pm 5,5\%$  (после стихий). Возможно, этот факт как-то связан с некоторым улучшением условий в период отела и выкармливания на территории заповедника в сравнении с охранной зоной. Зимой изменений аналогичных показателей в заповеднике не отмечено.

На территории охранной зоны, преимущественно в бесснежный период, после воздействия стихий изменений в среднем долевом содержании самок не отмечено. Зимой, в период после воздействия последствий стихий, средний процент самок имел тенденцию к снижению.



Таблица 11

**Сравнительная динамика средней доли самок по встречам, преимущественно бесснежный период, на различных территориях с ноября 1974 г. по октябрь 2005 г. (в скобках — те же показатели, определенные по форме зимних дефекаций в снежный период с 1988 по 2005 гг.) до и после воздействия стихийных бедствий.**

| Годы                      | Всего встреч (кучек) 100 % |               | из них доля самок в процентах |                     |
|---------------------------|----------------------------|---------------|-------------------------------|---------------------|
|                           | заповедник                 | охранная зона | заповедник                    | охранная зона       |
| До воздействия стихий:    |                            |               |                               |                     |
| 1974–1995                 | 802 (5931)                 | 1816 (9628)   | 50,9±3,0 (44,5±2,7)           | 49,0±1,5 (53,3±2,8) |
| После воздействия стихий: |                            |               |                               |                     |
| 1995–2005                 | 104 (5116)                 | 219 (8697)    | 70,7±5,8 (42,0±3,1)           | 47,2±5,5 (44,8±5,5) |

Сравнительная динамика средних основных экологических параметров лосей на территории охраняемого комплекса до и после воздействия стихий и их последствий представлена данными таблицы 12. Анализ показал, что в период действия стихий произошли следующие изменения возрастной структуры охраняемых лосей.

Достоверное ( $t=7,2$ ;  $P=0,05$ ) снижение средней доли взрослых с  $82,8\pm 1,1\%$  (до стихий) до  $70,5\pm 1,3\%$  (после стихий).

Достоверное ( $t=2,9$ ;  $P=0,05$ ) повышение средней доли годовиков с  $3,5\pm 0,3\%$  до  $6,0\pm 0,8\%$ .

Достоверное ( $t=2,8$ ;  $P=0,05$ ) увеличения средней доли сеголетков с  $13,7\pm 0,9\%$  до  $21,7\pm 2,7\%$ . По мнению Ю. П. Язана (1972), такой процент те-

лят характерен для стабильной численности.

Средний показатель плодовитости после воздействия стихий не изменился и составлял около 0,8.

Достоверное ( $t=5,5$ ;  $P=0,05$ ) снижение среднего коэффициента стадности с  $1,6\pm 0,04$  до  $1,3\pm 0,03$ .

Приведенные данные позволяют заключить, что на охраняемых лосей в той или иной мере сказалось влияние последствий стихий в сочетании с другими факторами, выразившееся в снижении средней доли взрослых за счет увеличения молодых, что более характерно для популяций, чья численность близка к состоянию стабилизации или незначительного спада.

Таблица 12

**Сравнительная динамика средних основных экологических параметров лосей на территории охраняемого комплекса до (1975–1995 гг.) и после (1995–2005 гг.) воздействия стихийных бедствий.**

| Годы<br>(с ноября по октябрь) | Число набл., 100 % | Возрастная структура в %: |           |           | Плодовитость<br>(число телят на самку в мае-июне) | Стадность<br>(коэффициент стадности в сред. за сезон) |
|-------------------------------|--------------------|---------------------------|-----------|-----------|---|---|
|                               |                    | взрослые                  | годо-вики | сеголетки |   |   |
| До воздействия стихий         |                    |                           |           |           |   |   |
| 1975–95                       | 21                 | 82,8±1,1                  | 3,5±0,3   | 13,7±0,9  | 0,8±0,1   | 1,6±0,04  |
| После воздействия стихий      |                    |                           |           |           |   |   |
| 1995–05                       | 10                 | 70,5±1,3                  | 6,0±0,8   | 21,7±2,7  | 0,9±0,3   | 1,3±0,03  |

Материал, собираемый попутно с учетом зимних дефекаций, содержит информацию о среднем долевом распределении различных возрастных групп самок на западе и востоке заповедника и охранной зоны, до и после воздействия стихийных последствий (табл. 13).

Сравнительный анализ средней долевой динамики возрастных групп самок в зимний период после воздействия стихий показал следующее:

На западе заповедника достоверно ( $t=1,9$ ;  $P=0,05$ ) увеличилась доля старых животных с  $1,9\pm 0,3\%$  до  $3,5\pm 0,8\%$ .

На востоке заповедника достоверно ( $t=1,6$ ;  $P=0,05$ ) снизилась доля старых животных с  $6,9\pm 2,3\%$  до  $3,1\pm 0,8\%$ .

Доли остальных возрастных групп по всей территории заповедника не менялись.

На западе охранной зоны соответственно достоверно ( $t=1,9$ ;  $P=0,05$ ) снизились доли старых лосей с  $3,6\pm 0,7\%$  до  $2,0\pm 0,5\%$  и молодых ( $t=3,2$ ;  $P=0,05$ ) с  $6,3\pm 1,6\%$  до  $1,1\pm 0,7\%$ .

На востоке охранной зоны соответственно достоверно ( $t=1,9$ ;  $P=0,05$ ) снизились доли старых лосей с  $5,5\pm 1,6\%$  до  $2,2\pm 0,7\%$  и молодых ( $t=2,3$ ;  $P=0,05$ ) с  $6,1\pm 1,3\%$  до  $2,7\pm 0,7\%$ .

Таблица 13

**Сравнительная динамика доли разных возрастных групп самок лосей, определенная по размерам и конфигурации зимних дефекаций (попутно с учетом) в различных местах заповедника и охранной зоны (цифры в скобках).**

| Годы                     | Заповедник | Всего учтено кучек (100 %)  | из них в % %:        |                        |                      |
|--------------------------|------------|-----------------------------|----------------------|------------------------|----------------------|
|                          |            |                             | старых*              | зрелых*                | молодых*             |
| До воздействия стихий    |            |                             |                      |                        |                      |
| 1986–1995                | Запад      | 647,2±86,2<br>(948,4±176,9) | 1,9±0,3<br>(3,6±0,7) | 36,4±2,0<br>(44,6±3,4) | 5,7±1,4<br>(6,3±1,6) |
|                          | Восток     | 359,2±82,8 (427,0±128,3)    | 6,9±2,3<br>(5,5±1,6) | 40,1±2,7<br>(41,4±3,4) | 6,4±2,1<br>(6,1±1,3) |
| После воздействия стихий |            |                             |                      |                        |                      |
| 1995–05                  | Запад      | 374,1±58,9 (429,1±109,3)    | 3,5±0,8<br>(2,0±0,5) | 33,8±0,8<br>(41,2±4,2) | 3,5±2,0<br>(1,1±0,3) |
|                          | Восток     | 137,5±23,9 (537,2±101,4)    | 3,1±0,8<br>(2,2±0,7) | 35,6±3,7<br>(38,5±3,9) | 4,6±2,1<br>(2,7±0,7) |

*Примечание:* \* — граница возрастных групп определялась с помощью эталонных образцов, чьи размеры были известны, тем самым ошибка измерений изменялась по годам незначительно.

Последствия влияния стихийных бедствий в заповеднике продолжают носить относительно долговременный характер. Период полного разложения поваленных хвойных по оценке специалистов (Стороженко, 1990) может продлиться около 60–70 лет. Нашими исследованиями охвачен начальный этап (15 лет), где влияние последствий стихий было наиболее заметным.

Влияние последствий стихий на экологические параметры охраняемых лосей носило комплексный характер. Изменения затронули половозрастную структуру (повышение доли самок в заповеднике), поведения (взрослые особи в охранной зоне стали менее пугливыми), стадность (снижение), местообитания (снижение мозаичности и защитности угодий заповедника), а в конечном итоге и численность — способствовали в сочетании с другими факторами ее к состоянию близкому стабилизации или незначительному спаду.

### ФЕНОЛОГИЯ

Специальных исследований, касающихся фенологии лося мы не проводили. Тем не менее, некоторые сведения накопились за 30 лет изучения, и мы считаем своим долгом ими поделиться. Здесь приводятся средние многолетние даты. В отдельные годы эти даты смещались в ту или иную сторону, но не более чем на 5–10 дней. Первая встреча следов лосят относилась к началу второй декады мая, т.е. начало рождения можно приурочить к концу первой декады мая. Массовый отел происходил в мае, второй его половине, заканчивался в первой декаде июня. Гон лосей начинался в конце третьей декады августа, массовый характер принимал в конце первой декады сентября, заканчивался в октябре и обычно растянут, поэтому включал месяц полностью. Первый сброс

рогов отмечался (по данным отстрелов) в середине октября, массовый — декабре, заканчивался в марте — апреле, сроки обычно очень растянуты. Первое употребление веточного корма отмечалась в конце второй декады сентября, заканчивался — во второй половине мая. Смена пастбищ или сезонных кочевков (летних на зимние, и наоборот), вероятно, чаще происходила в октябре и апреле.

### НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ПОВЕДЕНИЯ

Основой для наших расчетов (таблицы 7–8) послужили данные из американских источников, которые были приведены в монографии К. П. Филонова (1983). Так, там указано предельные расстояния, на которое обычно лоси подпускают к себе человека: лосиха с плохо передвигающимся лосенком — 10–20 м, лосиха с сеголетком в июле — 45–60 м, взрослый самец с рогами «в бархате» — 30–35 м, и он же перед гоним в августе — 20–27 м, лоси обоего пола во время гона — 3–10 м, осенью в открытое для охоты время — 60–90 м. Из-за отсутствия собственных данных по окрестным охотничьим угодьям, для сравнения, мы используем выше приведенные.

Под показателем, характеризующим вариации степени пугливости, а так же режима территории обитания, мы принимаем то расстояние, на которое животное подпустило наблюдателя. Изначально предполагалось, что в заповеднике, где фактор беспокойства слабее выражен, это расстояние будет самым маленьким, промежуточным — в охранной зоне и наиболее большим — в охотничьих угодьях.

Сравнивались многолетние средние расстояния подпуска лосем наблюдателей (табл. 14 и 15), в зависимости от пола, возраста животного и вре-

мени наблюдений. Анализ этих данных дал возможность заключить следующее.

В снежный период самцы на территории охранной зоны (59,8 м) имеют тенденцию быть более осторожными ( $t=1,6$ ;  $P=0,05$ ), чем в заповеднике (42).

Зимой взрослые обоего пола достоверно ( $t=3,7$ ;

$P=0,05$ ) более пугливы в охранной зоне (69,2 м), чем молодые в заповеднике (46,7).

Среди взрослых достоверно ( $t=2,5$ ;  $P=0,05$ ) более осторожны те особи, которые встречаются на территории охранной зоны в снежный период (69,2 м), чем в бесснежный (55,1).

Таблица 14

**Динамика показателя степени пугливости лосей в заповеднике в зависимости от периода наблюдений (с. — снежный и б. — бесснежный), пола и возраста.**

| Год, период | Расстояние в метрах, на которое лось подпустил наблюдателя, из них: |             |              |       |             |              |                   |             |              |                  |             |              |
|-------------|---|-------------|--------------|-------|-------------|--------------|-------------------|-------------|--------------|------------------|-------------|--------------|
|             | самцы   |             |              | самки |             |              | взрослые (>2 лет) |             |              | Молодые (<2 лет) |             |              |
|             | п   | S<br>м-ров  | ср.<br>м-ров | п     | S<br>м-ров  | ср.<br>м-ров | п                 | S<br>м-ров  | ср.<br>м-ров | п                | S<br>м-ров  | ср.<br>м-ров |
| 1981, с.    | 1   | 20          | 20,0         | 1     | 20          | 20,0         | 4                 | 310         | 77,5         | —                | —           | —            |
| 1981, б.    | 3   | 65          | 21,7         | 1     | 80          | 80,0         | 4                 | 145         | 36,3         | —                | —           | —            |
| 1982, с.    | 4   | 190         | 47,5         | 1     | 30          | 30,0         | 5                 | 220         | 44,0         | —                | —           | —            |
| 1982, б.    | 6   | 332,5       | 55,4         | 1     | 20          | 20,0         | 7                 | 352,5       | 50,4         | —                | —           | —            |
| 1983, с.    | 1   | 50          | 50,0         | 1     | 50          | 50,0         | 2                 | 100         | 50,0         | —                | —           | —            |
| 1983, б.    | 4   | 230         | 57,5         | 2     | 37,5        | 18,8         | 6                 | 267,5       | 44,6         | —                | —           | —            |
| 1984, с.    | 1   | 15          | 15,0         | 4     | 122,5       | 30,6         | 6                 | 321         | 53,5         | 1                | 50          | 50,0         |
| 1984, б.    | 4   | 121         | 30,3         | 2     | 105         | 52,5         | 7                 | 303         | 43,3         | 2                | 105         | 52,5         |
| 1985, с.    | —   | —           | —            | 2     | 85          | 42,5         | 3                 | 350         | 116,7        | 1                | 30          | 30,0         |
| 1985, б.    | 2   | 145         | 72,5         | 1     | 5           | 5,0          | 4                 | 250         | 62,5         | —                | —           | —            |
| 1986, б.    | 2   | 120         | 60,0         | 1     | 70          | 70,0         | 3                 | 190         | 63,3         | —                | —           | —            |
| 1987, с.    | 2   | 40          | 20,0         | —     | —           | —            | 3                 | 60          | 20,0         | —                | —           | —            |
| 1987, б.    | 3   | 150         | 50,0         | 6     | 360         | 60,0         | 10                | 560         | 56,0         | 5                | 260         | 52,0         |
| 1988, б.    | 1   | 50          | 50,0         | 1     | 50          | 50,0         | 3                 | 145         | 48,3         | 1                | 50          | 50,0         |
| 1989, с.    | —   | —           | —            | —     | —           | —            | 2                 | 26          | 13,0         | —                | —           | —            |
| 1989, б.    | 8   | 545         | 68,1         | 7     | 240         | 34,3         | 18                | 1760        | 97,8         | 3                | 77,5        | 25,8         |
| 1991, с.    | —   | —           | —            | 2     | 30          | 15,0         | 3                 | 85          | 28,3         | —                | —           | —            |
| 1991, б.    | 5   | 220         | 44,0         | 8     | 290         | 36,2         | 13                | 510         | 39,2         | 4                | 135         | 33,7         |
| 1992, с.    | —   | —           | —            | 1     | 50          | 50,0         | 3                 | 161         | 53,7         | —                | —           | —            |
| 1992, б.    | 5   | 155         | 31,0         | 4     | 200         | 50,0         | 12                | 445         | 37,1         | 3                | 165         | 55,0         |
| 1993, с.    | 3   | 140         | 46,7         | 3     | 80          | 26,7         | 8                 | 420         | 52,5         | 3                | 90          | 30,0         |
| 1993, б.    | 2   | 170         | 85,0         | 4     | 140         | 35,0         | 7                 | 310         | 44,3         | 2                | 85          | 42,5         |
| 1994, с.    | 2   | 190         | 95,0         | 1     | 40          | 40,0         | 8                 | 395         | 49,4         | —                | —           | —            |
| 1994, б.    | 5   | 230         | 46,0         | 2     | 140         | 70,0         | 8                 | 420         | 52,5         | —                | —           | —            |
| 1995, с.    | —   | —           | —            | 1     | 20          | 20,0         | 1                 | 20          | 20,0         | 1                | 20          | 20,0         |
| 1995, б.    | 1   | 25          | 25,0         | 1     | 30          | 30,0         | 2                 | 55          | 27,5         | 1                | 150         | 75,0         |
| 1996, б.    | 3   | 100         | 33,3         | 2     | 110         | 55,0         | 4                 | 160         | 40,0         | 2                | 100         | 50,0         |
| 1997, с.    | —   | —           | —            | 1     | 150         | 150,0        | 1                 | 150         | 150,0        | 1                | 150         | 150,0        |
| 1997, б.    | —   | —           | —            | 1     | 50          | 50,0         | 1                 | 50          | 50,0         | —                | —           | —            |
| 1998, с.    | —   | —           | —            | —     | —           | —            | 1                 | 30          | 30,0         | —                | —           | —            |
| 1998, б.    | 1   | 10          | 10,0         | 4     | 145         | 36,2         | 6                 | 255         | 42,5         | —                | —           | —            |
| 1999, с.    | —   | —           | —            | —     | —           | —            | 1                 | 30          | 30,0         | —                | —           | —            |
| 2000, б.    | 1   | 50          | 50,0         | 3     | 85          | 28,3         | 3                 | 60          | 20,0         | 2                | 10          | 17,5         |
| 2001, б.    | —   | —           | —            | 1     | 100         | 100,0        | 1                 | 100         | 100,0        | —                | —           | —            |
| 2003, с.    | —   | —           | —            | —     | —           | —            | 1                 | 150         | 150,0        | —                | —           | —            |
| 2003, б.    | —   | —           | —            | 3     | 115         | 38,3         | 3                 | 115         | 38,3         | 1                | 65          | 65,0         |
| 2004, б.    | 1   | 10          | 10,0         | —     | —           | —            | 1                 | 10          | 10,0         | —                | —           | —            |
| с. М ± m:   |   | 42,0 ± 10,5 |              |       | 43,2 ± 11,3 |              |                   | 58,7 ± 10,9 |              |                  | 56,0 ± 24,0 |              |
| б. М ± m:   |   | 44,4 ± 4,9  |              |       | 46,0 ± 5,1  |              |                   | 47,8 ± 4,6  |              |                  | 47,2 ± 4,8  |              |

*Примечание:* п — число измерений расстояний, М — среднее расстояние в метрах, m — ошибка определения среднего расстояния, Σ — суммированное расстояние в метрах.

Таблица 15

**Динамика показателя степени пугливости лосей  
в охранной зоне в зависимости от времени, пола и возраста.**

| Год,<br>период | Расстояние в метрах, на которое лось подпустил наблюдателя |             |                 |       |             |                 |                   |            |                 |                  |             |                 |
|----------------|--|-------------|-----------------|-------|-------------|-----------------|-------------------|------------|-----------------|------------------|-------------|-----------------|
|                | самцы  |             |                 | самки |             |                 | взрослые (>2 лет) |            |                 | молодые (<2 лет) |             |                 |
|                | п  | S<br>метров | сред.<br>метров | п     | S<br>метров | сред.<br>метров | п                 | S метров   | сред.<br>метров | п                | S<br>метров | сред.<br>метров |
| 1981, с.       | 5  | 475         | 95,0            | 14    | 890         | 63,6            | 21                | 1465       | 69,8            | 7                | 625         | 89,3            |
| 1981, б.       | 2  | 55          | 27,5            | 4     | 420         | 105,0           | 6                 | 475        | 119,0           | 2                | 200         | 100,0           |
| 1982, с..      | 3  | 140         | 46,7            | 8     | 500         | 62,5            | 11                | 640        | 58,2            | 6                | 410         | 68,3            |
| 1982, б.       | 4  | 80          | 20,0            | 5     | 165         | 33,0            | 10                | 365        | 36,5            | 5                | 157         | 31,4            |
| 1983, с.       | 5  | 167,5       | 33,5            | 6     | 450         | 75,0            | 16                | 1508       | 94,2            | 1                | 40          | 40,0            |
| 1983, б.       | 17   | 1033        | 60,8            | 11    | 303         | 27,5            | 28                | 1336       | 47,7            | —                | —           | —               |
| 1984, с.       | 7  | 545         | 77,9            | 6     | 265         | 44,2            | 17                | 1410       | 82,9            | 1                | 50          | 50,0            |
| 1984, б.       | 6  | 455         | 75,8            | 5     | 250         | 50,0            | 13                | 815        | 62,7            | 7                | 332         | 47,4            |
| 1985, с.       | 3  | 180         | 60,0            | 8     | 470         | 58,7            | 15                | 1230       | 82,0            | 2                | 95          | 47,5            |
| 1985, б.       | 6  | 350         | 58,3            | 4     | 230         | 57,5            | 14                | 940        | 67,1            | 3                | 135         | 45,0            |
| 1986, с.       | 3  | 205         | 68,3            | 4     | 285         | 71,2            | 10                | 700        | 70,0            | 3                | 145         | 48,3            |
| 1986, б.       | 10   | 675         | 67,5            | 6     | 415         | 69,2            | 17                | 1095       | 64,4            | 1                | 50          | 50,0            |
| 1987, с.       | 8  | 490         | 61,2            | 7     | 275         | 39,3            | 22                | 1836       | 83,4            | 1                | 20          | 20,0            |
| 1987, б.       | 7  | 440         | 62,9            | 14    | 813         | 58,1            | 22                | 1283       | 58,3            | 3                | 175         | 58,3            |
| 1988, с.       | 4  | 170         | 42,5            | 4     | 210         | 52,5            | 14                | 810        | 57,9            | 3                | 180         | 60,0            |
| 1988, б.       | 4  | 88          | 22,0            | 9     | 655         | 72,8            | 16                | 1038       | 64,9            | 6                | 490         | 81,7            |
| 1989, с.       | 15   | 835         | 55,6            | 18    | 945         | 52,5            | 35                | 1805       | 51,6            | 7                | 350         | 50,0            |
| 1989, б.       | 24   | 1414        | 58,9            | 20    | 941         | 47,0            | 52                | 3045       | 58,5            | 15               | 77,5        | 25,8            |
| 1990, с.       | 10   | 474         | 47,4            | 7     | 425         | 60,7            | 28                | 1859       | 66,4            | 4                | 225         | 56,2            |
| 1990, б.       | 4  | 245         | 61,2            | 8     | 785         | 98,1            | 22                | 1825       | 82,9            | 3                | 300         | 100,0           |
| 1991, с.       | 3  | 280         | 93,3            | 5     | 220         | 44,0            | 27                | 1260       | 46,7            | 2                | 90          | 45,0            |
| 1991, б.       | 7  | 380         | 54,3            | 9     | 271         | 30,1            | 16                | 845        | 52,8            | 2                | 62          | 31,0            |
| 1992, с.       | 6  | 455         | 75,8            | 4     | 300         | 75,0            | 23                | 1695       | 73,7            | 1                | 30          | 30,0            |
| 1992, б.       | 12   | 613         | 51,1            | 7     | 293         | 41,9            | 25                | 1491       | 59,7            | 2                | 65          | 32,5            |
| 1993, с.       | 6  | 285         | 47,5            | 5     | 465         | 93,0            | 13                | 1030       | 79,2            | 1                | 70          | 70,0            |
| 1993, б.       | 6  | 213         | 35,5            | 5     | 295         | 59,0            | 16                | 788        | 49,2            | 3                | 108         | 42,6            |
| 1994, с.       | 1  | 40          | 40,0            | 1     | 60          | 60,0            | 7                 | 600        | 85,7            | 1                | 80          | 80,0            |
| 1994, б.       | 2  | 57,5        | 28,7            | 6     | 168         | 28,0            | 8                 | 225        | 28,1            | 3                | 87,5        | 29,2            |
| 1995, с.       | 1  | 40          | 40,0            | 2     | 260         | 130,0           | 5                 | 420        | 84,0            | 1                | 25          | 25,0            |
| 1995, б.       | 1  | 15          | 15,0            | 5     | 375         | 75,0            | 7                 | 445        | 63,6            | 2                | 115         | 57,5            |
| 1996, б.       | 3  | 210         | 70,0            | —     | —           | —               | 4                 | 230        | 57,5            | —                | —           | —               |
| 1997, с.       | 9  | 562,5       | 62,5            | 3     | 105         | 35,0            | 15                | 753        | 50,3            | 3                | 105         | 35,0            |
| 1997, б.       | 3  | 110         | 36,7            | —     | —           | —               | 3                 | 110        | 36,7            | 1                | 30          | 30,0            |
| 1998, с.       | 1  | 50          | 50,0            | 2     | 60          | 30,0            | 5                 | 350        | 70,0            | 1                | 30          | 30,0            |
| 1998, б.       | 2  | 120         | 60,0            | 4     | 185         | 46,2            | 9                 | 455        | 50,6            | 1                | 40          | 40,0            |
| 1999, с.       | —  | —           | —               | 4     | 54,5        | 13,6            | 6                 | 165        | 27,5            | 2                | 42,5        | 21,2            |
| 1999, б.       | 2  | 180         | 90,0            | 2     | 75          | 37,5            | 6                 | 375        | 62,5            | 3                | 155         | 51,7            |
| 2000, с.       | —  | —           | —               | —     | —           | —               | 1                 | 90         | 90,0            | —                | —           | —               |
| 2000, б.       | 1  | 30          | 30,0            | 5     | 250         | 50,0            | 6                 | 280        | 46,7            | 1                | 100         | 100,0           |
| 2001, с.       | 1  | 70          | 70,0            | 1     | 15          | 15,0            | 4                 | 215        | 53,7            | 1                | 15          | 15,0            |
| 2001, б.       | 2  | 115         | 57,5            | 2     | 37          | 18,5            | 5                 | 182        | 36,4            | —                | —           | —               |
| 2002, с.       | 3  | 147,5       | 49,2            | 1     | 60          | 60,0            | 7                 | 533        | 76,2            | —                | —           | —               |
| 2002, б.       | 3  | 115         | 38,3            | 2     | 80          | 40,0            | 7                 | 395        | 56,4            | 1                | 30          | 30,0            |
| 2003, с.       | —  | —           | —               | —     | —           | —               | 1                 | 110        | 110,0           | —                | —           | —               |
| 2003, б.       | 2  | 130         | 65,0            | 1     | 30          | 30,0            | 4                 | 127,5      | 31,9            | 1                | 30          | 30,0            |
| 2004, с.       | —  | —           | —               | 1     | 30          | 30,0            | 1                 | 30         | 30,0            | 2                | 105         | 52,5            |
| 2004, б.       | 1  | 30          | 30,0            | 1     | 100         | 100,0           | 2                 | 130        | 65,0            | 1                | 100         | 100,0           |
| 2005, с.       | 2  | 120         | 60,0            | —     | —           | —               | 3                 | 200        | 66,7            | —                | —           | —               |
| 2005, б.       | 1  | 25          | 25,0            | —     | —           | —               | 3                 | 55         | 18,3            | 1                | 30          | 30,0            |
| с. M ± m:      |  | 59,8 ± 3,9  |                 | 21    | 55,5 ± 5,7  |                 | 24                | 69,2 ± 4,0 |                 | 20               | 46,7 ± 4,5  |                 |
| б. M ± m:      |  | 48,1 ± 4,0  |                 | 22    | 53,4 ± 5,2  |                 | 25                | 55,1 ± 3,9 |                 | 22               | 52,0 ± 5,7  |                 |

Под термином защитности угодий, мы понимаем те места обитания, где животное чувствует себя относительно спокойно и осуществляет длительное время весь комплекс своих жизненных потребностей. Одним из показателей защитности угодий является плотность защитности, выражающаяся в числе лежек на единицу площади, например, на 100 га. В наиболее холодные месяцы животные могут проводить на лежках до 58 % всего времени (Тимофеева, 1974). Таким образом зимой лоси спасаются от сильных ветров, морозов и врагов, способствуя сохранению своей энергии в самый тяжелый период. Летом — в воде или на открытых, хорошо продуваемых местах, лоси прячутся в тени от избыточной температуры или от кровососущих насекомых. Нередко защитность, как фактор, влияющий на распределение лосей, не менее значим, чем кормность угодий.

В нашем примере, сравнивались средние многолетние показатели защитности угодий заповедника (1,6) и охранной зоны (0,9) в течение всего года (табл. 16). Кормовые условия угодий охранной зоны заведомо выше, чем в заповеднике. Тем не менее, территория заповедника, в течение года, явно привлекает лосей. Достоверное различие между средними показателями защитности это подтверждают ( $t=3,9$ ;  $P=0,05$ ). Отсутствие достоверных различий между средними многолетними показателями зимней плотности лосей заповедника и охранной зоны тоже служит подтверждением выше отмеченного факта.

Таблица 16

#### Динамика показателей защитности угодий на различных по режиму охраны территориях.

| Годы, с ноября по октябрь | Число лежек на 100 га |               |
|---------------------------|-----------------------|---------------|
|                           | заповедник            | охранная зона |
| 1980–1981                 | 1,83                  | 0,65          |
| 1981–1982                 | 1,28                  | 0,71          |
| 1982–1983                 | 1,84                  | 0,72          |
| 1983–1984                 | 2,08                  | 0,85          |
| 1984–1985                 | 2,54                  | 1,33          |
| 1985–1986                 | 1,96                  | 1,36          |
| 1986–1987                 | 1,61                  | 1,06          |
| 1987–1988                 | 0,70                  | 1,05          |
| 1988–1989                 | 1,58                  | 2,1           |
| 1989–1990                 | 1,85                  | 0,8           |
| 1990–1991                 | 2,6                   | 0,81          |
| 1991–1992                 | 2,6                   | 0,71          |
| 1992–1993                 | 1,43                  | 0,67          |
| 1993–1994                 | 2,50                  | 0,43          |
| 1994–1995                 | 0,94                  | 0             |
| 1995–1996                 | 1,23                  | 0,46          |

| Годы, с ноября по октябрь | Число лежек на 100 га |               |
|---------------------------|-----------------------|---------------|
|                           | заповедник            | охранная зона |
| 1996–1997                 | 1,50                  | 0,92          |
| 1997–1998                 | 1,83                  | 0,86          |
| 1998–1999                 | 2,60                  | 1,42          |
| 1999–2000                 | 2,15                  | 1,43          |
| 2000–2001                 | 0,83                  | 1,12          |
| 2001–2002                 | 0                     | 0,80          |
| 2002–2003                 | 1,73                  | 0,71          |
| 2003–2004                 | 0,69                  | 1,04          |
| 2004–2005                 | 0                     | 0,45          |
| 1980–2005, $M \pm m$      | 1,61±0,15             | 0,9±0,1       |

#### ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА

Изучению этого экологического параметра популяции копытных уделяется достаточно большое внимание. Это не случайно, так как половой состав, имея отношение к размножению, влияет на динамику численности животных.

Определение половой структуры лосей на охраняемой территории происходило путем обработки данных по ежегодным визуальным встречам, а так же во время учета зимних дефекаций (табл. 17).

Анализ показал, что средняя многолетняя доля самок ( $56,4 \pm 3,1$ ), обитавших в заповеднике, большей частью, в бесснежный период достоверно ( $t=2,1$ ;  $P=0,05$ ) выше, чем в это же время в охранной зоне ( $48,5 \pm 2,0$ ). Вероятно, это объясняется, как это было ранее отмечено, более высокой защитностью угодий заповедника.

Зимой аналогичные показатели в заповеднике ( $43,0 \pm 2,1$ ) и охранной зоне ( $48,2 \pm 3,5$ ) достоверно не отличались. Возможно, что какая-то часть самок (предположительно яловых) зимой уходит из заповедника в охранную зону, а в бесснежный период возвращается обратно. Так, отмечено, что гибнет их по средним многолетним данным на территории охраняемого комплекса заметно (на 30 %) меньше (табл. 17).

Интересно, что средние многолетние доли самок в охранной зоне (табл. 18), определенные тремя различными методами (по визуальным встречам, на основе формы зимних дефекаций, по данным регуляционного отстрела) были близкими и соответственно составляли: 48,5 %; 48,2 %; 45,5 %.

Отметим, что в различных районах, где охотничьи угодья, окружают охранную зону средние многолетние доли самок по данным отстрела были также близкими, в пределах 45–51 %, за исключением Кировградского охотничьего хозяйства, где процент самок составлял 61,5 (табл. 18).



Таблица 17

**Динамика доли самок по встречам на различных по режиму территориях с ноября 1974 г. по октябрь (преимущественно бесснежный период) 2005 г и определенным по форме зимних дефекаций (снежный период с 1988–2005 гг., цифры в скобках).**

| Годы           | Всего число встреч (кучек) |                         | из них самок |              |               |             |
|----------------|----------------------------|-------------------------|--------------|--------------|---------------|-------------|
|                | заповедник<br>(100%)       | охранная зона<br>(100%) | заповедник   |              | охранная зона |             |
|                |                            |                         | абс.         | %            | абс.          | %           |
| 1974–75        | 12                         | 5                       | 5            | 41,7         | 2             | 40,0        |
| 1975–76        | 5                          | 18                      | 1            | 20,0         | 8             | 44,4        |
| 1976–77        | 17                         | 48                      | 10           | 58,8         | 16            | 33,3        |
| 1977–78        | 25                         | 66                      | 10           | 40,0         | 35            | 57,6        |
| 1978–79        | 28                         | 32                      | 14           | 50,0         | 17            | 40,6        |
| 1979–80        | 48                         | 85                      | 23           | 47,9         | 49            | 50,6        |
| 1980–81        | 98                         | 94                      | 56           | 57,1         | 58            | 61,7        |
| 1981–82        | 99                         | 146                     | 48           | 48,5         | 73            | 50,0        |
| 1982–83        | 131                        | 227                     | 48           | 36,6         | 116           | 51,1        |
| 1983–84        | 78                         | 139                     | 41           | 52,6         | 57            | 41,0        |
| 1984–85        | 26                         | 89                      | 16           | 61,5         | 43            | 48,5        |
| 1985–86        | 48                         | 112                     | 24           | 50,0         | 59            | 52,7        |
| 1986–87        | 52                         | 180                     | 24           | 46,1         | 93            | 51,7        |
| 1987–88        | 26                         | 97                      | 21           | 80,8         | 55            | 56,7        |
| 1988–89        | 32 (851)                   | 88 (1101)               | 18 (327)     | 56,2 (38,4)  | 45 (505)      | 51,1 (45,9) |
| 1989–90        | 28 (1726)                  | 111 (2621)              | 19 (879)     | 67,9 (50,9)  | 54 (1379)     | 48,6 (52,6) |
| 1990–91        | 29 (1575)                  | 104 (1225)              | 18 (745)     | 62,1 (47,3)  | 51 (636)      | 49,0 (51,9) |
| 1991–92        | 20 (834)                   | 54 (700)                | 13 (396)     | 65,0 (47,5)  | 24 (443)      | 44,4 (63,3) |
| 1992–93        | 25 (927)                   | 55 (1926)               | 14 (540)     | 56,0 (58,2)  | 27 (1162)     | 49,1 (60,3) |
| 1993–94        | 17 (1099)                  | 27 (1488)               | 6 (424)      | 35,3 (35,6)  | 15 (727)      | 55,6 (48,9) |
| 1994–95        | 13 (645)                   | 32 (-)                  | 4 (255)      | 30,8 (39,5)  | 17 (-)        | 53,1 (-)    |
| 1995–96        | 10 (56)                    | 22 (-)                  | 6 (24)       | 60,0 (42,9)  | 3 (-)         | 13,6 (-)    |
| 1996–97        | 6 (600)                    | 42 (310)                | 3 (206)      | 50,0 (34,3)  | 14 (163)      | 33,3 (52,6) |
| 1997–98        | 24 (744)                   | 50 (1095)               | 20 (288)     | 83,3 (38,7)  | 19 (445)      | 38,0 (40,6) |
| 1998–99        | 8 (860)                    | 31 (1665)               | 8 (259)      | 62,5 (30,1)  | 17 (1169)     | 54,8 (70,2) |
| 1999–00        | 17 (720)                   | 18 (738)                | 13 (332)     | 76,5 (46,1)  | 10 (248)      | 55,6 (33,6) |
| 2000–01        | - (528)                    | 11 (955)                | - (182)      | - (34,5)     | 7 (164)       | 63,6 (17,2) |
| 2001–02        | 1 (448)                    | 14 (284)                | 1 (252)      | 100,0 (56,2) | 7 (166)       | 50,0 (58,4) |
| 2002–03        | 16 (364)                   | 11 (1322)               | 14 (164)     | 87,5 (45,0)  | 8 (588)       | 72,7 (44,5) |
| 2003–04        | 6 (389)                    | 6 (1616)                | 3 (229)      | 50,0 (58,9)  | 2 (910)       | 33,3 (56,3) |
| 2004–05        | 3 (407)                    | 14 (712)                | 2 (137)      | 66,7 (33,7)  | 8 (212)       | 57,1 (29,8) |
| M ± m:<br>ВГПЗ | 31,6±5,7                   | 65,4±9,9                | 16,8±2,6     | 56,4±3,1     | 32,5±5,1      | 48,5±2,0    |
| M ± m:<br>ОЗ   | 751,3±103                  | 966,3±169               | 322,6±47,3   | 43,0±2,1     | 589±101       | 48,2±3,5    |

Данные по отстрелу лосей из разных мест, окружающих район охраняемого комплекса, первоначально планировалось использовать с целью попытки выяснения различий размеров лосей через средноточный вес их туш (табл. 19). Достоверных различий не обнаружили среди особей разного пола, за исключением одного факта. Так, средний вес самцов, добытых в охранной зоне (194,5±5,4 кг) достоверно ( $t=3,1$ ;  $P=0,05$ ) превышал аналогичный, самый крупный (168,6±6,2 кг), с окружающих территорий.

Это позволяет сделать два предварительных вывода. Первый — частично и косвенно подтвердился, высказанный ранее факт, что поголо-

вье лосей района охраняемого комплекса входит в состав одной из пяти отмеченных группировок лосей Свердловской области. Второй — существенное различие между средними весами самцов охраняемого комплекса и окружающими его территориями можно объяснить избирательностью, присущей любому виду отстрела, а так же эффектом естественности. Под этим термином мы понимаем то, что в естественных условиях или близких к ним, особи лучше развиваются и обычно крупнее, чем там, где существует интенсивный промысел.

Для половой структуры лосей охраняемого комплекса в отличие от других, обитающих вокруг

него, наиболее характерно следующее: предпочтение самками в бесснежный период более защищенные места — территорию заповедника; повсемест-

ное и незначительное преобладание доли самцов, которые еще и крупнее.

Таблица 18

#### Долевое участие самок по данным отстрела лосей на различных по режиму территориях

| Годы            | Охотничье хозяйство, район | Всего добыто и пол определен | Из них самок: |      |
|-----------------|----------------------------|------------------------------|---------------|------|
|                 |                            |                              | Абс.          | %    |
| 1986–1993       | Охранная зона              | 143                          | 65            | 45,5 |
| 1977–1983       | Харенковское               | 77                           | 38            | 49,4 |
| 1981–1985, 1993 | Кировградское              | 96                           | 59            | 61,5 |
| 1981–1986       | Шалинский                  | 375                          | 170           | 45,3 |
| 1981–1987       | Пригородный                | 484                          | 228           | 47,1 |
| 1981–1985       | Невьянский                 | 344                          | 175           | 50,9 |

Таблица 19

#### Динамика сдаточного веса добытых лосей в зависимости от пола в различных по режиму территориях

| Годы            | Охотничье хозяйство, район | Средний сдаточный вес в кг |           |       |           |
|-----------------|----------------------------|----------------------------|-----------|-------|-----------|
|                 |                            | самцы                      |           | самки |           |
|                 |                            | n                          | M±m       | n     | M±m       |
| 1986–1993       | Охранная зона              | 30                         | 194,5±5,4 | 39    | 151±4,5   |
| 1977–1983       | Харенковское               | 40                         | 168,6±6,2 | 44    | 153,3±5,0 |
| 1981–1985, 1993 | Кировградское              | 37                         | 155,6±4,9 | 59    | 151,6±4,0 |
| 1981–1986       | Шалинский                  | 205                        | 159,5±2,5 | 170   | 144,8±1,8 |
| 1981–1987       | Пригородный                | 256                        | 167,3±1,9 | 228   | 153,0±1,8 |
| 1981–1985       | Невьянский                 | 169                        | 145,9±3,0 | 174   | 146,5±2,4 |

#### ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ПЛОДОВИТОСТЬ И СТАДНОСТЬ

Возрастной состав животных — один из ведущих экологических показателей популяции. Его рассматривают в качестве важного общего видового свойства, обеспечивающего способность по-

пуляции адаптироваться к меняющимся условиям среды, и в качестве механизма внутривидовой регуляции (цит. по Филонову, 1977).

Многолетняя динамика основных экологических параметров лосей охраняемого комплекса по визуальным встречам представлена данными таблицы 20.

Таблица 20

#### Динамика основных экологических параметров лосей на территории охраняемого комплекса по регистрациям встреч с ноября 1975 г. по октябрь 2005 г.

| Годы    | Всего 100% | Из них по возрастным группам в %: |            |            | Плодовитость (число телят на 1 самку в мае-июне) | Стадность (коэффициент стадности в сред. за сезон) |
|---------|------------|-----------------------------------|------------|------------|--|--|
|         |            | взрослых                          | годо-виков | сего-леток |  |  |
| 1975–76 | 50         | 88,0                              | —          | 12,0       | 1,0  | 1,7  |
| 1976–77 | 125        | 88,0                              | 1,6        | 11,2       | 0,8  | 1,8  |
| 1977–78 | 139        | 90,6                              | 2,2        | 7,2        | 0,5  | 1,9  |
| 1978–79 | 134        | 85,1                              | 1,5        | 13,4       | 1,3  | 1,8  |
| 1979–80 | 235        | 82,5                              | 1,7        | 15,8       | 0,8  | 1,8  |
| 1980–81 | 283        | 82,3                              | 4,2        | 13,5       | 0,5  | 1,7  |
| 1981–82 | 282        | 80,5                              | 3,9        | 15,6       | 0,9  | 1,6  |
| 1982–83 | 408        | 88,0                              | 3,2        | 8,8        | 0,6  | 1,5  |
| 1983–84 | 221        | 81,9                              | 3,6        | 14,5       | 0,7  | 1,8  |
| 1984–85 | 263        | 80,1                              | 5,7        | 13,2       | 0,9  | 1,6  |
| 1985–86 | 588        | 82,3                              | 7,2        | 10,5       | 0,7  | 1,4  |
| 1986–87 | 393        | 81,4                              | 2,3        | 16,3       | 1,1  | 1,5  |

| Годы     | Всего 100 % | Из них по возрастным группам в %: |            |            | Плодовитость<br>(число телят на 1<br>самку в мае-июне) | Стадность<br>(коэффициент<br>стадности в сред.<br>за сезон) |
|----------|-------------|-----------------------------------|------------|------------|--|---|
|          |             | взрос лых                         | годо-виков | сего-леток |  |   |
| 1987–88  | 276         | 76,8                              | 3,6        | 19,6       | 1,1  | 1,4   |
| 1988–89  | 388         | 83,5                              | 6,0        | 10,5       | 0,6  | 1,5   |
| 1989–90  | 276         | 78,6                              | 4,0        | 17,4       | 1,2  | 1,5   |
| 1990–91  | 156         | 78,9                              | 3,8        | 17,3       | 0,5  | 1,6   |
| 1991–92  | 155         | 80,0                              | 1,9        | 18,1       | 1,0  | 1,3   |
| 1992–93  | 196         | 79,1                              | 4,1        | 16,8       | 0,7  | 1,5   |
| 1993–94  | 109         | 77,1                              | 3,7        | 19,2       | 1,2  | 1,4   |
| 1994–95  | 76          | 80,3                              | 3,9        | 15,8       | 0,7  | 1,4   |
| 1995–96  | 34          | 61,8                              | 5,9        | 32,3       | 1,0  | 1,3   |
| 1996–97  | 70          | 72,8                              | 8,6        | 18,6       | 1,0  | 1,2   |
| 1997–98  | 70          | 72,8                              | 8,6        | 18,6       | 0,7  | 1,2   |
| 1998–99  | 125         | 72,0                              | 3,2        | 24,8       | 0,7  | 1,4   |
| 1999–20  | 75          | 70,6                              | 6,7        | 22,7       | 0,4  | 1,4   |
| 2000–01  | 47          | 72,4                              | 10,6       | 17,0       | 0  | 1,4   |
| 2001–02  | 44          | 70,4                              | 2,3        | 27,3       | 0  | 1,4   |
| 2002–03  | 76          | 65,8                              | 5,3        | 28,9       | 1,0  | 1,5   |
| 2003–04  | 59          | 69,5                              | 5,1        | 25,4       | 3,0  | 1,3   |
| 2004–05  | 74          | 77,1                              | 4,0        | 18,9       | 1,0  | 1,2   |
| M ± m %: | 180,9±25,0  | 78,3±1,2                          | 4,4±0,4    | 17,3±1,1   | 0,8±0,1  | 1,5±0,05  |

Обращают на себя внимание относительно невысокие средние многолетние значения ряда таких экологических показателей как средняя доля годовиков (от 1 до 1,5 лет) — 4,4%, показатель плодовитости — 0,8 теленка на одну самку, среднегодо-

вой коэффициент стадности — 1,5. Эти показатели характерны для популяции, находящейся в стадии близкой к состоянию динамического равновесия (либо — на относительно невысоком уровне численности или в фазе незначительного спада).

Таблица 21

**Сравнительная долевая динамика возрастных групп самок лосей, определенная по размерам и конфигурации зимних дефекаций (попутно с учетом) в различных местах заповедника и охранной зоны (цифры в скобках).**

| Годы      | Место  | Всего учтено кучек: (100 %) | из них в % |             |            |
|-----------|--------|-----------------------------|------------|-------------|------------|
|           |        |                             | старых     | зрелых      | молодых    |
| 1988–1989 | Запад  | 717 (998)                   | 1,4 (6,8)  | 30,8 (36,8) | 2,5 (2,2)  |
|           | Восток | 134 (103)                   | 6,0 (11,6) | 44,0 (30,1) | 8,2 (4,8)  |
| 1989–1990 | Запад  | 938 (1876)                  | 1,9 (2,6)  | 35,2 (39,0) | 9,6 (9,1)  |
|           | Восток | 788 (745)                   | 4,3 (8,7)  | 42,9 (37,8) | 9,6 (10,7) |
| 1990–1991 | Запад  | 940 (666)                   | 1,6 (3,3)  | 37,5 (56,2) | 7,4 (2,8)  |
|           | Восток | 635 (559)                   | 4,6 (2,1)  | 43,6 (39,2) | 0,2 (1,8)  |
| 1991–1992 | Запад  | 533 (599)                   | 1,7 (5,8)  | 39,8 (47,2) | 6,2 (12,5) |
|           | Восток | 301 (101)                   | 5,3 (5,9)  | 26,6 (38,6) | 15,3 (4,9) |
| 1992–1993 | Запад  | 586 (991)                   | 2,7 (2,1)  | 45,6 (51,4) | 10,4 (6,4) |
|           | Восток | 341 (935)                   | 20,5 (3,1) | 46,3 (49,3) | 9,1 (8,4)  |
| 1993–1994 | Запад  | 774 (1048)                  | 0,8 (1,9)  | 35,8 (36,8) | 2,7 (4,9)  |
|           | Восток | 325 (440)                   | 2,1 (1,6)  | 33,5 (53,2) | 1,2 (5,9)  |
| 1994–1995 | Запад  | 457 (-)                     | 3,5 (-)    | 30,4 (-)    | 1,1 (-)    |
|           | Восток | 188 (-)                     | 5,8 (-)    | 43,6 (-)    | 1,1 (-)    |
| 1995–1996 | Запад  | 24 (-)                      | 4,2 (-)    | 8,3 (-)     | 20,8 (-)   |
|           | Восток | 32 (-)                      | 0 (-)      | 28,1 (-)    | 21,9 (-)   |
| 1996–1997 | Запад  | 447 (253)                   | 2,9 (2,8)  | 26,4 (48,6) | 1,1 (0)    |
|           | Восток | 153 (57)                    | 8,5 (7,0)  | 36,6 (50,9) | 0,6 (0)    |
| 1997–1998 | Запад  | 441 (405)                   | 8,4 (4,7)  | 27,9 (39,0) | 2,9 (1,7)  |
|           | Восток | 303 (690)                   | 2,0 (2,6)  | 32,0 (29,7) | 4,0 (5,5)  |
| 1998–1999 | Запад  | 693 (790)                   | 1,9 (2,1)  | 25,4 (22,4) | 0,1 (2,4)  |
|           | Восток | 167 (875)                   | 2,4 (3,1)  | 38,3 (24,1) | 0,6 (3,9)  |

| Годы      | Место         | Всего учтено кучек: (100 %) | из них в %           |                        |                      |
|-----------|---------------|-----------------------------|----------------------|------------------------|----------------------|
|           |               |                             | старых               | зрелых                 | молодых              |
| 1999–2000 | Запад         | 552 (101)                   | 2,3 (0)              | 49,1 (46,5)            | 2,0 (0)              |
|           | Восток        | 168 (637)                   | 4,2 (2,3)            | 14,3 (26,4)            | 3,6 (2,8)            |
| 2000–2001 | Запад         | 452 (448)                   | 4,2 (0,7)            | 27,6 (39,7)            | 2,2 (1,3)            |
|           | Восток        | 76 (507)                    | 0 (1,8)              | 31,6 (37,5)            | 5,3 (1,0)            |
| 2001–2002 | Запад         | 283 (98)                    | 1,8 (4,1)            | 59,4 (51,0)            | 0,3 (2,0)            |
|           | Восток        | 165 (186)                   | 6,1 (0,5)            | 41,2 (56,4)            | 0 (2,1)              |
| 2002–2003 | Запад         | 232 (325)                   | 1,7 (2,5)            | 33,6 (49,8)            | 4,3 (0,3)            |
|           | Восток        | 132 (997)                   | 3,8 (1,0)            | 49,2 (39,8)            | 1,5 (1,1)            |
| 2003–2004 | Запад         | 270 (1108)                  | 0,4 (1,1)            | 53,7 (54,9)            | 1,1 (2,1)            |
|           | Восток        | 119 (508)                   | 2,5 (1,0)            | 56,3 (49,8)            | 8,4 (1,8)            |
| 2004–2005 | Запад         | 347 (334)                   | 7,5 (0,3)            | 26,2 (18,9)            | 0,6 (0,3)            |
|           | Восток        | 60 (378)                    | 1,7 (0,3)            | 28,3 (32,3)            | 0 (6,3)              |
| 1988–2005 | Запад, М ± m  | 510,9±60,2 (669,3±123,3)    | 2,9±0,5<br>(2,7±0,5) | 34,9±3,0<br>(42,5±2,8) | 4,4±1,3<br>(3,2±0,9) |
| 1988–2005 | Восток, М ± m | 240,4±48,8 (514,5±79,3)     | 4,7±1,1<br>(3,5±0,8) | 37,4±2,4<br>(39,7±2,6) | 5,3±1,5<br>(4,1±0,8) |

Сравнительный анализ динамики долей разных возрастных групп самок, обитающих на различных участках охраняемого комплекса был проделан на основе данных таблицы 21. В группу молодых входили годовики вместе с сеголетками. В результате анализа выяснилось: достоверных различий между каждой из возрастных групп на разных участках заповедника и охранной зоны не обнаружено.

Метод идентификации размеров четких следов, регистрируемых в течение всего года на территории охраняемого комплекса, позволил выделить доленое участие в возрастной структуре четырех групп лосей (табл. 22–23). Необходимо отметить, что до 90 % от всех промеров приходилось на бесснежный период.

Таблица 22

**Возрастная структура лосей заповедника, определенная по размерам четких отпечатков следов (длине в мм) в течении года.**

| Годы     | Число промеров (100%) | из них по возрастным группам: |       |                   |        |                      |       |                  |        |
|----------|-----------------------|-------------------------------|-------|-------------------|--------|----------------------|-------|------------------|--------|
|          |                       | старых, ≥170                  |       | зрелых, ≥ 120≤169 |        | годовиков, ≥100 <120 |       | сеголеток, < 100 |        |
|          |                       | n                             | %     | n                 | %      | n                    | %     | n                | %      |
| 1981     | 20                    | —                             | —     | 16                | 80,0   | 2                    | 10,0  | 2                | 10,0   |
| 1982     | 64                    | 9                             | 14,1  | 45                | 70,3   | 2                    | 3,1   | 8                | 12,5   |
| 1983     | 43                    | 5                             | 11,6  | 34                | 79,0   | 2                    | 4,7   | 2                | 4,7    |
| 1984     | 38                    | 3                             | 7,9   | 32                | 84,2*  | —                    | —     | 3                | 7,9    |
| 1985     | 12                    | 2                             | 16,7  | 7                 | 58,3   | —                    | —     | 3                | 25,0   |
| 1986     | 7                     | 3                             | 42,9* | 4                 | 57,1   | —                    | —     | —                | —      |
| 1987     | 6                     | 1                             | 16,7  | 2                 | 33,3   | —                    | —     | 3                | 50,0*  |
| 1988     | 11                    | 3                             | 27,2* | 4                 | 36,4   | 2                    | 18,2  | 2                | 18,2   |
| 1989     | 19                    | —                             | —     | 7                 | 36,8   | 5                    | 26,4* | 7                | 36,8   |
| 1990     | 5                     | —                             | —     | 2                 | 40,0   | —                    | —     | 3                | 60,0*  |
| 1991     | 5                     | —                             | —     | 2                 | 40,0   | 1                    | 20,0  | 2                | 40,0*  |
| 1993     | 3                     | —                             | —     | 3                 | 100,0* | —                    | —     | —                | —      |
| 1994     | 1                     | —                             | —     | —                 | —      | —                    | —     | 1                | 100,0* |
| 2001     | 4                     | —                             | —     | 3                 | 75,0   | 1                    | 25,0* | —                | —      |
| 2002     | 4                     | —                             | —     | —                 | —      | —                    | —     | 4                | 100,0* |
| 2003     | 26                    | 1                             | 3,8   | 15                | 57,8   | 5                    | 19,2  | 5                | 19,2   |
| 2004     | 3                     | —                             | —     | 2                 | 66,7   | —                    | —     | 1                | 33,3   |
| 2005     | 11                    | —                             | —     | 8                 | 72,7   | 3                    | 27,3* | —                | —      |
| Всего    | 282                   | 27                            | 9,6   | 186               | 66,0   | 23                   | 8,1   | 46               | 16,3   |
| М ± m %: |                       | 11,7 ± 2,1                    |       | 57,3 ± 4,6        |        | 12,4 ± 3,1           |       | 18,6 ± 3,7       |        |

\*Выбракованные при анализе данные, явно не соответствующие действительности.

Отсутствие в таблице в порядке следования года или месяца означает, что в это время сбор данных не проводился.

Сравнительный анализ соотношения между различными возрастными группами лосей, обитавших в заповеднике (табл. 22) и охранной зоне (табл. 23), позволил выявить следующее: достоверных различий между группами не обнаружено, за исключением старых животных. Доля ста-

рых лосей в заповеднике ( $11,7 \pm 2,1\%$ ) достоверно ( $t=1,7$ ;  $P=0,05$ ) превышала аналогичную в охранной зоне ( $7,2 \pm 1,5\%$ ). Видимо, по аналогии с самками, старых животных привлекает в заповедник его сравнительно лучшие условия защитности.

Таблица 23

**Возрастная структура лосей охранной зоны, определенная по размерам четких отпечатков следов (длина в мм) в течении года.**

| Годы           | Всего промеров: (100%) | из них по возрастным группам: |      |                              |      |                             |       |                    |       |
|----------------|------------------------|-------------------------------|------|------------------------------|------|-----------------------------|-------|--------------------|-------|
|                |                        | старые, $\geq 170$            |      | зрелые, $\geq 120, \leq 169$ |      | годовики, $\geq 100, < 120$ |       | сеголетки, $< 100$ |       |
|                |                        | Н                             | %%   | п                            | %%   | п                           | %%    | п                  | %%    |
| 1981           | 22                     | 2                             | 9,1  | 10                           | 45,4 | 2                           | 9,1   | 8                  | 36,4  |
| 1982           | 74                     | 9                             | 12,2 | 42                           | 56,7 | 14                          | 18,9  | 9                  | 12,2  |
| 1983           | 61                     | 1                             | 1,6  | 45                           | 73,8 | 11                          | 18,0  | 4                  | 6,6   |
| 1984           | 25                     | 2                             | 8,0  | 14                           | 56,0 | 4                           | 16,0  | 5                  | 20,0  |
| 1985           | 33                     | —                             | —    | 12                           | 36,4 | 7                           | 21,2* | 14                 | 42,4* |
| 1986           | 58                     | 6                             | 10,3 | 42                           | 72,5 | 5                           | 8,6   | 5                  | 8,6   |
| 1987           | 267                    | 12                            | 4,5  | 208                          | 77,9 | 26                          | 9,7   | 21                 | 7,9   |
| 1988           | 18                     | —                             | —    | 10                           | 55,6 | 2                           | 11,1  | 6                  | 33,3  |
| 1989           | 14                     | —                             | —    | 9                            | 64,3 | 2                           | 14,3  | 3                  | 21,4  |
| 1990           | 12                     | —                             | —    | 7                            | 58,3 | 3                           | 25,0* | 2                  | 16,7  |
| 1991           | 5                      | —                             | —    | 2                            | 40,0 | 1                           | 20,0  | 2                  | 40,0* |
| 1992           | 3                      | —                             | —    | 1                            | 33,4 | 1                           | 33,3* | 1                  | 33,3  |
| 1993           | 10                     | —                             | —    | 5                            | 50,0 | 2                           | 20,0  | 3                  | 30,0  |
| 1994           | 9                      | —                             | —    | 7                            | 77,8 | 1                           | 11,1  | 1                  | 11,1  |
| 1995           | 2                      | —                             | —    | —                            | —    | 1                           | 50,0* | 1                  | 50,0* |
| 1997           | 4                      | —                             | —    | 2                            | 50,0 | 2                           | 50,0* | —                  | —     |
| 1999           | 20                     | —                             | —    | 10                           | 50,0 | 4                           | 20,0  | 6                  | 30,0  |
| 2000           | 9                      | —                             | —    | 6                            | 66,7 | 1                           | 11,1  | 2                  | 22,2  |
| 2001           | 31                     | —                             | —    | 20                           | 64,5 | 3                           | 9,7   | 8                  | 25,8  |
| 2002           | 4                      | —                             | —    | 3                            | 75,0 | 1                           | 25,0* | —                  | —     |
| 2003           | 79                     | 3                             | 3,8  | 63                           | 79,7 | 2                           | 2,5   | 11                 | 13,9  |
| 2004           | 2                      | —                             | —    | 1                            | 50,0 | —                           | —     | 1                  | 50,0* |
| 2005           | 17                     | —                             | —    | 12                           | 70,6 | 2                           | 11,8  | 3                  | 17,6  |
| Всего:         | 779                    | 35                            | 4,5  | 531                          | 61,7 | 97                          | 12,4  | 116                | 14,9  |
| M $\pm$ m % %: |                        | 7,2 $\pm$ 1,5                 |      | 59,4 $\pm$ 3,0               |      | 13,2 $\pm$ 1,3              |       | 20,2 $\pm$ 2,2     |       |

\*Выбракованные данные при анализе, явно не соответствующие действительности.

Отсутствие в таблице в порядке следования года или месяца означает, что в это время сбор данных не проводился.

Плодовитость служит одним из важных показателей состояния условий обитания животных. Изменения условий мест обитания под влиянием возросшей численности или в результате воздействия других неблагоприятных факторов, которые могут быть обнаружены, вызывают изменения плодовитости, что заранее предупреждает о возникающих изменениях в равновесии популяции и условий существования.

Ранее уже упоминалось о сравнительно невысоком (0,8) среднем многолетнем показателе плодовитости — числе телят в пересчете на самку в мае-июне, обитающих на территории охраняемого комплекса.

В период с 1985 г. по 1991 г. другой показатель плодовитости — средняя процентная встре-

чаемость двоен от общего числа (175) сеголеток на территории охраняемого комплекса была так же невысокой и составляла  $8,3 \pm 1,6\%$ .

Можно еще отметить относительно высокую выживаемость двоен на территории охраняемого комплекса в отдельные годы. Так, из 30 лет наблюдений в 4 из них, встреченные двойни находились уже на втором году жизни.

Долевая эмбриональная плодовитость самок лося на различных по режиму территориях представлена данными таблицы 24. Отметим сравнительно высокое доленое участие двоен на территории охранной зоны (18,5%) и Шалинского района (15,3%), а также повсеместный, довольно стабильный, средний процент яловых самок (около 64%). Исключением служит Кировградский район, где



доля двоен самая низкая (1,7%), а процент яловых самок самый высокий — 84,7%. По мнению Ю. П. Язана (1980), если 20–30% лосих вообще без лосят, то это явное свидетельство резкого ухудшения кормовой базы и влияния волков, каждого из этих факторов в отдельности или действующих в совокупности. Общеизвестно свойство плодовитости довольно часто находиться в обратной зависимости от плотности населения (Филонов, 1977).

Для условий Кировградского района эта закономерность явно не действует — плотность лосей здесь значительно ниже, а доля самок самая высокая, чем в охранный зоне и окружающих ее охотничьих угодьях. В Шалинском районе и охранный зоне относительно высокая доля двоен, возможно, связана с ответной реакцией плотности лосей соответственно на интенсификацию охотничьего промысла и регуляцию.

Таблица 24

**Долевая эмбриональная плодовитость самок лося на различных по режиму территориях по данным отстрела.**

| Годы            | Территории, название района | Всего добыто (100 %): | Из них имели: |      |               |      |           |      |
|-----------------|-----------------------------|-----------------------|---------------|------|---------------|------|-----------|------|
|                 |                             |                       | по 2 эмбриона |      | по 1 эмбриону |      | ни одного |      |
|                 |                             |                       | п             | %    | п             | %    | п         | %    |
| 1986–1993       | Охранный зона               | 65                    | 12            | 18,5 | 11            | 16,9 | 42        | 64,6 |
| 1981–1985, 1993 | Кировградский               | 59                    | 1             | 1,7  | 8             | 13,6 | 50        | 84,7 |
| 1981–1987       | Шалинский                   | 170                   | 26            | 15,3 | 34            | 20,0 | 110       | 64,7 |
| 1981–1987       | Пригородный                 | 228                   | 22            | 9,7  | 60            | 26,3 | 146       | 64,0 |
| 1981–1985       | Невьянский                  | 175                   | 7             | 4,0  | 56            | 32,0 | 112       | 64,0 |

Склонность к групповому образу жизни у лося выражена слабо. Его стадный образ жизни и частные проявления изучены пока недостаточно, но совершенно очевидно, что групповая структура популяции наиболее оптимально обеспечивает разнообразные связи со средой. Она помогает лосям лучше использовать кормовые и защитные ресурсы, соответствующим образом реагировать на изменение плотности населения и возрастно-полового состава и т.д. (Филонов, 1983).

Некоторые вопросы, касающиеся изучения стадности лосей на территории охраняемого комплекса изучались ранее (Маланьин, 1996). В частности, мы пришли к выводу об отличии местных показателей стадности и аналогичных по Свердловской области в период с 1975 г. по 1978 г. вследствие применения различных методик — наземного и воздушного (с самолета) учетов. Нами тогда не обнаружено связи между показателями стадности и плотности лосей, на наличие которой указывали аналогичные данные по Свердловской области (Борискин, 1979). Не обнаружено этой связи и в 30-летнем ряду. Можно добавить, что максимальное разовое число встреченных лосей в группе на охраняемой территории за все годы исследований не превышало 8 особей.

Для возрастной структуры, плодовитости и стадности лосей охраняемого комплекса характерно следующее: избирательность в выборе мест обитания старыми животными (предпочитают более защищенные), относительно невысокие значения воспроизводства (доли годовиков), плодовитости и стадности. Все это свидетельствует, по аналогии с половой структурой, в пользу наличия признаков популяции, находящейся

в стадии близкой к динамическому равновесию или незначительного спада, на относительно невысоком среднем уровне (около 5 экз. на 1000 га) плотности.

## СМЕРТНОСТЬ

Размещение заповедников в различных природных зонах и физико-географических районах, неодинаковый состав растительности и животного населения, разная площадь их территорий и степень вмешательства человека в природу — все это создает специфические условия, отражающаяся на экологии животных, в частности на их смертности. Смертность зависит от многих внешних причин, т.е. от всего комплекса условий, которые окружают животных, и от внутренних — физического и физиологического состояния, связанного с плотностью населения (Филонов, 1977).

Сведения по гибели лосей на охраняемой территории представлены таблицами 18 и 19. Обращает внимание большая доля погибших лосей в охранный зоне от антропогенных причин (52,7%). В октябре-декабре 1986–1993 гг. на территории охранный зоны проводились регуляционные мероприятия по снижению плотности лося в заповеднике — вынужденной, как казалось, меры борьбы против лосиных потрав подроста пихты сибирской. За семь сезонов добыто 143 (30,4% от всех обнаруженных) лосей, из них около 90% в северо-восточной части охранный зоны. Каких-то заметных, в указанный период, изменений в плотности лося на востоке заповедника обнаружено не было, а регуляция своей цели так и не достигла. Не исключе-

но, что большая часть добытых лосей относилась к так называемым, периферийным, которые, в основном, и совершают сезонные кочевки.

Доля взрослых самок среди всех погибших на охраняемой территории лосей (548) была несколько ниже (20,8%), чем самцов (27,7%).

Относительно большой процент (19,3%) составляла браконьерская добыча, которая повсеместно росла, особенно в последние 10–15 лет. Причем, если регуляция носила временный характер, то браконьерство — постоянный. Удручающе сам факт близости долей гибели лосей от антропогенных (46%) и естественных причин (54%). В статье, помещенной в этом же сборнике, приводятся сведения по смертности лосей от брако-

ньеров и волков, дается их сравнение. В среднем почти годовой (без летних месяцев) отход лосей от браконьеров и волков на территории охраняемого комплекса соответственно составлял около 10%. Общий средний годовой отход лосей не превышал 25%.

При такой доле смертности, с учетом годового прироста, численность охраняемого поголовья лосей не должна снижаться, тем не менее, в восточной части охраняемых территорий, особенно в заповеднике, это произошло. Вероятно, причины снижения находятся не только на территории охраняемого комплекса, но и вне ее — спад лосиного поголовья наблюдается по всей Свердловской области на протяжении последних нескольких лет.

Таблица 25

**Сведения по гибели лосей от различных причин, обнаруженных на территории охраняемого комплекса за период с 1976 по 2005 гг.**

| Причины гибели             | Взрослые (>2 лет) |       |      | Молодые (<2 лет) |       |      | Всего погибло |       |
|----------------------------|-------------------|-------|------|------------------|-------|------|---------------|-------|
|                            | самцы             | самки | пол? | самцы            | самки | пол? | абс.          | %     |
| Антропогенные              | 99                | 88    | 52   | 2                | 4     | 7    | 252           | 46,0  |
| Регуляция                  | 74                | 63    | —    | —                | 2     | 4    | 143           | 26,1  |
| Браконьерство              | 24                | 23    | 52   | 2                | 2     | 3    | 106           | 19,3  |
| Заброшенные шурфы, колодцы | 1                 | 2     | —    | —                | —     | —    | 3             | 0,6   |
| Естественные               | 53                | 26    | 120  | 10               | 8     | 79   | 296           | 54,0  |
| Волки                      | 38                | 24    | 106  | 9                | 4     | 69   | 250           | 45,6  |
| Медведи                    | 4                 | 1     | 2    | —                | 1     | 7    | 15            | 2,7   |
| Утонувшие                  | —                 | 1     | 1    | 1                | 1     | —    | 4             | 0,8   |
| Не установленные           | 11                | —     | 11   | —                | 2     | 3    | 27            | 4,9   |
| Итого                      | 152               | 114   | 172  | 12               | 12    | 86   | 548           | 100,0 |

«Инвазионные заболевания лося, их роль в биогеоценозах и влияние, которое они оказывают на животных ... — важный, но малоизученный раздел на стыке ветеринарной и охотоведческой наук» (Глушков, 2001). В этой связи, мы сочли нужным привести данные, выявленные местным ветеринаром при вскрытии туш лосей, добытых при их регуляции в охранной зоне в 1986–1993 гг. (всего добыто и обследовано 143 туши). Обследованы были печень, сердце, легкие и почки. Доля лосей пораженных в разной степени финнозом (личиночной стадией цепня рода *Taeniarrhynchus*) составила около 15%, включая двух (1,4%), которых вынуждены были сжечь по указанию специалиста. В двух случаях (1,4%) был выявлен эхинококкоз. Случаев гибели лосей от инвазионных заболеваний на охраняемой территории за все годы исследований не отмечалось. В Табаринском районе Свердловской области, в долине р. Черная, на относительно небольшом пространстве зимой 1971 г. А. А. Киселев обнаружил 29, в 1972 г. — до 20 трупов лосей. Плотность населения лосей в этом районе по сравнению с другими была значительной (цит. по К. П. Филонову, 1977). К со-

жалению, в настоящее время, мы не располагаем достоверными сравнительными данными по окрестным и другим территориям. Можно лишь отметить, что по сравнению с нашими данными, судя по отсутствию отметок в лицензиях, в этих угодьях доля инвазионных лосей была значительно меньше.

Среди других причин смертности лосей значение гельминтозов в целом невелико. Однако в результате сильного заражения животных гельминтами может снизиться плодовитость лосих, а у быков ухудшается качество рогов, в частности сокращается число отростков и уменьшается толщина штанги (цит. по Филонову, 1983).

Максимальное число отростков на одном роге, зарегистрированное на территории охраняемого комплекса за все время исследований, не превышало 12. Нахождение рогов с числом отростков, начиная с 8 считается редкостью. Подавляющее количество найденных рогов (каждый сезон находят до 30 шт.) имело по 3–5 отростков. Формы рогов бывают двух основных типов — оленевидные и лопатовидные. Рога с резко выраженной ассиметричной формой и числом отростков (пре-

обладание более чем двух на одном роге) почти не встречали.

АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОЗМОЖНЫХ  
МИГРАЦИЙ ЛОСЯ В ОХРАНЯЕМОМ  
КОМПЛЕКСЕ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ ПО  
СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ  
(по отчету О. А. Лукьянова, 1992)

О наличии на Среднем Урале до конца первой половины прошлого века сезонных миграций лосей упоминалось в литературе нередко. В этой связи интересны данные А. А. Насимовича (1955), который отмечал: «По сообщению старожилов Висимского района И. М. и А. М. Комаровых на водоразделе рек Чусовой и Тагила высота снежного покрова во второй половине зимы близка к критической величине для лося. В середине сороковых годов (20 век) на склонах к р. Чусовой не зимовали, т.к. здесь бывает высокий снежный покров. Звери откочевывали к востоку — в район г. Старик-Камень, за 20–25 км от летних местообитаний. По мере того, как численность лосей в этом районе восстанавливалась и сами звери осваивались с тем, что их никто не преследует (с 1947 по 1951 гг. на часть территории Висимского района распространялся заповедный режим) многие лоси стали зимовать также на горе Пахомихе по склонам к р. Чусовой». По данным А. М. Грюнер (1950) для Среднего Урала переход лосей из сырых низин, где они держатся летом, на склонах гор или в сухие боровые места, где звери зимуют, совпадает с образованием в летних стациях ледяных корок на влажной почве. Несмотря на то, что за последние четверть века (XX век) в результате огромных строек, облик природы центральных районов Среднего Урала сильно изменился, кочевки лосей на зимовку «за Камень» происходят и в наши дни, однако далеко не всюду, где они наблюдались прежде. В некоторых районах, где лоси совершали прежде широкие сезонные миграции, звери теперь живут почти оседло или кочуют в пределах одного-двух десятков километров. Подобный образ жизни ведут лоси в Висимском районе. По наблюдениям А. М. Грюнер (1950), в этом районе лоси по первому снегу оставляют болотистые низины и поднимаются на хорошо дренированные склоны гор до высоты 500–600 м. Тут они сосредотачиваются в ельниках, богатых рябиной, а также среди осиновых молодняков. В феврале-марте, когда в верхнем поясе гор высота снежного покрова приближается к критической величине для лосей, звери в массе спускаются несколько ниже по склонам и встречаются по таким участкам, где высота снежного покрова не превышает 70–80 см.

Состояние дел с изучением миграций лосей на современном этапе можно узнать из ниже приведенной информации. Имеющиеся в наличии учетные материалы по численности лося, полученные методом ЗМУ на замкнутых маршрутах (окладах) на территории заповедника в сезоны су-

ществования устойчивого снежного покрова (ноябрь-март), позволяют надежно проанализировать только аспект возможной миграции лося на территории заповедника в период существования устойчивого снежного покрова: либо только эмиграцию (уход) лося с территории заповедника, либо только его иммиграцию (приход) на территорию. Некоторую дополнительную информацию о возможных направлениях миграции лося на территории заповедника может дать анализ переходов лося в широтном и долготном направлениях через квартальные просеки.

Решение других аспектов миграции лося на территории заповедника по существующим материалам не представляется возможным.

Анализ процессов либо иммиграции лося на территорию заповедника с сопредельных территорий, либо его эмиграции с территории заповедника на соседние территории (но не одновременный анализ процессов эмиграции-иммиграции лося) возможно провести по данным учета относительного обилия лося, полученным непрерывно в зимний период. Очевидно, что в гипотетическом случае, когда имеет место иммиграция лося на территорию заповедника зимой, должен наблюдаться рост численности, либо относительного обилия лося на единицу площади в течение этого периода. В противоположном же случае, когда имеет место гипотетическая эмиграция лося с территории заповедника, его зимняя численность там должна снижаться. В гипотетических случаях, когда миграционные процессы отсутствуют, либо эмиграция уравнивается иммиграцией не должно наблюдаться какой-либо статистически достоверной внутрисезонной динамики численности. Для анализа последнего случая (эмиграция уравнивает иммиграцию), необходима качественно иная информация, которая может быть получена на основе методов индивидуального мечения и слежения за животными. Этой информацией мы, к сожалению, не располагаем и, поэтому, вопросы связанные с анализом уравновешенной миграции не будут в дальнейшем рассматриваться.

Для анализа возможной миграции лося на территории заповедника зимой из имеющегося учетного материала (материалы ЗМУ) были выбраны три периода обследования, включающие 1986–1987, 1987–1988 и 1990–1991 гг. Выбор этих периодов обследования определялся непрерывным учетом животных с ноября по март, с достаточным числом повторностей.

Среднесуточное число наследов лося на квартал по месяцам, с ноября по март, за три года представлено в таблице 26. Следует отметить, что данные усредненные оценки числа пересечений получены на основе оценок обилия по трем основным типам местообитаний, с дальнейшим их взвешиванием, с весами пропорциональными площадям, которые занимают эти биотопы.

Таблица 26

Среднесуточное число наследов лося на квартал в течение трех зим (1986–1991 гг.) по данным замкнутых учетных маршрутов ( $n$  — число учетных повторностей;  $S$  — среднее суточное число наследов лося на квартал;  $mS$  — стандартная ошибка оценки среднего числа наследов;  $C_s\%$  — относительная погрешность оценки в процентах)

| Месяц | Ноябрь | Декабрь | Январь | Февраль | Март |
|-------|--------|---------|--------|---------|------|
| N     | 97     | 167     | 92     | 112     | 129  |
| S     | 2,5    | 1,8     | 2,5    | 2,1     | 2,4  |
| MS    | 0,4    | 0,2     | 0,4    | 0,3     | 0,6  |

Поквартальное среднесуточное число наследов лося варьировало в зависимости от месяца исследования от 1,8 (декабрь) до 2,5 (ноябрь, январь). Дисперсионный однофакторный анализ изменения численности лося в течение зимнего периода на территории заповедника (таблица 27) свидетельствует, что вариация оценок численности лося по месяцам носит чисто случайный характер, связанный со статистическими погрешностями учета.

В случае, если бы имело место реальное изменение численности лося в течение года, тогда средний квадрат вариации численности между месяцами (MSA) должен был бы статистически достоверно (на уровне значимости не менее 5%) превышать средний квадрат изменчивости численности лосей (MSE), обусловленный статистическими погрешностями учетов в конкретные месяцы.

Таблица 27

Дисперсионный однофакторный анализ вариации оценок относительной численности (среднее суточное число наследов на квартал) лося в заповеднике в течение ноября-марта 1986–1987, 1987–1988 и 1990–1991 гг.

| Источник вариации  | Число степеней свободы | Средний квадрат | F — критерий Фишера  |
|--------------------|------------------------|-----------------|----------------------|
| Между месяцами     | 4                      | MSA=11,2        | F = MSA \ MSE=0,6    |
| Погрешность оценки | 592                    | MSE=18,4        | F (0,5; 4; 592)=0,84 |

На основании этого анализа можно заключить, что на территории заповедника в период с ноября по март, в чистом виде не выражены как эмиграционные, так и иммиграционные процессы. Это свидетельствует о том, что миграция лося на территории заповедника в этот период либо не выражена, либо носит равновесный характер, т.е. число уходящих лосей за пределы территории заповедника равно числу приходящих с сопредельных с заповедником территорий. Некоторую дополнительную информацию в пользу равновесной миграции

лося на территории заповедника дает анализ поквартальных переходов лося в широтном (север-юг, юг-север) и долготном направлениях (запад-восток, восток-запад). В случае, если миграция лося отсутствует, либо она равновероятна в разных направлениях, можно ожидать, что число входов-выходов лосей по разным границам кварталов окажется одинаковым. Данная информация в течение трех сезонов исследований 1986–1987, 1987–1988 и 1990–1991 гг., включительно с ноября по март представлена в таблице 20.

Таблица 28

Число входов-выходов лося на границах кварталов заповедника в широтном и долготном направлениях в течение ноября-марта 1986–1987, 1987–1988 и 1990–1991 гг., полученные на основе ежегодно проводимых учетов на замкнутых маршрутах (в скобках представлено ожидаемое число входов-выходов в предположении равной вероятности числа широтных и долготных переходов;  $p$  — уровень значимости)

| Сезон        | Широта     | Долгота   | Сумма | Хи- квадрат | P      |
|--------------|------------|-----------|-------|-------------|--------|
| Ноябрь 1986  | 50 (51)    | 52 (51)   | 102   | 0,04        | >0,05  |
| Декабрь 1986 | 107 (94,5) | 82 (94,5) | 189   | 3,31        | >0,05  |
| Январь 1987  | 64 (54,5)  | 45 (54,5) | 109   | 3,31        | >0,05  |
| Февраль 1987 | 22 (30,5)  | 39 (30,5) | 61    | 4,74        | <0,05  |
| Март 1987    | 85 (60,5)  | 36 (60,5) | 121   | 19,04       | <0,001 |
| Ноябрь 1987  | 25 (20)    | 15 (20)   | 40    | 2,5         | >0,05  |
| Декабрь 1987 | 74 (60)    | 46 (60)   | 120   | 6,53        | <0,05  |
| Январь 1988  | 30 (31,5)  | 33 (31,5) | 63    | 0,14        | >0,05  |



| Сезон        | Широта      | Долгота     | Сумма | Хи- квадрат | P     |
|--------------|-------------|-------------|-------|-------------|-------|
| Февраль 1988 | 32 (30,5)   | 29 (30,5)   | 61    | 0,15        | >0,05 |
| Март 1988    | 33 (39,5)   | 46 (39,5)   | 79    | 2,14        | >0,05 |
| Ноябрь 1990  | 68 (61,5)   | 55 (61,5)   | 123   | 1,4         | >0,05 |
| Декабрь 1990 | 17 (16)     | 15 (16)     | 32    | 0,13        | >0,05 |
| Январь 1991  | 28 (24)     | 20 (24)     | 48    | 1,33        | >0,05 |
| Февраль 1991 | 34 (37,5)   | 41 (37,5)   | 75    | 0,66        | >0,05 |
| Март 1991    | 47 (40,5)   | 34 (40,5)   | 81    | 2,09        | >0,05 |
| Сумма        | 689 (638,5) | 588 (638,5) | 1277  | 7,99        | <0,01 |

Проверку гипотезы о равной вероятности переходов лосей в широтном и долготном направлениях по территории заповедника осуществляли по критерию Хи-квадрат. Анализ 15 случаев (таблица 28) показал, что в двух случаях (март и декабрь 1987 года) наблюдалась статистическое преобладание (соответственно в 2,4 и 1,6 раз) перемещений лосей в широтном направлении по сравнению с долготном. В одном случае (февраль 1987 года) наблюдалось достоверное превышение (в 1,8 раз) число переходов лосей в долготном направлении в сравнении с широтным, которое в следующем месяце сменилось на противоположное.

Полученные данные могут свидетельствовать о наличии, по крайней мере, в некоторые месяцы зимне-весеннего периода равновесных миграций лосей на территории заповедника, как в широтном, так и в долготном направлениях, в пользу преобладания первого, но к сожалению, без специальных исследований невозможно получить более полную информацию об этом явлении.

Позже попытки изучения процессов миграции на охраняемых территориях продолжились. Так, в конце марта 1992 года по северной границе заповедника проведен учет всех встреченных следов лосей (примерно 1–20 суточной давности) с указанием направлений движения. Средний показатель учета (ПУ) входных следов составлял 15,5 на 10 км, а выходных — 16,8 при ошибке точности опыта (p) равной 20%. В марте 1993 года учет был повторен. Учитывались следы 1–30 суточной давности. При этом средний ПУ входных следов был равен 15,7, выходных — 16,8 при p равной 14%. Достоверных различий между средними показателями входных и выходных следов лосей по границе заповедника в 1992–1993 гг. не наблюдалось. Частично (это касается только северной границы заповедника) можно подтвердить вывод об отсутствии выраженных эмиграционных и иммиграционных процессов. При этом подтверждается наличие равновесных перемещений (число уходящих за пределы заповедника лосей равно или близко к числу входящих в него).

Были созданы базы данных и исследованы на предмет миграций материалы Висимского заповедника на основе многолетних (1981–1992 гг.) зимних учетов числа пересечений следов суточной давности на 13 постоянных учетных маршрутах (Петросян и др., 1996). При этом были ис-

пользованы современные способы статистической обработки с применением BIOSYSTEM 1.0. Одним из выводов в ходе анализа материалов было подтверждение факта отсутствия на территории заповедника в период устойчивого снежного покрова эмиграционных и иммиграционных процессов.

Подводя итог, можно заключить, что в отличие от ранее (примерно до пятидесятых годов прошлого века) наблюдавшихся миграций лосей в этом районе, современные, перешли в форму сезонных кочевок или расселения — смены летних пастбищ на зимние и наоборот, сроки которых сдвинуты, особенно во второй половине зимы. Кочевки чаще происходят в октябре (в настоящее время — почти бесснежный период) и в апреле, месяцы, судя по многолетним учетным данным, трудные для наблюдений, тем не менее, именно в эти периоды численность лосей на охраняемых территориях минимальна, следовательно часть лосей уходит за их пределы. Массового характера (единовременного движения особей в одном направлении, что характерно для миграций) эти кочевки не носят, поэтому, вероятно, плохо регистрируются. В области, судя по сообщениям охотников, миграции существуют, хотя и не исключено, что их путают с кочевками.

## ПИТАНИЕ И ЗООСУКЦЕССИИ

В условиях отсутствия преследования и прессы охоты, на первое место в жизни лосей выступают корма. Стратегия жизни лосей — это оптимизация процесса питания, обеспечение эффективного получения энергии при одновременном сохранении продуктивности в условиях изменяющейся по сезонам года природной среды (цит. по Глушкову, 2001).

Зимний запас кормов для лосей в заповеднике определил Л. Д. Шляпников (1978), используя таксационные описания лесоустройства 1971 года. Им сделано два вывода. Первый — предельная численность лосей, для того времени, при которой животные могут использовать в заповеднике весь годичный прирост фитомассы древесно-кустарниковых растений, составляла 7 голов для всей площади заповедника того времени (9 тыс. га). Второй — леса заповедника являются в основном временной стадией лосей, «отстоями» для переживания им суровых зимних условий. Не оспаривая правильность



расчетов этого автора, мы все же отметим, что такой численности лось мог лишь достигать только в восточной части заповедника, и значительно позднее. На западе заповедника, по нашим данным, средняя зимняя численность лося за почти все годы исследований не опускалась ниже 20 голов. Со вторым выводом мы согласны, но с оговоркой — до рубки ложа Сулемского водохранилища в 1983–1984 гг.

Сокращение кормовых ресурсов ведет к ухудшению состояния популяции и к изменению некоторых сторон экологии. Обладая высокой пластичностью питания, лось, при недостатке кормов, переходит на питание новыми видами растений, поедание которых раньше носило ограниченный характер, или они не поедались совсем. Среди таких растений в последнее десятилетие в питании лося прочное место заняла ель, а так же две другие малоценные в кормовом отношении породы — ольха и береза (Смирнов, 1987).

По наблюдениям А. А. Киселева и Л. Д. Шляпникова (1978) в условиях Среднего Урала наиболее интенсивно поедается лосем рябина, ива, сосна, осина и береза.

На территории охраняемого комплекса (табл. 29) к перечисленным видам нужно добавить пихту сибирскую. При описании питания лося на Урале в шестидесятые годы прошлого века М. Я. Марвин (1969) упомянул ель и пихту, но в качестве редких кормов. Мы считаем, что по аналогии с березой, елью, ольхой и сосной, пихту сибирскую, вероятно, можно отнести к видам, которые у ряда исследователей считаются признаком относительной кормовой ограниченности в период интенсивного роста численности лося (Козловский, 1960; Смирнов, 1987). К этому же признаку, вероятно, мож-

но отнести и питание несоленым сеном (заготавливалось в заповеднике для подкормки лошадей в 1974–1990 гг.), которое лоси довольно охотно ели в период роста численности и почти не употребляли в период ее спада. Факт поедания лосями сена на Урале было отмечено М. Я. Марвином (1969) еще в шестидесятые годы прошлого века. Из 12 зарегистрированных видов из зимнего рациона местных лосей — доля четырех (можжевельник, ольха серая, шиповник, ель) составляла менее 2%. Эти виды в таблицу не включались. Основными видами являлись два вида ив — козья и филиколистная (34,7%), пихта сибирская (24,6%) и осина (17,2%). Причем, если ивы явно относились к категории предпочитаемых лосем, но по запасу были относительно немногочисленны, то пихта и особенно ель — одни из многочисленных. В современных условиях, употребление лосем ели на охраняемой территории отмечено зимой 1984/1985 гг.

Возникновение проблемы «лось-лес» связано, прежде всего, с деятельностью человека. В последние десятилетия, когда плотность населения лосей возросла и не во всех случаях соответствует кормовой емкости угодий, может иметь место отрицательного воздействия лося на лесные посадки (Кузнецов, 1980). При рассмотрении влияния лося на лесовосстановительный процесс, с одной стороны, необходимо учитывать основную экологическую черту лося — стремления придерживаться мест с наибольшей концентрацией корма. С другой стороны, необходимо учитывать, что продуктивность, физиологические особенности и репарационные возможности, как отдельных пород, так и всего фитоценоза определяются экологическими особенностями местообитания (Кузнецов, 1986).

Таблица 29

**Характеристика зимнего питания лося на всей охраняемой территории по данным наблюдателей в период с ноября 1981 г. по март 1994 г.**

| Годы:   | Ива* |      | Пихта |      | Осина |      | Рябина |     | Сосна |      | Береза* |      | Сено (несоленое) |      | Черемуха |      |
|---------|------|------|-------|------|-------|------|--------|-----|-------|------|---------|------|------------------|------|----------|------|
|         | п    | % %  | п     | % %  | п     | % %  | п      | % % | п     | % %  | п       | % %  | п                | % %  | п        | % %  |
| 1981–82 | 38   | 32,8 | 23    | 19,8 | 2     | 1,7  | 11     | 9,5 | 12    | 10,3 | 5       | 4,3  | 12               | 10,3 | 9        | 7,8  |
| 1982–83 | 49   | 74,2 | 3     | 4,5  | —     | —    | 4      | 6,1 | —     | —    | —       | —    | 9                | 13,6 | 1        | 1,5  |
| 1983–84 | 25   | 55,6 | 10    | 22,2 | —     | —    | —      | —   | 4     | 8,9  | —       | —    | 3                | 6,7  | 2        | 4,4  |
| 1984–85 | 11   | 37,9 | 2     | 6,9  | 1     | 3,5  | —      | —   | 5     | 17,2 | 1       | 3,5  | 4                | 13,8 | 5        | 17,2 |
| 1985–86 | 22   | 28,6 | 13    | 16,9 | 3     | 3,9  | 5      | 6,5 | —     | —    | 10      | 13,0 | 13               | 16,9 | 11       | 14,3 |
| 1986–87 | 25   | 71,4 | —     | —    | —     | —    | —      | —   | 3     | 8,6  | 1       | 2,9  | 6                | 17,1 | —        | —    |
| 1987–88 | 11   | 61,1 | —     | —    | 3     | 16,7 | —      | —   | —     | —    | —       | —    | 3                | 16,7 | —        | —    |
| 1988–89 | 9    | 16,1 | 23    | 41,1 | —     | —    | —      | —   | 4     | 7,1  | 1       | 1,7  | 17               | 30,4 | 2        | 3,6  |
| 1989–90 | 2    | 3,3  | 32    | 53,3 | 4     | 6,7  | 3      | 5,0 | —     | —    | 4       | 6,7  | 10               | 16,7 | 1        | 1,7  |
| 1990–91 | 2    | 15,4 | 10    | 76,9 | —     | —    | —      | —   | —     | —    | —       | —    | 1                | 7,7  | —        | —    |
| 1991–92 | —    | —    | 6     | 60,0 | —     | —    | —      | —   | —     | —    | —       | —    | 4                | 40,0 | —        | —    |
| 1992–93 | —    | —    | 12    | 35,3 | —     | —    | —      | —   | —     | —    | —       | —    | 14               | 41,2 | 8        | 23,5 |
| Всего   | 194  | 34,7 | 134   | 24,6 | 13    | 2,3  | 23     | 4,1 | 28    | 5,0  | 22      | 3,9  | 96               | 17,2 | 39       | 7,0  |

\* — видовая принадлежность не определялась.

Попытки оценки ущерба лосем лесовосстановительному процессу нами были предприняты в период (1985–1994 гг.) заметного роста его численности. Весной (февраль–март) и осенью (август–сентябрь, декабрь) на востоке и западе охраняемой территории проводился учет ущерба от лося подросту пихты высотой 1–3 м на площадках 10x10 кв. метров ( $n=1680$ ). Пихта сибирская одна из доминирующих по численности лесобразующих пород после березы и ели. Достоверных различий в средних показателях количества учтенного подроста заданной высоты между востоком (5 экз. на 100 кв. м) и западом (4,9 экз. на 100 кв. м) заповедника не выявлено. Имеется достоверное различие ( $t=2,3$ ;  $P=0,5$ ) между средними показателями неповрежденного подроста (3,6 экз. на 100 кв. м) учтенного осенью 1986 г. и 1993 г. (2,0 экз. на 100 кв. м) на западе заповедника, что свидетельствует в пользу интенсификации здесь на тот момент зоосукцессионного процесса. На востоке это различие недостоверно. Весной между западом (1,2 экз. на 100 кв. м) и востоком (0,6 экз. на 100 кв. м) заповедника имелось достоверное различие в средних показателях числа сильных повреждений (слом ствола, обьеденной верхушки или более 30 % боковых ветвей). Весной подрост пихты больше повреждался лосем на западе, чем на востоке. Доля неповрежденного подроста во всех частях заповедника в любой сезон примерно равно и составляло более 40 % от всего учтенного подроста.

В целом по заповеднику многолетний ущерб от лося подросту пихты заданной высоты составлял в среднем более 50 % от всего учтенного подроста. Казалось, в такой ситуации, о естественном возобновлении на территории заповедника приходится только мечтать. Случившийся в 1995 году масштабный ветровал — редкий (для Среднего Урала примерно раз в 50–75 лет, Турков, 1979), но естественный процесс, заставил на эту проблему взглянуть иначе. По сравнению с последствиями ветровала, ущерб лесу от лося просто ничтожен и не нуждался в каких-либо сравнительных оценках — это было видно невооруженным взглядом. Природа сама дала ответ на казалась бы проблемный вопрос.

В охранной зоне в период с осени 1987 г. по весну 1994 г. проводился аналогичный учет. Всего было заложено 642 учетных площадки. Так же не выявлено достоверных различий в средних показателях количества учтенного подроста пихты между востоком и западом, соответственно — 6,6 экз. на 100 кв. м и 8,5. В отличие от заповедника, в течение всего сезона средние показатели количества сильно поврежденного пихтового подроста на всей территории охранной зоны были примерно одинаковы — около 1 экз. на 100 кв. метров. Эти факты подтверждают наше мнение об относительной однородности, для лося, угодий охранной зоны. Другое отличие — осенью среднее количес-

тво неповрежденного пихтового подроста на западе (2,8 экз. на 100 кв. м) охранной зоны достоверно ( $t=2,06$ ;  $P=0,05$ ) больше, чем на востоке (0,9). Следующее отличие — осенью средние показатели количества неповрежденного пихтового подроста на западе заповедника достоверно превышают таковые в охранной зоне, соответственно — 2,0 экз. на 100 кв. м и 0,7 ( $t=1,8$ ;  $P=0,05$ ). Весной, аналогичные показатели между заповедником и охранной зоной, но только на востоке были соответственно такими — 3,0 экз. на 100 кв. м 0,9 ( $t=2,9$ ;  $P=0,05$ ).

Вероятно, что эти различия связаны с почти ежегодными сезонными кочевками лосей — с одной стороны со сменой летних пастбищ на зимние, а с другой — с распределением снежного покрова.

Кормовые условия для зимнего обитания охраняемых лосей удовлетворительны, особенно на территории охранной зоны. Об этом свидетельствуют факты отсутствия среди всех обнаруженных здесь останков, погибших по причине истощения. Из 143 лосей, добытых в период регуляции, был зарегистрирован лишь один такой случай — но животное было очень старое. Одновременно присутствуют признаки относительной ограниченности кормовых условий для лося — редкое употребление ели и сена, частое — пихты и березы. Ущерб подросту пихты и ели в заповеднике от повреждающей деятельности лося, по сравнению с ущербом от масштабного ветровала, несопоставимо меньше, и в дальнейшем должен рассматриваться как часть обычного природного процесса.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для многолетней динамики численности лосей охраняемого комплекса по сравнению с окружающими охотничьими угодьями характерны ряд особенностей:

- стабильно более высокая зимняя средняя плотность населения лося (особенно в первую ее половину),
- неравномерность распределения лося в заповеднике и более равномерное — в охранной зоне,
- осенне-весенние кочевки (более выраженные в долготном направлении, способные при совместном действии антропогенного фактора и хищничества заметно менять сезонную численность лосей).

Заповедник и его охранная зона многие годы сохраняют роль естественного резервата (воспроизводственного участка) для окружающих заповедник охотхозяйств, о чем свидетельствуют устойчивые показатели численности лося, по сравнению с более удаленными от заповедника, по которым у нас имелись учетные данные.

Влияние последствий стихий (одна из особенностей, так как заповедник был одним из эпицен-

тров их действия) на экологические параметры охраняемых лосей носило комплексный характер. Изменения затронули половозрастную структуру (повышение доли самок в заповеднике), поведения (взрослые особи в охранной зоне стали менее пугливыми), стадность (снижение), местообитания (снижение мозаичности и защитности угодий заповедника), а в конечном итоге и численности — способствовали в сочетании с другими факторами, возвращения к состоянию близкого к динамическому равновесию или незначительного спада.

Отмечено предпочтение заповедника самками в бесснежный период, как более защищенной территории. Повсеместно в заповеднике и охранной зоне отмечалось незначительное преобладание доли самцов, средние размеры которых к тому же были крупнее, чем на неохраняемой территории.

Для возрастной структуры, плодовитости и стадности лосей охраняемого комплекса характерно следующее: избирательность в выборе мест обитания старыми животными (предпочитают более защищенные), относительно невысокие значения воспроизводства (доли годовиков), плодовитости и стадности. Все это свидетельствует, по аналогии с половой структурой, в пользу наличия признаков популяции, находящейся в стадии близкой к динамическому равновесию или незначительного спада, на относительно невысоком среднем уровне (около 5 экз. на 1000 га) плотности.

Влияние последствий стихийных бедствий отразилось и на поведении лосей охраняемого комплекса. На территории заповедника в период после проявления стихий пугливость взрослых особей обоего пола возросла по сравнению с предыдущим, до ветровальным. В охранной зоне — все взрослые стали менее пугливыми на протяжении всего года.

В отличие от ранее наблюдавшихся миграций лосей в этом районе (примерно до пятидесятих годов прошлого века), современные миграции перешли в форму сезонных кочевок или расселения — смены летних пастбищ на зимние и наоборот, сроки которых сдвинуты, особенно во второй половине зимы. Кочевки чаще происходят в октябре (в настоящее время — почти бесснежный период) и в апреле, месяцы, судя по многолетним учетным данным, трудные для наблюдений, тем не менее, именно в эти периоды численность лося на охраняемых территориях минимальна, следовательно, часть лосей уходит за их пределы.

Общий средний годовой отход лосей не превышал 25%. При такой доле смертности, с учетом годового прироста, численность охраняемого поголовья лосей не должна снижаться, тем не менее, в восточной части охраняемых территорий, особенно в заповеднике, это произошло. Вероятно, причины снижения следует искать не только на территории охраняемого комплекса, но и вне

ее. Спад лосиного поголовья наблюдается по всей Свердловской области на протяжении последних нескольких лет.

Кормовые условия для зимнего обитания охраняемых лосей удовлетворительны, особенно на территории охранной зоны. Об этом свидетельствуют факты отсутствия среди всех обнаруженных здесь останков, погибших по причине истощения. Из 143 лосей, добытых в период регуляции, был зарегистрирован лишь один случай — животное было очень старое. Одновременно присутствуют признаки относительной ограниченности и ухудшения кормовых условий для лося — редкое употребление ели и сена, частое — пихты и березы, высокая доля яловых самок.

Ущерб хвойным от лося в заповеднике по сравнению с таковым от масштабного ветровала несопоставимо меньше, и в дальнейшем должен рассматриваться как часть естественного природного процесса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Баскин Л. М. Лось. // Животный мир южной тайги. — М.: Наука, 1984. 222 с.
- Борискин Г. Ф., Чирков М. И. Промысел лося в Свердловской области. // Охота и охот. хоз-во. 1978. № 2. С. 18–20.
- Борискин Г. Ф. Стадность лосей на Среднем Урале // Млекопитающие Уральских гор. — Свердловск, 1979. С. 5–7.
- Бородин М. Н. О численности и размещении лося в северо-западной части Мордовии в связи с необходимостью упорядочения его охраны и промысла // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Смиловича. Вып. 2. — Саранск, 1964. С. 51–52.
- Глушков В. М. Лось. Экология и управление популяциями. — Киров, 2001. 317 с.
- Грюнер А. М. Зимние миграции лося и снеговой покров в Висимском заповеднике // Природа. 1950. № 11. С. 61–62.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. — Л., 1979. С. 25–55.
- Киселев А. А., Шляпников Л. Д. Запасы зимних кормов для лося, косули и зайца-беляка в горных районах Среднего Урала. // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала: Информац. мат-лы. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. С. 27–28.
- Козловский А. А. Лес и лось. Охрана леса от повреждений лосями. — М: Лесн. пром-сть, 1960. 63 с.
- Корытин Н. С., Погодин Н. Л. Пространственное размещение лося в Свердловской области. Факторы, его определяющие // Совр. пробл. природопольз., охотовед. и звероводства \ Мат-лы Международн. научн. — практич. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ (28–31 мая 2002 г.). — Киров. С. 276–278.
- Коряков А. Ф. Отчет по лесоинвентаризации Средне-Уральского заповедника «Висим». 1949/50 г. Т. 1. Рукопись. 245 с.
- Кузнецов Г. В. Роль копытных в лесных экосистемах // Фитофаги в растительных сообществах. — М.: Наука, 1980. С. 88–110.

- Кузнецов Г. В. Места обитания, перемещения и взаимосвязи лося с лесной растительностью // Биология и использование лося. — М.: Наука, 1986. С. 61–70.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биологич. спец. вузов. — М., 1980. 293 с.
- Лукьянов О. А. Изучение численности, миграционной подвижности и состояния населения лося Висимского государственного заповедника и его охранной зоны. — Екатеринбург, 1992. 44 с. Рукопись.
- Маланьин А. Г., Ларин Е. Г. Особенности распределения лосей Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала (информац. мат.-лы). — Екатеринбург, УрО РАН, 1992. С. 19–20.
- Маланьин А. Г. К изучению экологии лося в Висимском заповеднике // Проблемы заповедного дела: материалы науч. конф. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 84–85.
- Маланьин А. Г. Стадность лосей в природном комплексе Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 85–87.
- Маланьин А. Г. К распределению лося, волка и высоты снежного покрова в различных частях Висимского заповедника в первой и второй половине зимы 1978–1994 гг. // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 83–84.
- Маланьин А. Г. Различные формы использования зимнего маршрутного учета в Висимском заповеднике // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 82.
- Маланьин А. Г. К репрезентативности маршрутов Висимского заповедника по зимнему учету охотничье-промысловых животных // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 80–81.
- Маланьин А. Г. О влиянии человека и волка на лосей в охраняемом природном комплексе Висимского заповедника // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: тез. докл. науч. — практич. конф., посв. 70-летию Печоро-Илычского государственного природного заповедника. — Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2000. С. 105–107.
- Маланьин А. Г. Влияние последствий ветровала на численность, распределение и видовой состав териофауны Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 115–119.
- Маланьин А. Г. Влияние некоторых факторов на относительные оценки обилия лося в условиях Висимского заповедника // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы науч. — практич. конф., посв. 70-летию государственного природного биосферного заповедника) // Труды Окского гос. зап. Вып. 24. — Рязань: 2005. С. 575–576.
- Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Вып. 1. — Свердловск, 1969. С. 138–139.
- Мордвинов Н. И. Волк. Основные погрешности в расчетах численности вида. // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ. — Киров, 2002. С. 311–313.
- Насимович А. А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. — М., 1955. 402 с.
- Петросян В. Г.; Марин Ю. Ф.; Маланьин А. Г. Применение Biosystem 1.0 для оценки динамики обилия, миграционной подвижности и оптимальной плотности лося Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 233–235.
- Погодин Н. Л. Оценка степени сходства динамики численности населения лося в различных районах Свердловской области. // Проблемы общей и прикладной экологии. — Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 173 с.
- Погодин Н. Л., Корытин Н. С. Избирательность отстрела лося в Свердловской области. // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Материалы конф. мол. ученых-экологов. — Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 167–175.
- Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. Вып. 9. — Рязань, 1973. С. 35–62.
- Сабанеев Л. П. Охотничьи звери / Сост. Е. А. Калганов. — М.: TERRA, 1992. 480 с.
- Смирнов К. А. Роль лося в биоценозах южной тайги. — М. Наука, 1987. 112 с.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежника ели // Экология. № 6. 1990. С. 66–69.
- Тимофеева Е. К. Лось (экология, распределение, хозяйственное значение). — Л.: Изд-во ЛГУ. 1974. 168 с.
- Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск, 1979. С. 121–140.
- Червонный В. В. Учет численности лосей по зимним экскрементам. // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. Вып. 9. — Рязань, 1973. С. 104–111.
- Шляпников Л. Д. Зимний запас кормов для лося в лесах Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1976 года. — Свердловск, 1978. С. 42–43.
- Филонов К. П. Динамика численности копытных животных и заповедность. Охотоведение. — М.: Лесн. пром-сть, 1977. 229 с.
- Филонов К. П. Лось. — М., 1983. 247 с.
- Юргенсон П. Б. Учет зимнего пребывания лосей в лесных угодьях средней полосы // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. — М.: Изд. АН СССР, 1963. С. 118–124.
- Язан Ю. П. Охотничьи звери Печорской тайги. — Киров: Кировск. отд. Волжско-Вятского изд-ва, 1972. 383 с.
- Язан Ю. П. Индикационная фенология в жизни лосей. // Охота и охот. хоз-во, 1980. № 9. С. 20–21.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

**Многолетняя динамика месячных показателей относительной численности лося и волка (цифры в скобках) на различных участках заповедника, охранной зоны (ОЗ) и окрестных охотничьих угодьях (ООУ).**

| Годы | Месяц | Длина маршрутов в км. |        |       |     | Число следов на 10 км. |           |           |     |
|------|-------|-----------------------|--------|-------|-----|------------------------|-----------|-----------|-----|
|      |       | заповедник            |        | ОЗ    | ООУ | заповедник             |           | ОЗ        | ООУ |
|      |       | запад                 | восток |       |     | запад                  | Восток    |           |     |
| 1974 | XII   | 131,8                 | 43,9   | 65,0  | –   | 1,5 (0)                | 8,7 (0)   | 7,1 (0,5) | –   |
| 1975 | I     | 45,0                  | –      | 44,0  | –   | 2,7 (0)                | –         | 0,7 (0)   | –   |
| 1975 | II    | 135,0                 | –      | 163,0 | –   | 3,3 (0,1)              | –         | 1,8 (0,1) | –   |
| 1975 | III   | 63,0                  | –      | 130,0 | –   | 2,9 (0)                | –         | 2,0 (0)   | –   |
| 1975 | IV    | –                     | –      | 28,0  | –   | –                      | –         | 0,7 (1,1) | –   |
| 1975 | X     | 78,0                  | 88,0   | 150,0 | –   | 1,4 (0)                | 2,5 (0)   | 3,1 (0,1) | –   |
| 1975 | XI    | 87,0                  | 19,0   | 142,0 | –   | 0,8 (0)                | 7,4 (0)   | 2,4 (0)   | –   |
| 1975 | XII   | 165,8                 | 62,0   | 84,0  | –   | 3,7 (0,1)              | 4,2 (0)   | 2,6 (0)   | –   |
| 1976 | I     | 45,0                  | –      | 48,0  | –   | 2,7 (0,7)              | –         | 1,9 (0)   | –   |
| 1976 | II    | 63,5                  | 3,0    | 16,0  | –   | 0,8 (0)                | 0 (0)     | 2,5 (0,6) | –   |
| 1976 | III   | 32,5                  | –      | 165,0 | –   | 1,8 (0)                | –         | 2,2 (0,4) | –   |
| 1976 | IV    | 21,0                  | 4,5    | 68,5  | –   | 2,9 (0)                | 0 (0)     | 1,3 (0,3) | –   |
| 1976 | X     | 42,5                  | 1,5    | 142,0 | –   | 1,2 (0)                | 13,3 (0)  | 1,5 (1,0) | –   |
| 1976 | XI    | 6,5                   | –      | 346,0 | –   | 0 (0)                  | –         | 1,1 (0,4) | –   |
| 1976 | XII   | 22,5                  | 8,0    | 118,0 | –   | 0,9 (0)                | 0 (0)     | 1,9 (0,7) | –   |
| 1977 | I     | 141,8                 | 44,2   | 118,0 | –   | 4,6 (0)                | 9,3 (0)   | 1,8 (0,7) | –   |
| 1977 | II    | 142,5                 | 96,0   | 215,0 | –   | 0,7 (0)                | 0,1 (0)   | 4,7 (0,3) | –   |
| 1977 | III   | 22,1                  | 31,0   | 66,0  | –   | 2,3 (0)                | 0 (0)     | 2,4 (0,1) | –   |
| 1977 | IV    | 38,0                  | –      | 64,0  | –   | 1,8 (0)                | –         | 1,6 (0,3) | –   |
| 1977 | X     | 14,0                  | 26,0   | 230,0 | –   | 0,7 (0)                | 0,1 (1,5) | 4,7 (0,2) | –   |
| 1977 | XI    | 18,0                  | 20,4   | 295,0 | –   | 1,1 (0)                | 0 (0)     | 1,9 (0,2) | –   |
| 1977 | XII   | 86,5                  | 40,0   | 200,0 | –   | 3,7 (0,2)              | 4,5 (0)   | 2,8 (0,2) | –   |
| 1978 | I     | 90,0                  | 44,0   | 325,0 | –   | 4,2 (0)                | 2,3 (0)   | 4,8 (0,5) | –   |
| 1978 | II    | 59,5                  | 34,5   | 116,0 | –   | 4,4 (0)                | 2,0 (0)   | 1,0 (0,9) | –   |
| 1978 | III   | 21,5                  | 19,0   | 72,0  | –   | 1,9 (0)                | 0 (0)     | 1,4 (0,8) | –   |
| 1978 | IV    | 30,0                  | –      | 216,0 | –   | 0,7 (0)                | –         | 1,4 (0,5) | –   |
| 1979 | X     | –                     | –      | 376,0 | –   | –                      | –         | 1,4 (0,4) | –   |
| 1979 | XI    | 75,0                  | 79,0   | 370,0 | –   | 7,5 (0)                | 5,9 (2,9) | 5,5 (0,6) | –   |
| 1979 | XII   | 26,0                  | –      | 272,0 | –   | 11,5 (0)               | –         | 2,3 (0,3) | –   |
| 1979 | I     | –                     | 8,5    | 113,0 | –   | –                      | 0 (0)     | 2,4 (0,4) | –   |
| 1979 | II    | 35,5                  | 16,5   | 118,0 | –   | 8,4 (0)                | 3,6 (0)   | 1,7 (0,2) | –   |
| 1979 | III   | 127,5                 | 106,5  | 134,0 | –   | 5,8 (0,2)              | 1,9 (0,1) | 3,9 (0,7) | –   |
| 1979 | IV    | 11,0                  | –      | 177,0 | –   | 0 (0)                  | –         | 1,2 (0,6) | –   |
| 1980 | X     | –                     | –      | 264,6 | –   | –                      | –         | 1,2 (0,5) | –   |
| 1980 | XI    | 11,0                  | 19,0   | 40,0  | –   | 0 (0)                  | 7,4 (2,1) | 4,2 (0,5) | –   |
| 1980 | XII   | 150,0                 | 139,5  | 470,0 | –   | 2,3 (1,1)              | 6,0 (0)   | 4,0 (1,3) | –   |
| 1980 | I     | –                     | –      | 83,0  | –   | –                      | –         | 2,0 (0,7) | –   |
| 1980 | II    | 29,5                  | 16,5   | 210,0 | –   | 10,2 (2,0)             | 8,5 (0)   | 3,7 (1,5) | –   |
| 1980 | III   | 36,0                  | 43,0   | 170,0 | –   | 6,9 (0)                | 0,9 (0)   | 0,8 (0,5) | –   |
| 1980 | IV    | –                     | –      | 156,0 | –   | –                      | –         | 1,1 (0,3) | –   |
| 1980 | X     | –                     | –      | 264,6 | –   | –                      | –         | 1,2 (0,5) | –   |
| 1980 | XI    | 11,0                  | 19,0   | 40,0  | –   | 0 (0)                  | 7,4 (2,1) | 4,2 (0,5) | –   |
| 1980 | XII   | 150,0                 | 139,5  | 470,0 | –   | 2,3 (1,1)              | 6,0 (0)   | 4,0 (1,3) | –   |
| 1981 | I     | 47,0                  | 27,5   | 30,5  | –   | 11,1 (0)               | 9,4 (0)   | 2,3 (0)   | –   |
| 1981 | II    | 139,0                 | 38,5   | 182,0 | –   | 15,4 (0,7)             | 3,1 (0)   | 6,1 (2,1) | –   |
| 1981 | III   | 104,0                 | 51,5   | 104,2 | –   | 9,2 (0,6)              | 3,3 (0)   | 1,5 (1,1) | –   |
| 1981 | IV    | –                     | –      | 58,0  | –   | –                      | –         | 0,3 (0,9) | –   |
| 1981 | X     | 23,0                  | 17,0   | 371,0 | –   | 4,3 (0)                | 1,2 (2,3) | 1,0 (0,1) | –   |
| 1981 | XI    | 48,0                  | 33,0   | 106,0 | –   | 7,9 (1,2)              | 1,8 (0)   | 6,9 (0,8) | –   |
| 1981 | XII   | 53,0                  | 39,0   | 150,0 | –   | 2,6 (6,2)              | 4,6 (6,9) | 9,3 (1,1) | –   |



| Годы | Месяц | Длина маршрутов в км. |        |       |       | Число следов на 10 км. |            |            |           |
|------|-------|-----------------------|--------|-------|-------|------------------------|------------|------------|-----------|
|      |       | заповедник            |        | ОЗ    | ООУ   | заповедник             |            | ОЗ         | ООУ       |
|      |       | запад                 | восток |       |       | запад                  | Восток     |            |           |
| 1982 | I     | 105,0                 | 34,0   | 119,0 | 12,0  | 5,7 (0,3)              | 4,1 (0)    | 5,1 (0,9)  | 12,5 (0)  |
| 1982 | II    | 80,0                  | 143,5  | 127,0 | 11,0  | 6,1 (0)                | 5,2 (1,0)  | 4,0 (0,4)  | 0 (0)     |
| 1982 | III   | 172,5                 | 202,0  | 292,0 | 30,0  | 5,8 (1,5)              | 2,2 (0,2)  | 2,7 (0,5)  | 0 (0)     |
| 1982 | IV    | 12,0                  | 23,5   | 116,0 | 13,0  | 7,5 (0)                | 2,1 (0)    | 1,5 (1,5)  | 0 (2,3)   |
| 1982 | X     | 59,0                  | 82,0   | 62,0  | 139,0 | 8,8 (1,7)              | 2,6 (1,3)  | 3,4 (0)    | 0 (0)     |
| 1982 | XI    | 55,0                  | 65,0   | 321,0 | 91,0  | 2,2 (0,7)              | 1,7 (0,1)  | 3,0 (1,1)  | 1,0 (0)   |
| 1982 | XII   | 161,0                 | 150,5  | 262,0 | —     | 3,3 (0,6)              | 4,2 (0,6)  | 3,8 (0,2)  | —         |
| 1983 | I     | 143,0                 | 129,0  | 341,0 | 97,0  | 5,9 (1,3)              | 9,5 (0,7)  | 3,7 (1,7)  | 0,9 (0)   |
| 1983 | II    | 268,0                 | 189,0  | 252,0 | 70,0  | 5,1 (0,9)              | 5,0 (1,8)  | 3,9 (0,9)  | 0 (0)     |
| 1983 | III   | 134,0                 | 177,0  | 273,0 | 139,0 | 3,7 (0)                | 2,3 (0,4)  | 1,6 (0,3)  | 0,3 (0)   |
| 1983 | IV    | 48,0                  | 66,0   | 117,0 | —     | 0 (0)                  | 2,1 (0)    | 1,3 (0,3)  | —         |
| 1983 | X     | 80,0                  | 51,0   | 244,0 | 22,0  | 1,9 (0,7)              | 2,0 (0)    | 1,3 (0,6)  | 0 (0)     |
| 1983 | XI    | 98,0                  | 93,0   | 422,0 | 6,0   | 3,9 (3,4)              | 4,1 (0,7)  | 2,9 (1,0)  | 0 (0)     |
| 1983 | XII   | 214,0                 | 200,0  | 480,0 | 50,0  | 2,5 (2,5)              | 4,3 (0,2)  | 3,5 (0,8)  | 0,2 (2,0) |
| 1984 | I     | 177,0                 | 197,0  | 482,0 | 126,0 | 4,9 (0,8)              | 8,9 (0,1)  | 6,6 (1,6)  | 0,1 (0,6) |
| 1984 | II    | 282,0                 | 216,0  | 505,0 | 127,0 | 6,0 (0,6)              | 5,7 (0,8)  | 4,0 (3,9)  | 3,1 (0,1) |
| 1984 | III   | 106,0                 | 96,0   | 227,0 | 22,0  | 4,8 (0)                | 5,4 (0)    | 2,2 (0,2)  | 0,9 (0)   |
| 1984 | IV    | 7,0                   | —      | 184,0 | 6,0   | 0 (0)                  | —          | 2,0 (0,9)  | 0 (0)     |
| 1984 | X     | 31,0                  | 42,0   | 110,0 | 21,0  | 6,1 (2,3)              | 10,0 (0,5) | 6,3 (1,4)  | 0 (0)     |
| 1984 | XI    | 79,0                  | 100,0  | 200,0 | 6,0   | 5,4 (0,5)              | 5,4 (0,6)  | 5,1 (1,0)  | 0 (0)     |
| 1984 | XII   | 142,0                 | 215,0  | 386,0 | 50,0  | 4,1 (0,1)              | 2,3 (0,3)  | 4,8 (0,7)  | 0,2 (2,0) |
| 1985 | I     | 126,0                 | 165,0  | 210,0 | 129,0 | 5,6 (0)                | 4,1 (2,7)  | 4,8 (1,3)  | 0,1 (0,6) |
| 1985 | II    | 177,0                 | 229,5  | 501,0 | 133,0 | 7,5 (0,2)              | 3,7 (0)    | 3,1 (0,8)  | 2,9 (0,1) |
| 1985 | III   | 86,0                  | 85,0   | 386,0 | 22,0  | 5,5 (1,3)              | 2,8 (0,6)  | 2,3 (0,5)  | 0,9 (0)   |
| 1985 | IV    | 69,0                  | 32,0   | 237,0 | 6,0   | 6,2 (0)                | 3,1 (0)    | 2,1 (0,9)  | 0 (0)     |
| 1985 | X     | 40,0                  | 87,5   | 99,0  | 24,0  | 1,7 (0)                | 5,1 (2,7)  | 3,3 (1,3)  | 3,7 (2,1) |
| 1985 | XI    | 65,0                  | 105,5  | 103,0 | 21,0  | 5,5 (0,1)              | 5,3 (1,8)  | 4,7 (1,9)  | 1,9 (3,8) |
| 1985 | XII   | 110,0                 | 106,0  | 329,0 | 7,0   | 5,5 (0,3)              | 7,1 (0)    | 5,0 (0,5)  | 0 (1,4)   |
| 1986 | I     | 129,0                 | 124,0  | 310,0 | 21,0  | 5,3 (1,4)              | 2,8 (0,2)  | 3,4 (0,1)  | 1,4 (0)   |
| 1986 | II    | 238,0                 | 316,0  | 601,0 | 87,0  | 4,6 (0,4)              | 1,2 (0,6)  | 2,6 (0,3)  | 5,5 (0)   |
| 1986 | III   | 151,0                 | 159,0  | 406,0 | 33,0  | 5,0 (0,6)              | 0,4 (0,2)  | 1,9 (0,4)  | 1,5 (0)   |
| 1986 | IV    | 3,0                   | 11,0   | 77,0  | 7,0   | 0 (0)                  | 0 (0)      | 3,6 (1,4)  | 7,1 (0)   |
| 1986 | X     | 8,0                   | 65,5   | 12,0  | 8,0   | 3,7 (0)                | 7,3 (0)    | 10,8 (3,3) | 0 (0)     |
| 1986 | XI    | 106,0                 | 131,5  | 220,0 | 16,0  | 6,3 (0,6)              | 4,1 (0)    | 4,1 (0,9)  | 0 (0)     |
| 1986 | XII   | 243,0                 | 303,0  | 512,0 | 27,0  | 8,1 (0,4)              | 4,5 (3,0)  | 8,8 (0,4)  | 3,3 (3,0) |
| 1987 | I     | 125,0                 | 159,0  | 442,0 | 25,0  | 7,3 (0,2)              | 4,2 (0)    | 4,3 (0,2)  | 5,2 (0)   |
| 1987 | II    | 81,0                  | 136,0  | 311,0 | 69,0  | 6,5 (0)                | 3,5 (0)    | 2,8 (0,1)  | 1,2 (0)   |
| 1987 | III   | 175,0                 | 174,0  | 471,0 | 42,0  | 6,6 (0)                | 1,7 (0,2)  | 1,0 (1,3)  | 0 (0,9)   |
| 1987 | IV    | 16,0                  | 65,5   | 40,0  | 2,0   | 3,1 (0)                | 6,9 (0)    | 0,5 (3,0)  | 0 (0)     |
| 1987 | X     | 31,0                  | 45,0   | 59,0  | —     | 9,7 (0)                | 8,7 (0,9)  | 8,0 (0,2)  | —         |
| 1987 | XI    | 63,0                  | 62,0   | 74,0  | 12,0  | 5,4 (0,6)              | 1,8 (0,8)  | 5,5 (3,5)  | 0 (0)     |
| 1987 | XII   | 174,0                 | 126,0  | 318,0 | 15,0  | 4,8 (0,2)              | 5,5 (0)    | 15,2 (1,1) | 0 (0)     |
| 1988 | I     | 61,0                  | 97,0   | 126,0 | 15,0  | 9,8 (0,5)              | 7,4 (0)    | 10,5 (2,2) | 4,0 (0)   |
| 1988 | II    | 77,0                  | 136,0  | 138,0 | 30,0  | 4,0 (0)                | 4,0 (0)    | 4,4 (0,9)  | 1,7 (1,3) |
| 1988 | III   | 78,0                  | 147,0  | 168,0 | 30,0  | 7,8 (0,5)              | 9,0 (0)    | 5,5 (0,2)  | 1,3 (0)   |
| 1988 | X     | 63,0                  | 26,0   | 35,0  | 8,0   | 1,9 (0,6)              | 9,6 (0)    | 6,9 (1,4)  | 0 (0)     |
| 1988 | XI    | 41,0                  | 64,5   | 64,0  | 26,0  | 1,7 (0,2)              | 6,4 (9,8)  | 22,3 (0)   | 0 (0)     |
| 1988 | XII   | 42,0                  | 50,0   | 108,0 | 23,0  | 4,3 (2,1)              | 8,2 (0)    | 11,9 (1,5) | 0 (0)     |
| 1989 | I     | 21,0                  | 150,0  | 206,0 | 9,0   | 2,9 (0)                | 2,8 (0,3)  | 6,0 (0,5)  | 1,1 (0)   |
| 1989 | II    | 52,0                  | 147,0  | 270,0 | 19,5  | 4,6 (0)                | 4,8 (0)    | 7,4 (1,4)  | 0 (0)     |
| 1989 | III   | —                     | —      | 46,0  | 1,5   | —                      | —          | 0,6 (0)    | 0 (0)     |
| 1989 | IV    | —                     | 79,5   | 48,0  | 9,0   | —                      | 1,3 (0)    | 0 (0)      | 0 (0)     |
| 1989 | X     | 14,0                  | —      | —     | —     | 0 (2,9)                | —          | —          | —         |
| 1989 | XI    | 117,0                 | 126,5  | 109,5 | 27,0  | 12,0 (0,3)             | 8,2 (0)    | 15,6 (1,3) | 0 (0)     |
| 1989 | XII   | 40,0                  | 80,0   | 153,5 | 33,0  | 13,2 (0,2)             | 0,9 (0,2)  | 7,3 (1,1)  | 0 (0)     |
| 1990 | I     | 84,0                  | 157,0  | 52,0  | 9,0   | 13,8 (0)               | 8,1 (0)    | 6,0 (0,8)  | 2,2 (0)   |

| Годы | Месяц | Длина маршрутов в км. |        |       |       | Число следов на 10 км. |            |            |           |
|------|-------|-----------------------|--------|-------|-------|------------------------|------------|------------|-----------|
|      |       | заповедник            |        | ОЗ    | ООУ   | заповедник             |            | ОЗ         | ООУ       |
|      |       | запад                 | восток |       |       | запад                  | Восток     |            |           |
| 1990 | II    | 334,0                 | 72,5   | 380,0 | 3,0   | 5,5 (1,0)              | 2,3 (0)    | 6,4 (0,2)  | 0 (0)     |
| 1990 | III   | 49,0                  | 43,5   | 44,0  | 3,0   | 2,9 (0)                | 0 (0)      | 0 (0,4)    | 0 (0)     |
| 1990 | IV    | —                     | 10,0   | 2,0   | —     | —                      | 0 (0)      | 0 (0)      | —         |
| 1990 | X     | 22,5                  | 8,0    | 8,0   | 15,0  | 9,8 (0)                | 28,7 (1,2) | 16,2 (1,2) | 0,7 (0)   |
| 1990 | XI    | 30,0                  | 119,5  | 10,2  | —     | 9,0 (0)                | 5,9 (0)    | 9,8 (3,9)  | —         |
| 1990 | XII   | 97,0                  | 154,0  | 53,5  | —     | 13,4 (0,4)             | 3,2 (0)    | 2,1 (0,9)  | —         |
| 1991 | I     | 57,5                  | 139,5  | 75,0  | 11,5  | 7,8 (0)                | 0,8 (0,3)  | 4,0 (3,9)  | 0 (0)     |
| 1991 | II    | 53,5                  | 123,0  | 149,0 | 38,5  | 8,6 (0)                | 2,1 (0,2)  | 2,7 (0,5)  | 1,6 (0)   |
| 1991 | III   | 191,5                 | 184,0  | 93,0  | 38,5  | 5,6 (0,3)              | 2,1 (0)    | 3,4 (2,1)  | 0,5 (0)   |
| 1991 | IV    | —                     | 9,0    | 41,0  | 11,0  | —                      | 0 (0)      | 0 (0,5)    | 1,8 (0)   |
| 1991 | X     | —                     | 4,0    | 4,0   | —     | —                      | 27,5 (0)   | 22,5 (0)   | —         |
| 1991 | XI    | —                     | 0,5    | 103,0 | 8,0   | —                      | 0 (0)      | 2,9 (0,7)  | 0 (0)     |
| 1991 | XII   | 133,0                 | 242,5  | 272,0 | 51,0  | 3,9 (0,9)              | 8,1 (0,2)  | 10,0 (0,8) | 0,8 (0,2) |
| 1992 | I     | 52,0                  | 121,5  | 80,6  | 71,5  | 9,0 (0,2)              | 5,8 (0,4)  | 3,7 (3,1)  | 3,1 (0)   |
| 1992 | II    | 296,0                 | 302,5  | 253,0 | 110,0 | 6,7 (0,1)              | 2,8 (0,6)  | 6,2 (0,3)  | 2,9 (0,6) |
| 1992 | III   | 236,5                 | 252,0  | 383,6 | 50,5  | 5,5 (0,5)              | 1,5 (0,2)  | 3,5 (0,1)  | 1,8 (0)   |
| 1992 | IV    | —                     | 25,5   | 40,5  | 7,0   | —                      | 1,6 (0)    | 0,5 (0,5)  | 5,7 (2,9) |
| 1992 | X     | —                     | —      | 2,0   | 18,5  | —                      | —          | 0 (0)      | 4,9 (0)   |
| 1992 | XI    | 113,6                 | 146,3  | 223,0 | 47,0  | 9,6 (3,2)              | 4,8 (3,0)  | 2,6 (1,3)  | 0,4 (0,2) |
| 1992 | XII   | 155,6                 | 156,0  | 447,0 | 64,0  | 2,5 (0,3)              | 9,2 (1,1)  | 13,7 (1,0) | 0,9 (0)   |
| 1993 | I     | 45,5                  | 53,5   | 304,7 | 58,4  | 6,4 (0)                | 12,7 (0)   | 2,1 (0,1)  | 2,2 (0)   |
| 1993 | II    | 123,0                 | 185,5  | 464,0 | 50,0  | 4,8 (0,1)              | 2,0 (0)    | 6,5 (0,1)  | 2,0 (0)   |
| 1993 | III   | 58,6                  | 118,0  | 229,9 | 119,7 | 9,4 (0)                | 5,8 (0,1)  | 2,4 (0,5)  | 3,2 (0)   |
| 1993 | IV    | —                     | 1,5    | 55,5  | —     | —                      | 33,3 (0)   | 0,2 (0)    | —         |
| 1993 | X     | —                     | —      | 294,0 | —     | —                      | —          | 2,8 (0,9)  | —         |
| 1993 | XI    | —                     | —      | 173,0 | 30,0  | —                      | —          | 1,8 (1,3)  | 0 (0)     |
| 1993 | XII   | 178,0                 | 117,4  | 57,0  | 9,0   | 4,3 (1,0)              | 7,1 (1,6)  | 2,6 (0)    | 0 (0)     |
| 1994 | I     | —                     | 127,5  | 67,0  | 158,8 | —                      | 10,1 (3,4) | 5,1 (2,5)  | 0,5 (0,1) |
| 1994 | II    | 161,0                 | 29,5   | 158,0 | 42,5  | 5,1 (0,4)              | 5,4 (1,0)  | 3,9 (0,8)  | 1,6 (0)   |
| 1994 | III   | 133,7                 | 156,2  | 354,4 | 27,5  | 14,6 (0,6)             | 4,1 (0,6)  | 5,8 (0,5)  | 2,2 (0)   |
| 1994 | IV    | —                     | 10,5   | 86,0  | —     | —                      | 1,9 (0)    | 1,3 (0,1)  | —         |
| 1994 | X     | 6,0                   | —      | 5,0   | —     | 0 (0)                  | —          | 16,0 (0,1) | —         |
| 1994 | XI    | —                     | 27,6   | 52,0  | —     | —                      | 1,8 (0)    | 4,8 (0)    | —         |
| 1994 | XII   | 142,3                 | 125,9  | 56,0  | —     | 2,5 (3,4)              | 6,6 (0,9)  | 6,2 (2,9)  | —         |
| 1995 | I     | 62,4                  | 39,3   | 80,0  | 253,5 | 1,4 (0,2)              | 1,5 (0,5)  | 3,1 (2,4)  | 1,8 (0)   |
| 1995 | II    | 92,8                  | 52,0   | 100,0 | 228,5 | 0,9 (0)                | 1,0 (0)    | 5,2 (0,7)  | 1,4 (0,1) |
| 1995 | III   | 5,5                   | 8,6    | 27,0  | —     | 0 (0)                  | 2,3 (0)    | 0,4 (0,7)  | —         |
| 1995 | X     | —                     | —      | 23,0  | —     | —                      | —          | 0,4 (0,9)  | —         |
| 1995 | XI    | —                     | 15,1   | 34,0  | 2,0   | —                      | 1,3 (0)    | 2,3 (1,2)  | 0 (0)     |
| 1995 | XII   | 161,8                 | 100,5  | 27,2  | —     | 4,2 (0)                | 4,5 (0)    | 5,1 (0)    | —         |
| 1996 | I     | 7,3                   | 64,2   | 39,0  | —     | 5,5 (0)                | 0,5 (0)    | 1,5 (0,8)  | —         |
| 1996 | II    | —                     | 6,3    | 25,5  | 214,0 | —                      | 0 (0)      | 0,8 (2,3)  | 0 (0)     |
| 1996 | III   | —                     | —      | 21,0  | —     | —                      | —          | 2,9 (3,3)  | —         |
| 1996 | X     | —                     | —      | 29,1  | 4,0   | —                      | —          | 3,1 (0)    | 0 (0)     |
| 1996 | XI    | —                     | —      | 199,1 | 27,0  | —                      | —          | 2,8 (1,4)  | 0,4 (0)   |
| 1996 | XII   | —                     | 8,2    | 278,0 | 10,0  | —                      | 3,6 (3,7)  | 2,7 (1,5)  | 0 (0)     |
| 1997 | I     | 3,3                   | 37,3   | 96,0  | —     | 6,1 (0)                | 1,1 (0)    | 2,0 (1,2)  | —         |
| 1997 | II    | 155,5                 | 317,9  | 76,3  | 44,5  | 3,2 (1,3)              | 0,7 (0,1)  | 5,2 (1,0)  | 9,9 (0)   |
| 1997 | III   | —                     | 4,2    | 16,0  | 28,3  | —                      | 0 (0)      | 1,2 (1,2)  | 2,5 (1,4) |
| 1997 | XI    | 14,4                  | —      | 81,0  | 12,0  | 2,8 (0)                | —          | 2,8 (0)    | 0,8 (0)   |
| 1997 | XII   | —                     | 16,3   | 137,0 | 47,0  | —                      | 4,3 (0)    | 6,6 (1,7)  | 2,3 (0)   |
| 1998 | I     | —                     | 60,1   | 175,5 | 22,5  | —                      | 1,8 (0)    | 1,3 (0)    | 2,7 (0)   |
| 1998 | II    | 58,8                  | 145,8  | 132,5 | 58,5  | 1,0 (0)                | 0,3 (0)    | 1,6 (0,3)  | 0,2 (0)   |
| 1998 | III   | 18,2                  | 32,5   | 171,0 | 41,0  | 2,7 (0)                | 0 (0,6)    | 2,2 (2,6)  | 0,7 (0)   |
| 1998 | XI    | 6,3                   | 5,8    | 130,9 | 12,5  | 7,9 (0)                | 1,7 (0)    | 6,9 (1,7)  | 0 (0)     |
| 1998 | XII   | 41,5                  | 44,4   | 395,1 | 131,4 | 4,6 (0)                | 0,9 (0)    | 3,0 (1,0)  | 1,7 (0)   |

| Годы                   | Месяц | Длина маршрутов в км. |        |        |        | Число следов на 10 км. |                       |                      |                      |
|------------------------|-------|-----------------------|--------|--------|--------|------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|
|                        |       | заповедник            |        | ОЗ     | ООУ    | заповедник             |                       | ОЗ                   | ООУ                  |
|                        |       | запад                 | восток |        |        | запад                  | Восток                |                      |                      |
| 1999                   | I     | 9,0                   | 9,5    | 249,6  | 34,0   | 2,2 (0)                | 2,1 (6,3)             | 2,2 (0,8)            | 0,9 (0)              |
| 1999                   | II    | 128,9                 | 82,7   | 212,2  | 92,5   | 5,0 (1,2)              | 0,4 (0,2)             | 3,0 (0,6)            | 2,3 (1,3)            |
| 1999                   | III   | –                     | 6,0    | 70,0   | 12,0   | –                      | 0 (0)                 | 0 (1,1)              | 0 (0)                |
| 1999                   | XI    | –                     | 16,4   | 29,5   | 9,0    | –                      | 1,8 (0)               | 10,2 (2,0)           | 0 (0)                |
| 1999                   | XII   | 69,8                  | 60,8   | 191,5  | 52,0   | 4,9 (1,9)              | 2,3 (0)               | 4,7 (1,4)            | 0,8 (0)              |
| 2000                   | I     | 2,9                   | 111,2  | 131,5  | 41,0   | 6,9 (0)                | 1,6 (0)               | 2,6 (0,8)            | 1,0 (0)              |
| 2000                   | II    | 95,1                  | 146,9  | 147,2  | 265,1  | 2,5 (0)                | 0,4 (0)               | 1,4 (1,4)            | 2,3 (0)              |
| 2000                   | III   | 11,1                  | 21,7   | 115,0  | 43,0   | 2,7 (0)                | 0 (0)                 | 0,3 (0,1)            | 0 (0)                |
| 2000                   | IV    | –                     | 2,5    | –      | –      | –                      | 0 (0)                 | –                    | –                    |
| 2000                   | XI    | –                     | 19,2   | 77,0   | –      | –                      | 1,0 (0)               | 4,4 (1,4)            | –                    |
| 2000                   | XII   | 99,2                  | 120,1  | 65,0   | 53,9   | 2,7 (0,3)              | 2,3 (1,1)             | 2,5 (0,3)            | 3,3 (0)              |
| 2001                   | I     | 46,5                  | 9,9    | 62,0   | 34,0   | 7,7 (0,9)              | 2,0 (0)               | 1,8 (0,5)            | 0 (0)                |
| 2001                   | II    | 14,5                  | –      | 21,5   | 192,5  | 2,8 (2,8)              | –                     | 0 (0)                | 2,3 (0)              |
| 2001                   | III   | 139,8                 | 77,7   | 24,5   | 21,0   | 4,9 (0)                | 0,6 (0)               | 0 (0)                | 0 (0)                |
| 2001                   | IV    | 11,1                  | –      | –      | –      | 0 (0)                  | –                     | –                    | –                    |
| 2001                   | X     | –                     | –      | 94,0   | –      | –                      | –                     | 1,3 (1,3)            | –                    |
| 2001                   | XI    | –                     | –      | 248,5  | –      | –                      | –                     | 2,3 (1,0)            | –                    |
| 2001                   | XII   | 126,2                 | 141,4  | 167,0  | 59,1   | 1,9 (1,0)              | 1,2 (0,2)             | 3,7 (1,3)            | 3,0 (0)              |
| 2002                   | I     | –                     | –      | 83,5   | 14,0   | –                      | –                     | 2,3 (0,7)            | 0 (0)                |
| 2002                   | II    | 150,5                 | 125,7  | 39,5   | 67,8   | 0,3 (0)                | 0,1 (0)               | 1,8 (0)              | 0,4 (0)              |
| 2002                   | III   | –                     | –      | 358,0  | 12,0   | –                      | –                     | 1,1 (0,9)            | 1,7 (0)              |
| 2002                   | IV    | –                     | –      | –      | 8,0    | –                      | –                     | –                    | 0 (0)                |
| 2002                   | XI    | –                     | –      | 100,0  | –      | –                      | –                     | 0,6 (2,5)            | –                    |
| 2002                   | XII   | 75,7                  | 151,0  | 33,5   | 10,0   | 8,7 (0,7)              | 3,0 (0)               | 1,2 (0)              | 0 (0)                |
| 2003                   | I     | –                     | 66,3   | 109,5  | 92,1   | –                      | 1,0 (0)               | 2,0 (1,8)            | 1,5 (0,1)            |
| 2003                   | II    | 137,1                 | 318,7  | 145,0  | 142,4  | 6,8 (0)                | 0,8 (0)               | 1,4 (0,9)            | 0,3 (0)              |
| 2003                   | III   | 9,0                   | 10,6   | 374,5  | 28,0   | 0 (0)                  | 0,9 (0)               | 1,2 (1,3)            | 0 (0)                |
| 2003                   | IV    | –                     | –      | –      | 8,0    | –                      | –                     | –                    | 0 (0)                |
| 2003                   | XI    | –                     | –      | 23,0   | 8,0    | –                      | –                     | 1,3 (0,9)            | 0 (0)                |
| 2003                   | XII   | –                     | 6,3    | 283,5  | 136,4  | –                      | 3,2 (0)               | 2,7 (0,5)            | 0,9 (0)              |
| 2004                   | I     | –                     | 93,0   | 332,5  | 128,0  | –                      | 6,6 (0)               | 11,3 (0,8)           | 0,9 (0)              |
| 2004                   | II    | –                     | –      | 72,5   | 86,3   | –                      | –                     | 2,9 (0,5)            | 1,3 (0)              |
| 2004                   | III   | 143,0                 | 215,8  | 65,4   | 9,0    | 0,8 (1,3)              | 0,1 (0)               | 13,3 (2,1)           | 1,1 (3,3)            |
| 2004                   | IV    | –                     | –      | 38,4   | –      | –                      | –                     | 0 (0,3)              | –                    |
| 2004                   | X     | –                     | –      | 61,0   | –      | –                      | –                     | 0,3 (0,7)            | –                    |
| 2004                   | XI    | –                     | –      | 68,0   | 21,0   | –                      | –                     | 1,6 (1,2)            | 0,9 (0)              |
| 2004                   | XII   | 113,3                 | 209,8  | 12,0   | 69,3   | 5,5 (4,4)              | 0,8 (0,5)             | 8,3 (0)              | 0,3 (0)              |
| 2005                   | I     | –                     | 66,8   | 238,0  | 218,2  | –                      | 2,1 (0,1)             | 4,7 (1,0)            | 0,5 (0)              |
| 2005                   | II    | 176,8                 | 250,7  | 59,0   | 204,1  | 0,7 (1,1)              | 0,5 (1,6)             | 1,4 (0,5)            | 0,2 (0)              |
| 2005                   | III   | –                     | –      | 321,0  | –      | –                      | –                     | 2,1 (0,9)            | –                    |
| 2005                   | IV    | –                     | –      | 133,0  | –      | –                      | –                     | 0,3 (0)              | –                    |
| Всего,<br>км; М<br>± m | X     | 512,0                 | 505,5  | 2939,3 | 267,5  | 3,8±1,0<br>(0,6±0,3)   | 10,0±2,7<br>(0,9±0,3) | 2,9±0,9<br>(1,1±0,5) | 0,9±0,4<br>(0,4±0,3) |
|                        | XI    | 916,8                 | 1287,8 | 4213,7 | 381,5  | 5,0±0,9<br>(0,4±0,2)   | 3,7±0,6<br>(1,1±0,5)  | 5,4±0,8<br>(1,1±0,2) | 0,3±0,1<br>(0,3±0,2) |
|                        | XII   | 3305,0                | 3357,0 | 6382,8 | 898,1  | 5,0±0,6<br>(1,0±0,3)   | 4,2±0,5<br>(0,7±0,3)  | 5,7±0,8<br>(0,8±0,1) | 1,0±0,3<br>(0,4±0,2) |
|                        | I     | 1581,2                | 2335,8 | 5183,9 | 1580,5 | 6,1±0,7<br>(0,3±0,1)   | 4,1±0,7<br>(0,5±0,3)  | 3,9±0,7<br>(0,9±0,1) | 2,1±0,6<br>(0,2±0,3) |
|                        | II    | 3837,0                | 3877,7 | 6160,2 | 2386,7 | 4,8±0,6<br>(0,5±0,2)   | 3,8±0,8<br>(0,3±0,1)  | 3,4±0,5<br>(0,7±0,1) | 1,5±0,3<br>(0,2±0,1) |
|                        | III   | 2305,0                | 2195,4 | 5778,5 | 753,0  | 4,7±0,7<br>(0,4±0,1)   | 1,7±0,5<br>(0,1±0,03) | 3,0±0,6<br>(1,0±0,2) | 0,9±0,2<br>(0,3±0,2) |
|                        | IV    | 266,1                 | 341,0  | 1811,5 | 77,0   | 2,2±0,9 (0)            | 4,4±2,7 (0)           | 1,1±0,2<br>(1,0±0,2) | 1,6±0,9<br>(0,6±0,4) |

Примечание: отсутствие в таблице в порядке следования года или месяца означает, что в это время сбор данных не проводился.

## Динамика показателей плотности населения лося на территории охраняемого природного комплекса Висимского заповедника по данным различных методов учета

А. Г. Маланын

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

Вопрос о замене одного метода учета численности лосей другим стоял уже давно, с начала девяностых годов прошлого века, в связи с резким сокращением кадров лесного отдела — основных учетчиков. Стало невозможным одновременно проводить учеты в заповеднике и охранной зоне. До этого (с 1981 года) на всей территории охраняемого комплекса проводились зимние учеты (Приклонский, 1973) на постоянных и временных маршрутах. С 1987 года на этой же территории автором начаты учеты лося с использованием метода подсчета зимних дефекаций (Юргенсон, 1963; Червонный, 1973). Причем, учетные маршруты по зимним дефекациям проводились в мае-июне и в подавляющем большинстве повторяли зимние, особенно в заповеднике. Указание возможного пути разрешения этой проблемы является целью настоящего сообщения.

Территория охраняемого природного комплекса Висимского заповедника (ОПКВЗ) включала до 2001 года охранную зону — 66,1 тыс. га и заповедник (13,5 тыс. га). Выяснилось, что в условиях ОПКВЗ зимнее распределение лосей довольно неравномерно, что связано, в первую очередь, с различием рельефа и состава древостоя, особенно в заповеднике. В связи с этим обстоятельством мы

условно разделили территорию заповедника и охранной зоны на две части — западную и восточную. Так, в заповеднике это деление совпадает с границей лесничеств, а в охранной зоне — смежных обходов. В охранной зоне имеются большие площади молодняков лиственных пород на вырубках последних 20 лет.

Сбор материала по зимним маршрутным учетам (ЗМУ) и промерам четких следовых отпечатков в бесснежный период (идентификация) осуществлялся сотрудниками заповедника. Отметим, что метод следовых промеров в настоящее время больше используется при учете крупных хищников, в частности, медведя и тигра. Этот метод при относительной не трудоемкости позволяет оценить численность копытных и хищников в бесснежный период, узнать их возрастную структуру, выявить долю относительно оседло живущих животных. Применялся в других заповедниках, например, в Мордовском (Бородина, 1964).

Данные учетов методом ЗМУ и учета по зимним дефекациям в виде показателей плотности (экз. на 1000 га) представлены в таблицах 1 и 2. При этом для анализа нами выбраны 1986–1991 гг., когда материалы по ЗМУ собирались наиболее полно.

Таблица 1

**Динамика плотности населения лося (экз. на 1 тыс. га) на территории охраняемого природного комплекса Висимского заповедника, определенной двумя разными методами в 1986–1991 гг.\***

| Годы  | Место проведения учета |                       |                       |                       |
|-------|------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
|       | Заповедник             |                       | Охранная зона         |                       |
|       | запад                  | восток                | запад                 | восток                |
| 1986  | 5,9 (4,0)              | 3,4 (5,4)             | 3,7 (4,5)             | 3,4 (4,9)             |
| 1987  | 2,5 (11,5)             | 3,7 (3,5)             | 5,1 (3,1)             | 8,3 (1,9)             |
| 1989  | 6,6 (13,6)             | 5,2 (9,5)             | 6,5 (8,4)             | 3,5 (10,0)            |
| 1990  | 6,9 (12,4)             | 2,5 (8,2)             | 5,5 (5,9)             | 1,6 (5,3)             |
| 1991  | 4,0 (8,7)              | 3,2 (5,3)             | 7,8 (9,6)             | 1,0 (6,4)             |
| M ± m | 5,2 ± 0,8 (10,0 ± 1,7) | 3,6 ± 0,4 (6,4 ± 1,1) | 5,7 ± 0,7 (6,3 ± 1,2) | 3,6 ± 1,3 (5,7 ± 1,3) |

*Примечание:* первая цифра — данные по ЗМУ, цифры в скобках обозначают показатели плотности, определенные методом учета зимних дефекаций. Год 1988 пропущен в связи с отсутствием данных по зимним дефекациям. M — средняя арифметическая, m — ошибка средней.

Таблица 2

**Динамика плотности населения лося (экз. на 1 тыс. га) на территории охраняемого природного комплекса Висимского заповедника методом идентификации следовых отпечатков в 1986–1991 гг.**

| Годы  | Место проведения учета |           |               |
|-------|------------------------|-----------|---------------|
|       | Заповедник             |           | Охранная зона |
|       | запад                  | восток    | северо-восток |
| 1986  | 0,3                    | 0,7       | 2,3           |
| 1987  | 1,1                    | 0,5       | 2,0           |
| 1989  | 0,2                    | 2,0       | 2,6           |
| 1990  | 0,2                    | 0,4       | 0,9           |
| 1991  | 0,2                    | 0,3       | 0,1           |
| M ± m | 0,4 ± 0,2              | 0,8 ± 0,3 | 1,6 ± 0,5     |

Сравнительный анализ средних показателей плотностей, определенных разными методами (ЗМУ и зимних дефекаций — ЗД) выявил, что на всей территории заповедника средние показатели плотности, определенные двумя методами достоверно отличались. Так, на западе заповедника средний показатель плотности, определенный методом ЗМУ составлял  $5,2 \pm 0,8$  экз. на 1000 га., а методом зимних дефекаций —  $10,0 \pm 1,7$  ( $t=2,55$ ;  $P=0,05$ ), где  $t$  — критерий различия средних, а  $P$  — уровень их значимости. Соответственно на востоке заповедника аналогичные показатели были такими —  $3,6 \pm 0,4$  и  $6,4 \pm 1,1$  ( $t=2,4$ ;  $P=0,05$ ). Достоверное различие средних показателей плотности, определенных разными методами указывает на невозможность применения одного из них, в качестве альтернативного, в условиях заповедника. Одной из возможных причин этого обстоятельства может являться неравномерное распределение лосей зимой в заповеднике в связи с высокой снежностью.

На всей территории охранной зоны средние показатели плотности, определенные двумя методами достоверно не отличались. Так, на западе охранной зоны средний показатель плотности, определенный методом ЗМУ составлял  $5,7 \pm 0,7$  экз. на 1000 га., а зимних дефекаций —  $6,3 \pm 1,2$ . ( $t=0,4$ ;  $P=0,05$ ). Те же показатели на востоке —  $3,6 \pm 1,3$  и  $5,7 \pm 1,3$  ( $t=1,1$ ;  $P=0,05$ ). Вывод обратный предыдущему. А это значит, что в охранной зоне можно применять метод учета зимних дефекаций, а его результаты сопоставимы с учетными данными ЗМУ. В сравнении с ЗМУ учет зимних дефекаций значительно экономичнее (40 человеко\дней у ЗМУ и 14 — у ЗД), универсальнее — одновременно с плотностью можно установить половозрастную структуру и пищевую нагрузку, поэтому в данной ситуации метод ЗД явно предпочтительнее.

Данные таблицы 2 приведены для сравнения и чтобы показать на возможность такого рода учета в условиях стационарного исследования. Тем не менее, можно отметить на сравнительно

низкую численность лосей в бесснежный период на почти половине территории охраняемого природного комплекса. Такое явление естественно — летом лоси рассеиваются по всей охраняемой территории, а периферийные особи уходят за ее пределы. Этому способствует отсутствие ограничений в корме и передвижении. Можно так же отметить, что в бесснежный период северо-восточная часть территории охранной зоны достоверно предпочтительней для лосей (здесь их больше), чем запад заповедника, несмотря на относительно большую беспокойность, выраженную через хозяйственную деятельность человека. Так, средний показатель плотности здесь составлял  $1,6 \pm 0,5$  экз. на 1000 га, а на западе заповедника  $0,4 \pm 0,2$  ( $t=2,2$ ;  $P=0,05$ ).

В заключение отметим, что метод учета зимних дефекаций может быть альтернативным ЗМУ, но только для территории охранной зоны. Плотность лосей в бесснежный период заметно меньше таковой зимой. В бесснежный период лосей больше в северо-восточной части территории охранной зоны, чем на западе заповедника.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бородин М. Н. О численности и размещении лося в северо-западной части Мордовии в связи с необходимостью упорядочения его охраны и промысла // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Сидовича. Вып. 2. — Саранск, 1964. С. 51–52.
- Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. Вып. 9. — Рязань, 1973. С. 35–62.
- Червонный В. В. Учет численности лосей по зимним экскрементам // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Труды Окского государственного заповедника. Вып. 9. — Рязань, 1973. С. 104–111.
- Юргенсон П. Б. Учет зимнего пребывания лосей в лесных угодьях средней полосы // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. — М.: Изд. АН СССР, 1963. С. 118–124.



## О гибели лосей от браконьеров и волков на территории охраняемого природного комплекса Висимского заповедника

А. Г. Маланьин

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

Один довольно опытный нижнетагильский охотовед в начале восьмидесятых годов прошлого века утверждал, что процент отхода лосей от браконьеров и волков в охотхозяйствах примерно одинаков. Тогда мне это утверждение показалось сомнительным, тем более, что оно не было подкреплено цифровыми выкладками. Теперь представилась возможность более аргументировано подойти к этому вопросу.

Известно, что постоянными ведущими факторами в гибели лосей в охотничьих угодьях являются хищники, главным образом волк и различная охота, в том числе браконьерская (Глушков, 2002). Так, по данным, которые приводит этот автор, собранным из всех регионов России в 1986–1987 гг., из 1585 погибших лосей, жертвами волков стали 33,1%, а браконьеров — 32,6%, помимо того 16,8% были подранками. В этой же работе, по данным М. Д. Перовского, на территории РСФСР в 1980–1982 гг. из 11797 лосей, причины гибели которых удалось установить, от волков погибло примерно 21,8%, а от браконьеров — 28,9%. Обсуждая достоверность полученных данных, этот автор предположил, что доля погибших от браконьерства лосей занижена и фактически составляет около 37% от всей гибели. На охраняемых территориях (заповедники, национальные парки, долговременные заказники), в естественных условиях, доля лосей — жертв волков должна достоверно превышать браконьерскую. Так ли это происходит, рассмотрим на примере охраняемого природного комплекса Висимского заповедника (ОПКВЗ), включающего как территорию заповедника, так и его охранную зону (суммированная площадь — 79,6 тыс. га).

ОПКВЗ расположен в Свердловской области, на землях муниципальных образований «Пригородный район», «Город Кировград» и «Город Верхний Тагил». По лесорастительному районированию эта территория относится к южно-таежному округу Средне-Уральской лесной провинции. Территория ОПКВЗ примерно на 90% покрыта лесами, преимущественно производными, находящимися на различных стадиях восстановительных сукцессий после рубок разных лет.

При рассмотрении материала мы делили всю охраняемую территорию на две части (западную и восточную). Но это деление довольно условно, особенно в охранной зоне. Это продиктовано, прежде всего, неравномерностью зимнего распределения лосей и волков, что связано с особенностями рельефа и их биотопической приуроченностью. Так, западная часть заповедника и охранной зоны

(в сумме 47,1 тыс. га) сравнительно более равнинная по отношению к восточной. Абсолютные высоты здесь редко превышают 500 метров над у. м. Напротив, восточная (в сумме 32,5 тыс. га) — более возвышенная. Абсолютные высоты здесь достигают 700 и более метров над у. м. Древесная растительность тоже отличается. На западе заповедника и охранной зоны преобладают лиственные и смешанные леса, а на востоке — преимущественно пихтово-еловые.

Исследованиями охвачен период с 1975 по 2005 гг. Около 90% от всех случаев регистраций (n=562) гибели лосей приходилось на период с сентября по апрель. Общее число лосей-жертв, причинами гибели которых являлись волки и браконьеры, в этот период составляло 312 (73,1%) от всех регистраций (n=427). Проведен сравнительный и корреляционный анализ средних по пятилеткам показателей численности лося и волка, а так же относительных данных по отходу в % лосино-го поголовья от браконьеров и волков (таблица). Основой расчета отхода служат данные по интенсивности гибели лосей — числу обнаруженных останков на 1000 га, приходящихся на одного наблюдателя. Регистрация останков лосей осуществлялась сотрудниками заповедника, в основном из отдела охраны и в большинстве своем носила случайный характер. В среднем за все годы в период с сентября по апрель на территории ОПКВЗ обнаруживалось по 1,3 останков лосей на одного наблюдателя. Так как в первые десять лет наблюдений штат сотрудников заповедника был примерно в два раза выше, чем в остальные годы, то абсолютные данные по числу зарегистрированных случаев гибели лосей в эти периоды несравнимы. Поэтому мы провели перерасчет фактических данных в относительные (на одного наблюдателя). Отсутствие регистраций по некоторым годам заменены средними данными той пятилетки, в которую этот год входил. Все показатели интенсивности гибели лосей были увеличены нами в 10 раз, исходя из того, что процент обнаружения останков составляет 10–30% от общей смертности (Банников, Жирнов, 1967; цит. по Глушкову, 2002). То есть мы использовали нижний предел обнаружения останков (10%).

При определении численности лося использовались пересчетные коэффициенты из областной Службы госохотнадзора. С определением численности волка были сложности. Известно, что данные зимнего маршрутного учета (ЗМУ) — основного метода при определении численности

ти основных промысловых животных, как правило, дают заниженные результаты (Русанов, 1986). В связи с этим, мы считаем, что численность волка во второй пятилетке явно превосходила таковую по другим, хотя цифрового выражения в данных ЗМУ не нашла. Дело в том, что с волком в это время повсеместно и довольно интенсивно проводились регуляционные мероприятия, в том числе и на территории охранной зоны (в 1984 году — на пике регуляции, было убито 12 хищников, а за все годы, вплоть до 1991 года — более 50 экз. Поэтому численность волка определялась, в большинстве случаев, методом идентификации (Данилов и др., 1979) его четких следовых промеров, по аналогии с медвежьими, а там, где этих данных не хватало — брались средние показатели за пятилетку. В период с 1986 по 1993 гг. на территории охранной зоны также проводилась регуляция численности лося. Всего было добыто 143 лося (10–32 экз. за сезон), но последствий регуляции, т.е. достоверного и устойчивого снижения поголовья не выявлено. Рас-

чет отхода лосей от волков проводился с использованием двух методик. Первая — по аналогии с расчетами отхода от браконьеров, вторая — с использованием данных многосуточных троплений волков на Южном Урале, в районе Башкирского заповедника (Гордиук, 2002). Под достоверным различием средних по t-критерию Стьюдента принимался 95 % уровень значимости (Лакин, 1980).

Смертность копытных зависит от многих факторов. Подробнее остановимся лишь на двух из них, но ведущих — естественном (от волков) и антропогенном (от браконьеров). Отметим, что средняя многолетняя доля от всех обнаруженных ( $n=427$ ) лосей-жертв волков (60,2%) на всей территории ОПКВЗ превышает браконьерскую (30%). Подобные данные нередко приводятся в различных источниках, но так ли они объективны? В представленном материале имеется возможность более детально рассмотреть причины динамики отхода лосей (таблица).

Таблица

**Многолетняя динамика смертности лося от естественных и антропогенных факторов в различных частях охраняемого комплекса Висимского заповедника**

| Годы    | Усредненная численность, экз. |        |         |         | Расчетный % отхода лосей |          |                                      |          |   |          |
|---------|-------------------------------|--------|---------|---------|--------------------------|----------|--------------------------------------|----------|---|----------|
|         | лось                          |        | волк    |         | от браконьеров           |          | от волков<br>(по данным<br>о гибели) |          | от волков<br>(с учетом данных<br>Н. М. Гордиюка)* |          |
|         | запад                         | восток | запад   | восток  | запад                    | восток   | запад                                | восток   | запад   | восток   |
| 1975–80 | 73±14                         | 54±12  | 4,4±1,0 | 1,8±0,6 | 2,5±0,9                  | 14,3±4,2 | 3,4±0,8                              | 11,8±0,9 | 11,8±0,9  | 7,6±2,0  |
| 1980–85 | 131±13                        | 91±13  | 7,4±1,7 | 4,2±1,0 | 0,8±0,2                  | 3,2±0,9  | 3,0±0,9                              | 12,2±7,0 | 12,2±3,7  | 9,6±1,7  |
| 1985–90 | 213±39                        | 122±29 | 6,2±0,6 | 2,8±0,7 | 0,7±0,2                  | 1,8±0,6  | 1,8±0,6                              | 7,0±2,3  | 7,5±2,6   | 5,5±1,6  |
| 1990–95 | 205±31                        | 113±18 | 4,4±0,9 | 3,2±0,5 | 1,5±0,4                  | 4,4±1,2  | 3,0±0,5                              | 5,4±2,4  | 4,9±1,3   | 6,4±1,8  |
| 1995–20 | 111±16                        | 59±6   | 5,6±0,8 | 3,8±0,6 | 9,1±0,8                  | 15,1±2,5 | 7,6±2,4                              | 13,1±2,2 | 10,3±1,2  | 12,8±1,4 |
| 2000–05 | 154±41                        | 38±5   | 8,2±0,8 | 3,2±0,7 | 9,6±1,9                  | 25,9±7,7 | 6,8±1,7                              | 11,4±2,7 | 13,3±2,8  | 17,1±3,5 |
| Средний | 148±22                        | 80±14  | 6,0±0,6 | 3,2±0,3 | 4,0±1,7                  | 10,8±3,8 | 4,3±1,0                              | 10,2±1,3 | 10,0±1,3  | 9,8±1,8  |

\* — для расчетов использованы данные Н. М. Гордиюка (2002) по среднему количеству съедаемого волками за сутки лосиного мяса.

В результате сравнительного анализа можно отметить, что численность лося повсеместно в первые 10 лет характеризовалась ростом, во вторые — стабилизацией, в третьей — спадом. При сравнении средних пятилетних показателей плотности выяснилось, что поголовье лося было относительно равномерно распределено по территории ОПКВЗ. Такое распределение закономерно не наблюдалось в отдельно взятые месяцы.

За первые 10 лет наблюдений повсеместно отмечался рост, затем относительная стабилизация средних сезонных показателей волка. В 1990–1995 гг. отмечена тенденция спада численности в западной части ОПКВЗ, продолжающаяся и по настоящее время. Распределение волка за весь период исследований было неравномерным — в западной части ОПКВЗ, средние многолетние показатели плотности достоверно были

выше, чем в восточной. В последнюю пятилетку обнаружен рост плотности волка на западе ОПКВЗ — средние сезонные показатели достоверно отличались от восточных.

В ходе анализа динамики процентного отхода лосей от браконьеров было отмечено сравнительное и повсеместное понижение его во второй и третьей пятилетках и рост в последующих, несколько стабилизирующиеся на западе и продолжающаяся на востоке охранной зоны. Отмечено, что восток охранной зоны весь период исследований достоверно отличался от запада более высокой интенсивностью браконьерства, вероятно в силу более близкого расположения к крупным населенным пунктам — ближайшая деревня Карпушиха находится в 2 км. от восточной границы охранной зоны. Тем не менее, мы сомневаемся в факте различия долей отхода лосей от браконьерства между востоком

и западом охранной зоны. Косвенно наши сомнения подтверждают слишком высокие корреляционные связи ( $r=0,98$ ) между показателями отхода лосей от браконьеров и волков, а так же, отходом лосей от браконьеров между западом и востоком ( $r=0,88$ ). Интересно, что расчетные показатели отхода лосей от волков (по аналогии от браконьеров) в западной части охранной зоны были явно занижены в период с 1980 по 1995 гг., так как плотность волка на западе ОПКВЗ, особенно в начальном этапе этого периода, была значительно выше, чем в последующие. Факт снижения показателей подтвердился расчетом отхода лосей от волков, который учитывал сведения Н. М. Гордиюка (2002).

По нашему мнению, здесь всегда было меньше наблюдений при худшем качестве, что связано со сравнительно большей текучестью кадров и утратой преемственности наблюдений, а также с относительно большими площадями угодий на западе охранной зоны. Примерно 30 % охранной зоны (ее крайняя западная часть) в 90-е годы посещалось и продолжает посещаться в настоящее время неежегодно. Все это отразилось на точности определения средних сезонных показателей на западе ОПКВЗ, особенно при экстраполяции данных. Напротив, в восточной части ОПКВЗ во всех пятилетках достоверных различий между средними показателями отхода лосей от волков, определенных первым и вторым методами не было. Коллектив наблюдателей здесь давно сложился и не менялся все эти годы.

Таким образом, мы больше склонны считать, что в период с 1980 по 1995 гг. показатели отхода лосей от браконьеров на западе ОПКВЗ были занижены и не уступали аналогичным на востоке. В заповеднике (на всей территории в границах до 2000 года — 13,5 тыс. га) за все годы исследований случаев гибели лосей от браконьеров не обнаружено. Выяснилось, что средняя сезонная доля отхода лосей от браконьеров на всей территории охранной зоны составляла около 10 %.

Расчет отхода лосей от волков проводился двумя методами. Первый заключался в использовании только сведений об обнаружении останков лосей, погибших от волка. Но предпочтение отдано второму, где для расчетов использовались данные по количеству съеданного волками лосиного мяса, полученные в результате многомесячных троплений волков в Башкири (Гордиук, 2002). Это, конечно, не означает, что первый метод совсем не пригоден для расчета. Тем не менее, мы считаем, что в течение четырех пятилеток из шести, данные об отходе лосей только по данным регистрации их гибели в результате деятельности волков на западе ОПКВЗ занижены и не соответствовали численности обитающих там хищников.

В результате анализа выяснилось, что отход лосей от волков (с учетом съеданой ими лосятины) был повсеместно и относительно стабилен

в течение всего периода исследований и в среднем за сезон составлял около 10 %.

Теперь можно сделать приблизительный расчет сезонной динамики отхода лосей на охраняемой территории. Так, если средний многолетний прирост поголовья лосей составлял  $4,0 \pm 0,6$  % при общей смертности, включая лето — около 22 %, то итоговый сезонный отход составил 18 %. При такой доле отхода поголовье лосей может даже расти, пусть и медленно. В нашем случае оно продолжало снижаться, и, следовательно, действует еще другой значимый фактор. Мы этим фактором предлагаем считать мозаичность угодий после масштабного ветровала на территории ОПКВЗ в 1995 г. и пожара в заповеднике в 1998 г. (Маланин, 2005). Однако обсуждение их влияния выходит за рамки темы настоящего сообщения. Отметим лишь, что мозаичность угодий некоторыми авторами признается ведущим фактором, влияющим на распределение лосей в Свердловской области (Корытин, Погодин, 2002). Другой возможный фактор — сезонные кочевки, обычно происходящие в октябре и апреле, связанные со сменой кормовых станций. В нашем материале этот фактор своего отражения не нашел из-за относительно низкого объема учетных данных. В последние 12 лет в эти месяцы, в ряду средних сезонных показателей они полностью отсутствуют. Возможно, это связано с глобальными изменениями климата. Можно проверить наши расчеты. Считается, что разница между показателями среднего количества сеголеток и средним приростом популяции характеризует естественную смертность (Родиков, 1979). В нашем случае средняя многолетняя доля сеголеток по данным встреч особей и их следов составила  $19,7 \pm 2,4$  %, следовательно естественная смертность — 15,7 %. Получилась доля близкая к рассчитанной ранее (18 %) и повода для сомнений в качестве выше приведенных данных, даже с учетом наших допущений, нет. Таким образом, получилось, что охотовед был недалек от истины — жертвы лосей от волков и браконьеров вполне сопоставимы. Только мы считаем, что в охотничьих угодьях, доля отхода лосей от браконьеров всегда достоверно выше, чем от волков при существующей их численности. Попытку опровергнуть наше мнение может любой охотовед, располагающий подобным (надеюсь, лучшим) материалом.

В заключение вернемся к уже упоминавшимся и формально полученным средним многолетним долям отхода лосей от волков (60,2 %) и от браконьеров (30 %) на территории ОПКВЗ. По этим данным можно сделать лишь один вывод — раз доля отхода лосей от волков достоверно различается от «браконьерской», то (иными словами) естественная гибель преобладает над антропогенной. Это является косвенным признаком эффективности действий службы охраны, а раз так, то в ОПКВЗ все должно быть благополучно!

Однако после проведенного анализа (с учетом качества и полноты собранного материала) мы можем утверждать, что количество лосей обнаруженных погибших от браконьеров и волков было почти равным. Итак, малочисленными и непостоянными наблюдателями заповедника существенно недоучитываются добытые браконьерами лоси (особенно на западе ОПКВЗ), чего не было бы при достаточном и квалифицированном штате охраны. На нашем примере еще раз убеждаешься — как важно иметь методически корректно собранные материалы, и как можно ошибиться в выводах, если с различных территорий и в разные периоды представлены разные по объему и качеству данные.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гордиук Н. М. Взаимоотношения копытных животных и крупных хищников Южного Урала. — Миасс: Геотур, 2002. 477 с.
- Глушков В. М. Лось. Экология и управление популяциями. — Киров, 2001. С. 52–55.
- Данилов П. И.; Русаков О. С.; Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. — Л., 1979. С. 8–10.
- Корытин Н. С.; Погодин Н. Л. Пространственное размещение лосей в Свердловской области и факторы, его определяющие // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28–31 мая 2002). — Киров, 2002. С. 276–278.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биологич. спец. вузов — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Высшая школа, 1980. С. 97–107.
- Маланьин А. Г. Влияние некоторых факторов на относительные оценки обилия лосей в условиях Висимского заповедника. // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России. Мат. научно-практической конференции, посвященной 70-летию Окского государственного природного заповедника) // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 24. — Рязань: 2005. С. 575–580.
- Родиков В. В. О размножении и составе популяции выдры // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы всесоюзного совещания. — М.: Наука 1979. С. 339–340.
- Русанов Я. С. Ошибки маршрутного учета // Охота и охотничье хозяйство. № 12. С. 6–7.

## Инвазийные виды млекопитающих Висимского заповедника

Ю. Ф. Марин

Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

Участники «Круглого стола» по проблеме «Экологическая безопасность и инвазии чужеродных видов», организованного в рамках Всероссийской конференции по экологической безопасности (Москва, 4–5 июня 2002 г.) решили, что проблему биологических инвазий чужеродных видов на территорию РФ следует признать одним из важнейших аспектов обеспечения экологической безопасности страны на современном этапе, и, что для решения данной проблемы необходимо создать Национальную Программу и Межведомственную Комиссию по биологическим инвазиям (Сайт: [www.zin.ru](http://www.zin.ru)). Обсуждение теоретических и практических проблем, связанных с биологическими инвазиями чужеродных видов велось также на двух научных симпозиумах «Чужеродные виды в Голарктике» в 2001 и в 2005 гг.

В соответствии с Национальной Стратегией сохранения биоразнообразия акклиматизация, интродукция чужеродных видов и саморасселение инвазийных видов называются также и среди основных угроз для видового разнообразия России (раздел 5.2.1.1.).

Общеввропейской стратегией в области биологического и ландшафтного разнообразия, принятой

на Четвертой межправительственной конференции «Биоразнообразие в Европе» (секция «Инвазийные чужеродные виды», февраль 2006 года), признается, что в Европе инвазийные виды представляют угрозу для многих неблагополучных видов (таких как европейская норка, которую вытесняет американская норка). Там же предлагается комплекс мер, предназначенных для совместных действий в этой области (Сайт ЦОДП — [www.biodiversity.ru](http://www.biodiversity.ru)).

Одним из разделов Программы МСОП по сохранению видов, в первую очередь редких, является предотвращение деградации коренного биоразнообразия вследствие внедрения инвазийных чужеродных видов. Предлагается осуществлять мониторинг и анализ таких лимитирующих факторов, как воздействие инвазийных чужеродных видов, а также создавать соответствующие базы данных (Кревер, 2006).

Важность этой проблемы отражена в федеральной целевой научно-технической программе «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники на 2002–2006 годы», в рамках которой был объявлен открытый конкурс на выполнение в 2005–2006 годах



работ и проектов по приоритетному направлению «Рациональное природопользование» (раздел «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов»). Целью такой работы должна стать разработка технологий прогнозирования и контроля распространения чужеродных видов и генетически модифицированных организмов на территории Российской Федерации, выявление основных транзитных путей, а также оценка риска инвазий в естественные и искусственные экосистемы. При этом разработки должны быть основаны на единой технологической платформе — использовании современных методов мониторинга инвазийного процесса; современном программном обеспечении и методах биоинформатики, что должно обеспечить оперативное предоставление данных по контролю чужеродных организмов контролирующим органам. Получение информации о чужеродных (инвазийных) видах должно обеспечить исполнение международных обязательств Российской Федерации по «Конвенции ООН о биологическом разнообразии». Соблюдение этой конвенции и международных правил контроля чужеродных видов является необходимым условием при вступлении в ВТО. По нашему мнению участие заповедников в таких проектах обязательно.

Специфической группой среди инвазийных видов млекопитающих являются синантропные грызуны (Хляп и др., 2003; сайт ИПЭЭ РАН — [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru)). Одной из основных характеристик инвазийных видов является стремительное расширение ареала, что присуще и синантропным грызунам — серой крысе и домовая мышь, которые обычно не влияют на функционирование природных экосистем, поскольку они существуют вблизи человека. Однако их воздействие на биоту природных экосистем может быть аналогично описанному для типичных инвазийных видов, которые наносят огромный урон природным сообществам и отдельным видам диких животных.

Проблема инвазийных видов может стать актуальной и для Висимского заповедника, поскольку он находится на Среднем Урале — в сильно индустриализованном регионе. Заповедник расположен на западном склоне Уральского хребта на расстоянии 10–15 км от ближайших городов (Верхний Тагил и Кировград), находящихся к востоку от хребта и в 1 км от заброшенной дер. Б. Галашки. Эта деревня находится в центре охранной зоны и к настоящему времени является труднодоступным дачным поселком. В ней сейчас проживает два постоянных жителя, которые в незначительных масштабах ведут откорм скота. В 15 км от заповедника и более, за пределами охранной зоны располагается также несколько небольших поселков. В охранной зоне сельскохозяйственная деятельность и охотничье хозяйство не ведутся, но в небольших масштабах продолжается вырубка

леса. Современная площадь заповедника 33.5 тыс. га (в том числе 7550 га приходится на биосферный полигон), а охранной (буферной) зоны — 46.1 тыс. га. В заповеднике поселков и жилых кордонов нет, хозяйственная деятельность не ведется, акклиматизация и реакклиматизация не проводились.

В Висимском заповеднике в разное время было зарегистрировано нахождение 55 видов млекопитающих, из них 49 считается обитающими в настоящее время (Марин, Маланьин, 2003). Среди млекопитающих инвазийными видами, чуждыми для аборигенной фауны, мы предлагаем считать 10 видов, относя к ним синантропных, а также акклиматизированных на сопредельных территориях или самостоятельно проникающих на территорию заповедника и в его охранную зону.

#### **Синантропные инвазийные виды.**

*Cricetus cricetus* (L.) — Обыкновенный хомяк. В период активной сельскохозяйственной деятельности отмечался в дер. Б. Галашки (Марвин, 1959) вблизи современной территории заповедника. По сведениям, поступившим от В. Н. Большакова и Е. С. Некрасова, в конце семидесятых годов прошлого века ими была встречена нора хомяка рядом с временным научным стационаром на небольшой лесной поляне среди массива пихтово-елового леса. В настоящее время отсутствует как в заповеднике, так и в охранной зоне.

*Mus musculus* L. — Домовая мышь. В окружающих городах и поселках обитает постоянно. Ранее отмечалась в дер. Б. Галашки (Марвин, 1959). По нашим наблюдениям с 1982 г. домовая мышь здесь встречается единично и крайне редко. В заповеднике встречи этого вида не зарегистрированы.

*Rattus norvegicus* (Berk.) — Серая крыса. В городах и поселках вокруг заповедника, а также в дер. Б. Галашки обитает постоянно. На территории заповедника регистрировалась с 1975 по 1978 гг. в зимовьях, как летом, так и осенью. Летом 1989 г. на лесной тропе в массиве первобытного пихтово-елового леса нами был встречен труп крысы. Более поздних встреч не отмечено.

#### **Акклиматизированные инвазийные виды.**

*Ondatra zibethicus* (L.) — Ондатра. После широкой акклиматизации по сообщениям местных жителей, ондатра, была многочисленной в шестидесятые годы прошлого века еще до восстановления заповедника в 1971 г. как вблизи пос. Висим (за пределами охранной зоны в 25 км от заповедника), так и вблизи дер. Б. Галашки. В заповеднике и охранной зоне начиная с 1975 г. фиксировались крайне редкие факты встреч ондатры на реках и ручьях, преимущественно в западном низкором районе.

*Nyctereutes procionoides* (Gray) — Енотовидная собака. В охранной зоне впервые была зарегист-



рирована в августе 1983 г., а в заповеднике — в декабре 1988 г. Нечастые встречи отмечались и позднее.

*Mustela vison* Schreb. — Американская норка. Встречается постоянно по всем рекам и ручьям заповедника и охранной зоны. Число встреч в последние годы сокращается. Специальных учетов норки не проводится. Аборигенная европейская норка отсутствует в заповеднике и охранной зоне, по крайней мере, с середины семидесятых годов 20 века.

*Castor fiber* L. — Обыкновенный бобр. Исторически в нашем регионе аборигенный бобр обитал ранее в 17–18 веках, поскольку об этом говорят сохранившиеся с тех пор географические названия рек и поселков. Активная акклиматизация бобра из европейской части России и Белоруссии в Свердловской области в пятидесятые–шестидесятые годы прошлого века привела к тому, что он проник и в заповедник с запада по р. Сулем. В охранной зоне отмечен впервые в 1975 г., а в заповеднике в 1979 г. Заселил все пригодные реки и ручьи по всей территории. Селится в основном в норах. Реже строит хатки и полухатки. Численность невысокая — число известных жилых поселений в последние годы не превышает двадцати.

#### Естественно расселяющиеся инвазийные виды.

*Lepus europeus* Pall. — Заяц-русак. В тридцатые годы в довоенный период в районе Висимского заповедника ежегодно добывалось несколько экземпляров этого вида (Марвин, 1948). По нашему мнению такие факты говорят о значительной освоенности в прошлом территории охранной зоны в результате интенсивной хозяйственной деятельности многочисленного тогда местного населения, которая способствовала расселению этого вида с юга на север. С тех пор и по настоящее время фактов проникновения русака на территорию охранной зоны и заповедника не зафиксировано.

*Mustela putorius* L. — Лесной (черный) хорек. Известен случай отлова хорька в конце 19 века на территории современной охранной зоны (Марвин, 1948). Как и предыдущий вид проник сюда с юга. В настоящее время сведений о присутствии этого вида нет.

*Sus scrofa* L. — Кабан. Впервые отмечен в западной части заповедника в октябре 1979 г. В 1985–1989 гг. в заповеднике и охранной зоне ежегодно регистрировалось около десятка встреч кабанов и их

следов. Позднее число встреч несколько сократилось. Большая часть встреч приурочена к осени. Известны случаи перезимовок кабана. О размножении этого вида на охраняемой территории сведений нет.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Синантропные виды (домовая мышь, обыкновенный хомяк и серая крыса) не смогли натурализоваться в Висимском заповеднике. Среди акклиматизированных и реакклиматизированных в регионе видов млекопитающих американская норка и обыкновенный бобр играют заметную роль в биоценозах заповедника, а ондатра и енотовидная собака — лишь второстепенную. Из естественно расселяющихся видов лишь кабан периодически встречается (и иногда перезимовывает) на охраняемой территории, а заяц-русак и лесной хорек встречались лишь в конце 19-го — первой половине 20-го века.

Таким образом, степень освоенности инвазийными видами территории Висимского заповедника в целом следует признать незначительной, и особой угрозы с их стороны для аборигенных видов нет. Исключение составляет американская норка, которая вытеснила в нашем регионе менее экологически пластичную европейскую норку.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Кревер О. Н. Редкие виды — в фокусе внимания Представительства МСОП для России и стран СНГ // МСОП (Сайт — [www.nsu.ru](http://www.nsu.ru)).
- Марвин М. Я. Промысловые звери Висимского государственного заповедника. — Свердловск, УрГУ, 1948. 14 с. Ручкопись.
- Марвин М. Я. Материалы по мышевидным грызунам Висимского района Свердловской области // Ученые записки УрГУ, вып. 31, биологический. — Свердловск, 1959. С. 74–89.
- Марин Ю. Ф., Маланьин А. Г. Млекопитающие // Позвоночные животные Висимского заповедника. Серия «Флора и фауна заповедников», вып. 104. — М., 2003. С. 40–49.
- Хляп Л. А., Кучерук В. В., Варшавский А. А., Тупикова Н. В. Синантропные грызуны — особая группа инвазийных видов // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Материалы Международного совещания. 6–7 февраля 2003 г. — М., 2003. (Сайт ИПЭЭ РАН — [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru)).

## Вклад Висимского заповедника в изучение видов, включенных в Красную книгу Свердловской области. Позвоночные животные

Ю. Ф. Марин

*Висимский государственный природный заповедник, marin@002.ru*

Охрана природы, в том числе территориальные формы охраны биологических ресурсов и биологического разнообразия, являются составной частью обеспечения национальной безопасности и устойчивого развития общества. В связи с этим еще более важными становятся задачи, возложенные на заповедники России — охранять и изучать природные комплексы, являющиеся эталонными для своих регионов. Охрана и изучение редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений, грибов и животных является одним из важнейших компонентов сохранения и изучения биологического разнообразия. Решение всех этих задач наиболее строго и в полной мере обеспечиваются лишь на таких особо охраняемых природных территориях, каковыми являются заповедники.

Уже со времени выхода в свет Красных книг СССР (Том 1 и 2; 1984) и РСФСР (Животные ..., 1983; Растения ..., 1988), а также научного издания (Горчаковский, Шурова, 1982) в Висимском заповеднике велись исследования по выявлению, изучению состояния и картированию популяций редких видов растений, которые были частью выполнявшихся ежегодно программ Летописи природы и специальных тем (Марина, 1985, 1987, 1992а, 1992б, 1994). Сбор материалов по редким видам животных был скорее полупутным.

В Красной книге Среднего Урала для Свердловской и Пермской областей (Красная книга..., 1996) была слабо отражена роль системы особо охраняемых природных территорий в сохранении редких и находящихся под угрозой исчезновения видов дикой флоры и фауны. В 1997 году коллективом научного отдела заповедника была выполнена тема: «Виды из Красной Книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника» (Кировград, 1997. Рукопись). Необходимость проработки этой темы диктовалась также тем, что особое положение заповедника в системе сохранения редких видов в области периодически требует приведения в известность имеющихся фактов, их систематизации и анализа. Сотрудниками были проведены дополнительные полевые работы, упорядочены имеющиеся архи-

вы, подготовлены видовые очерки по редким видам растений и животных, встреченным на территории заповедника и его охранной зоны. Созданы компьютерные базы данных по редким видам растений и животных. В отчет включены Кадастры и схемы местонахождений редких видов, предложения для очередного издания региональной Красной книги Свердловской области. Подготовлен ряд тезисов на научную конференцию по редким видам, организованную Пермским университетом и Пермской облкомприродой (Ларин, 1997; Маланьин, 1997; Марин, 1997; Марина, 1997а; Марин, Марина, 1997; Ухова, 1997), а также на конференцию в Воронежском заповеднике (Марина, 1997б). Выполненная работа помогла корректнее отразить роль Висимского заповедника в охране этих видов на территории региона и реально оценить состояние популяций этих видов в заповедных условиях, где отсутствуют или сведены к минимуму антропогенные факторы, которые зачастую являются определяющими в исчезновении тех или иных видов из флоры и фауны региона.

Первичные данные и отчеты о проводящемся в течение трех десятилетий локальном экологическом мониторинге особо охраняемой (заповедной) территории по программе Летописи природы позволяют продолжить наполнение фактическим материалом баз данных по распространению и экологии редких видов животных, растений и грибов для включения в Красную книгу всех уровней. Полученные материалы позволят более качественно и обоснованно готовить рекомендации по их охране, а также по организации мониторинга состояния популяций охраняемых видов.

Настоящее сообщение подготовлено на основе немногочисленных сведений о редких видах позвоночных животных Висимского заповедника, в том числе из опубликованных ранее работ (Марин, Маланьин 2003 а, б.; Ларин, Ливанов, 2003) для их учета в рабочих документах Росприроднадзора МПР России, а также для подготовки очередного издания Красной книги Свердловской области.

По Постановлению Правительства Свердловской области от 23.03.2006 г. № 259-ПП определен новый список животных, растений и грибов, подлежащих особой охране в нашей области, дополни-

тельно к вошедшим в Красную Книгу РФ. Имеющиеся у нас данные могут быть полезными для оценки состояния особо охраняемых видов животных в Свердловской области.

**СПИСОК ПОЗВОНОЧНЫХ ВИСИМСКОГО  
ЗАПОВЕДНИКА,  
ВКЛЮЧЕННЫХ В КРАСНУЮ КНИГУ  
СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ**  
(По Постановлению Правительства Свердловской  
области от 23.03.2006 г. № 259-ПП)

**Раздел I. Млекопитающие. 8 видов.**

1. *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) — Северный олень. В настоящее время на охраняемой территории не обитает. Последние сведения о пребывании оленя на Среднем Урале относятся к началу 20-го столетия (Марвин; рукопись, 1948). В речных отложениях р. Сулем госинспектором Н. И. Аликиным в 1996 г. найдены остатки рога северного оленя.
2. *Pteromys volans* (Linnaeus, 1758) — Летяга. Редка. Встречается преимущественно в восточной части заповедника и в приводораздельных лесах в восточной части охранной зоны.
3. *Myotis dasycneme* (Voie, 1825) — Прудовая ночница. Найдена погибшей в охранной зоне в дер. Большие Галашки в сентябре 1996 г.
4. *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) — Бурый ушан. Упомянут (Марвин, 1977) как возможный для обитания вид. Один экземпляр отловлен в окрестностях г. Верхний Тагил вблизи охранной зоны в 1986 г.
5. *Eptesicus nilsoni* (Keyserling et Blasius, 1839) — Северный кожанок. Отмечен впервые в 1948–1949 гг. как обычный вид (Марвин, 1969, 1977). Встречается регулярно в летний период.
6. *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) — Выдра. Малочисленна. Встречалась по всем речкам заповедника и охранной зоны. К настоящему моменту в картотеке встреч имеется 134 карточки по выдре, начиная с 1974 года. Динамика числа встреч выдры и ее следов, зарегистрированных наблюдателями заповедника (в том числе в охранной зоне) по пятилетиям (рис. 1), свидетельствует об относительно более высокой ее численности в семидесятые-восьмидесятые годы прошлого века, по сравнению с девяностыми годами и началом нынешнего века. В год массового вывала леса (1995 г.) и в следующий за ним год (1996 г.) выдра не регистрировалась вовсе, что связано как с резким ухудшением условий обитания этого вида, так и с тем, что наблюдатели часто не имели возможности попасть на территорию. Специальных учетов выдры не проводилось.
7. *Erinaceus europaeus* (Linnaeus, 1758) — Обыкновенный еж. Редкий и малочисленный вид.

Всего известно 10 встреч, из них 4 в заповеднике (как в горной, так и в равнинной его части — 18.08.1984 г., 4.09.1985 г., 20.04.1986 г., 13.08.1986 г.). Большая часть встреч относится к хребтовой части в охранной зоне и к восточному макросклону Уральского хребта (в наиболее теплообеспеченных экотопах).

8. *Mustera lutreola* (Linnaeus, 1758) — Европейская норка. Ранее отмечалась как редкий вид, встречающийся по р. Сулем (Марвин, 1977). В настоящее время европейской норки на территории охраняемого комплекса нет, поскольку она замещена американской норкой.

**Раздел II. Птицы (по работе — Ларин, Ливанов, 2003). 10 видов.**

9. *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758) — Лебедь-кликун. Пролетный редкий вид. Отмечен Н. И. Аликиным на весенней миграции в 1993 г. — 4 особи и в 1996 г. — 2 особи на ложе Сулемского водохранилища.
10. *Pernis apivorus* (Linnaeus, 1758) — Обыкновенный осоед. Вероятно гнездится. Очень редкий вид. В 1948 г. отмечен на гнездовании (Данилов, 1969). Наблюдался в гнездовой период 1989 г. в районе «Точильной горки» (кв. 39).
11. *Aquila clanga* (Pallas, 1811) — Большой подорлик. Пролетный вид. Отмечен весной: в 1984 г. в первой половине мая на суходольных лугах и в небольших перелесках в пределах охранной зоны. В 1948 г. Н. Н. Данилов отметил на р. Вологовке (менее 10 км от охранной зоны) одну птицу, которую преследовали канюки.
12. *Falco vespertinus* (Linnaeus, 1766) — Кобчик. Гнездящийся редкий, в некоторые годы обычный вид. В гнездовой период отмечен четыре раза: Н. Н. Даниловым 22.07.1948 г. отмечено гнездование одной пары близ вершины г. Старик-Камень; встречен на свежей вырубке в 1984 г. (0,3 ос./км<sup>2</sup>); отмечен один самец на заросшей вырубке (г. Сухарная) в 1989 г. и в 1995 г. в районе дер. Большие Галашки.
13. *Numenius arquata* (Linnaeus, 1758) — Большой кроншнеп. Очень редкий пролетный вид охранной зоны. Неоднократно наблюдали стаи из 4–5 птиц. В мае 1997 г. на ложе Сулемского водохранилища Н. И. Аликин встретил стаю из 9 птиц.
14. *Glaucidium passerinum* (Linnaeus, 1758) — Воробьиный сыч. Оседлый редкий, местами обычный и многочисленный вид. Встречается в пихтово-еловых (0,1–2 ос./км<sup>2</sup>) и елово-березовых лесах (0,6–18 ос./км<sup>2</sup>). В охранной зоне очень редок. Единичные птицы встречены на вырубке и в окрестности дер. Большие Галашки.
15. *Surma ulula* (Linnaeus, 1758) — Ястребиная сова. Редкий гнездящийся вид. В последнее время встречается круглогодично. Первое гнездование установлено в заповеднике в 1998 г. И.

Ф. Вурдовой (4 птенца и взрослая особь). После массового лесного ветровала в 1995 г. встречается чаще. В гнездовой период в охранной зоне — редкий вид (0,1 ос./км<sup>2</sup>), осенью во время перелета встречается чаще (0,2–2 ос./км<sup>2</sup>). Первые кочующие особи отмечены в августе. Птицы держатся на вырубках разных возрастов, в ложе Сулемского водохранилища, на суходольных лугах и в небольших перелесках, в окрестностях дер. Большие Галашки.

16. *Strix nebulosa* (Forster, 1772) — Бородатая неясыть. Редкий оседлый вид. В лесах заповедника гнездится около 4–6 пар. В охранной зоне встречается на ложе Сулемского водохранилища.
17. *Picus canus* (Gmelin, 1788) — Седой дятел. Редкий оседлый вид. в июне 1984 г. в пихтов-еловом лесу его численность составляла 0,3–0,6 ос./км<sup>2</sup>, осенью, 29.10.1991 г. — в смешанном лесу кв. 46 заповедника — 4 ос./км<sup>2</sup>. в охранной зоне его впервые отметил Н.Н. Данилов 19.05.1948 г. он же добыл самку с развитым наседным пятном в смешанном лесу на г. Билимбай. Птиц также встречали на г. Листвяной и по р. Сулем в окрестностях дер. Большие Галашки, в смешанном лесу северного склона г. Ровная (29.06.1975 г.; Семенов, 1990) и в июне 1984 г. на свежей вырубке.
18. *Cinclus cinclus* (Linnaeus, 1758) — Оляпка. Пролетный чрезвычайно редкий вид. Встречается нерегулярно. Весной 1990 г. А. Г. Маланин отметил одну особь у р. Каменка в северной части заповедника. Ранее оляпка была отмечена только в охранной зоне. В сентябре 1948 г. ее неоднократно отмечал Н.Н. Данилов на р. Сулем в окрестности дер. Большие Галашки. 16.10.1987 г. у р. Сулем в кв. 127 оляпку встретил В.А. Сысов. Зимой 1990 г. ее трижды отмечал Н.И. Аликин в нижнем течении р. Сулем.

### **Раздел III. Рептилии. 2 вида.**

19. *Anguis fragilis* (Linnaeus, 1758) — Веретеница ломкая. Встречается неежегодно с 1980 г. (всего 13 встреч), чаще в наиболее теплобеспеченных биотопах в горной части охранной зоны вблизи заповедника (восточные склоны г. Большой Сутук и г. Малиновая, на склонах г. Лиственная). В заповеднике известно 3 встречи на южном склоне г. Большой Сутук в 1986, 2001 и 2003 гг.
20. *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768) — Обыкновенная медянка. Единственный раз отмечена неспециалистом, но достаточно опытным наблюдателем — госинспектором В.В. Шевелевым в охранной зоне (6.07. 1994 г., кв. 139). Обитание ее в заповеднике не исключается.

### **Раздел IV. Амфибии. 1 вид.**

21. *Salamandrella keyserlingii* (Dybowski, 1870) — Сибирский углозуб. Очень редок. За все годы

наблюдений отмечено всего 3 встречи, в том числе 1 углозуб добыт в центральной части заповедника (25.06.1980 г.) и 2 кладки отмечено в охранной зоне герпетологом ИЭРиЖ УрО РАН А.В. Леденцовым в 1993 году.

### **Раздел V. Рыбы.**

Видов, внесенных в Красную книгу Свердловской области нет.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Всего из официального списка редких видов позвоночных животных Свердловской области, которые не вошли в Красную книгу России, в Висимском заповеднике охраняется 21 вид (млекопитающих — 8; птиц — 10; рептилий — 2; амфибий — 1).

На основе опыта ведения работы по редким видам, по информационному обеспечению исследований на базе Висимского заповедника предлагается организовать ведение регионального кадастра редких видов животных и растений, охраняющихся на ООПТ Уральского региона и (или) Свердловской области.

Учитывая важность мониторинга популяций редких видов в заповеднике, следует продолжить и расширить исследования, как собственными силами в рамках Летописи природы, так и по договорам о сотрудничестве с заинтересованными в этом учреждениями Урала, что особенно важно в отношении ряда недостаточно изученных групп позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий и рукокрылых млекопитающих).

Для подготовки очередного издания Красной книги Свердловской области Правительству области и Росприроднадзору необходимо инициировать дополнительные исследования и проведение регулярных научных конференций (совещаний, встреч специалистов) по состоянию охраны и результатам изучения редких видов флоры и фауны Свердловской области с публикацией и практическим внедрением рекомендаций.

### **ЛИТЕРАТУРА**

- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. — М.: Наука, 1982. 208 с.
- Данилов Н. Н. Птицы Среднего и Северного Урала. Ч. I. Труд. Урал. отд-ния МОИП. Вып. 3. — Свердловск, 1969.
- Красная книга РСФСР: Растения. — М.: Росагропромиздат, 1988.
- Красная книга РСФСР: Животные. — М.: Росагропромиздат, 1983.
- Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). — Екатеринбург: изд-во Уральского ун-та, 1996. 297 с.



- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений.* — М.: Лесная промышленность, 1984. Т. 1 и 2.
- Ларин Е. Г.* Краснокнижные виды птиц охраняемого природного комплекса Висимского заповедника // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 82–83.
- Ларин Е. Г., Ливанов С. Г.* Птицы // Позвоночные животные Висимского заповедника. Сер. Флора и фауна заповедников. — М.: Комиссия РАН по заповедникам, 2003. Вып. 104. С. 10–42.
- Маланьин А. Г.* О некоторых видах млекопитающих Висимского заповедника, занесенных в Красную книгу Среднего Урала // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 88–89.
- Марвин М. Я.* Промысловые звери Висимского государственного заповедника. — Свердловск, УрГУ, 1948. Рукопись. 14 с.
- Марвин М. Я.* Фауна наземных позвоночных животных Урала. Вып. 1. Млекопитающие. — Свердловск, УрГУ, 1969. 155 с.
- Марвин М. Я.* Млекопитающие района Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 г., ч. 2. — Свердловск, 1977. С. 50–52.
- Марин Ю. Ф.* Данные о находках новых и редких видов насекомых и грызунов в Висимском заповеднике // Исследования природы в заповедниках Урала. Инф. мат. — Свердловск, УрО АН СССР, 1990. С. 44–45.
- Марин Ю. Ф.* Формирование баз данных и перспективы работ по редким видам растений и животных в Висимском заповеднике // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 89–91.
- Марин Ю. Ф.* Растения и животные из Красной книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника // Экологические проблемы промышленных регионов. — Екатеринбург: РИЦ Госкомэкологии, 1998. С. 171–172.
- Марина Л. В.* Особо охраняемые растения Висимского заповедника // Человек и ландшафты. Влияние человека на растительный покров и первичную продуктивность экосистемы (информационные материалы). — Свердловск, 1985. С. 21.
- Марина Л. В.* Итоги инвентаризации редких растений Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник. (Информ. материалы). — Свердловск, 1987. С. 46–49.
- Марина Л. В.* Динамика численности ценопопуляций редких растений Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. (Информ. материалы). — Екатеринбург, 1992а. С. 30–33.
- Марина Л. В.* Изучение редких видов растений в Висимском заповеднике // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. — М., ЦНИЛ Главохоты, 1992б. С. 36–44.
- Марина Л. В.* Состояние популяций редких видов. Висимский заповедник // Заповедники России. Сборник материалов Летописи природы за 1991/1992 гг. — М.: Росагросервис, 1994. С. 50.
- Марина Л. В.* Растения и грибы Красной книги Среднего Урала, охраняемые в заповедниках Свердловской области // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997а. С. 91–92.
- Марина Л. В.* Растения и грибы Красной книги Среднего Урала, охраняемые в Висимском заповеднике // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. (Мат. конф.). — Воронеж: «Биомика», 1997б. С. 89–90.
- Марина Л. В., Марин Ю. Ф.* Данные по редким видам сосудистых растений в информационной системе Висимского заповедника // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 92–93.
- Марин Ю. Ф., Маланьин А. Г.* Земноводные и пресмыкающиеся // Позвоночные животные Висимского заповедника. Сер. Флора и фауна заповедников. — М.: Комиссия РАН по заповедникам, 2003. Вып. 104. С. 8–10.
- Марин Ю. Ф., Маланьин А. Г.* Млекопитающие // Позвоночные животные Висимского заповедника. Сер. Флора и фауна заповедников. — М.: Комиссия РАН по заповедникам, 2003. Вып. 104. С. 40–49.
- Растения и животные из Красной книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника.* — Кировград, 1997. Рукопись (Отв. исполнитель Ю. Ф. Марин).
- Семенов Р. А.* Редкие виды птиц охранной зоны Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник. Информ. мат.-лы. — Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 60–61.
- Ухова Н. Л.* Насекомые Красной книги среднего Урала в Висимском заповеднике // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 108–109.

УДК 574.3: 591.526: 599.323.4

### Закономерности динамики плотности населения полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в Висимском заповеднике

Ю. Ф. Марин<sup>1</sup>, И. А. Кшняев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

<sup>2</sup> — Институт экологии растений и животных УрО РАН, [kia@ipae.uran.ru](mailto:kia@ipae.uran.ru)

Исследована многолетняя (1982–2005 гг.) динамика плотности населения полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в коренных (темнохвойных) и производных (смешанных) лесах Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал, южная тайга). В динамике плотности, кроме годовой (се-



зонной), выявлена трехлетняя циклическая компонента и отмечено увеличение численности и амплитуды колебаний, наблюдаемые после вывала леса (1995 г.). Показаны сходство и особенности динамики плотности населения экономки горной и равнинной частей заповедника, связанные как со спецификой условий исследованных биотопов, так и с их постветровальными изменениями.

**Ключевые слова:** *Microtus oeconomus*, динамика численности, популяционные циклы, плотно-зависимые механизмы регуляции

## ВВЕДЕНИЕ

Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) — единственный представитель рода серых полевок, населяющий как Евразию, так и Северную Америку. В хвойных лесах серые полевки обычно малочисленны, однако с достаточно высокой плотностью заселяют открытые местообитания с хорошо развитым травянистым ярусом: вырубки, поляны и «ленточные» местообитания — обочины дорог и берега водотоков (Lambin et al., 2000; Жигальский, 2004). На Среднем Урале в смешанных и темнохвойных южно-таежных лесах обилие полевки-экономки и ее доля в населении мелких млекопитающих не велики. Так, из почти трех тысяч мелких млекопитающих, отловленных (канавками и давилками) в 1986–1994 гг. в первобытных пихто-ельниках Висимского заповедника, полевок-экономок было лишь порядка 3% (Шарова и др., 1996). Для лесных полевок (европейской рыжей и красно-серой), доминирующих в населении грызунов Висимского заповедника, а также и для полевки-экономки характерны трехлетние популяционные циклы (Марин, 2001, 2005; Кшнясев, Давыдова, 2005). В последние десятилетия предложено множество гипотез для объяснения циклического характера динамики популяций (Садыков, Бененсон, 1992; Krebs, 1996; Stenseth, 1999; Lambin et al., 2000 и др.). Но среди исследователей отсутствует единое мнение о том, какие именно взаимодействия (хищник — жертва или изменения качества и количества кормов, внутривидовые социальные отношения или эффекты стресса, болезней и т.д.) являются причиной циклов. Изменение режима динамики (наличие тренда или изменение амплитуды колебаний) описано для ряда популяций европейской рыжей полевки в центре (Кшнясев, 2001; Кшнясев и др., 2002) и на периферии ареала (Кшнясев, 1998), причина которого (в двух случаях из трех) осталась неизвестной. Поэтому интересным является исследование закономерностей динамики вида, обилие которого существенно изменилось (Марин, 2005) в последнее десятилетие.

Цель настоящего исследования — анализ динамики полевки-экономки в Висимском заповеднике, выявление и интерпретация ее закономерностей. Задачи: оценить изменения плотности населения полевки-экономки и режима ее динамики в связи с изменением биотопов после вывала леса в 1995 г.; выявить общие закономерности

и биотопические особенности плотности населения, ее сезонной и многолетней динамики.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные о численности полевки-экономки получены в 1982–2005 гг. в Висимском государственном природном биосферном заповеднике в четырех биотопах (на постоянных учетных линиях ловушек — ПУЛ). Два исследуемых биотопа (ПУЛ-1 и ПУЛ-2 — первобытные пихтово-еловые леса) находятся в горной части заповедника и пострадали от вывала леса в начале июня 1995 г., а в 1998 г. пройдены пожаром. Следующие два местообитания расположены в равнинной части заповедника: в производных смешанных лесах (ПУЛ-3, вывал леса в 1995 г.) и зарастающая елань (ПУЛ-4) — луг антропогенного происхождения среди смешанного леса, весной после таяния снега характеризуется избыточным увлажнением. Более подробная характеристика исследуемых биотопов приведена ранее (Марин, 2001). Максимальное расстояние между ПУЛ-1 и ПУЛ-3 (около 20 км), минимальное — между ПУЛ-3 и ПУЛ-4 (1 км). Учеты проводились весной и осенью с помощью ловушек — плашек, установленных в линию по 50 штук на 5 суток (4 линии, 2 сезона, 24 года, итого — 192 учета). Приманка — хлеб, смоченный подсолнечным маслом. Проверки осуществлялись 1 раз в сутки. Всего отловлено 7332 мелких млекопитающих, из них 790 экономок (10,8%). Сообщение подготовлено с использованием баз данных, созданных средствами ИИС «BIOSYSTEM» (Петросян, Марин, 1996).

Для оценки синхронности флуктуаций плотности населения в исследуемых местообитаниях использован кросскорреляционный анализ. Автокорреляционная структура рядов исследована с помощью анализа сериальных корреляций — выборочных автокорреляционных функций (АКФ). Для выявления периодических компонент динамики использовали спектральный (гармонический) анализ. Для проверки статистических гипотез использованы методы общей линейной модели — четырехфакторный дисперсионный анализ, модель с фиксированными эффектами. В силу того, что результаты учетов не независимы, факторы «сезон» (весна, осень) и «биотоп» (четыре ПУЛ) рассмотрены как факторы повторных наблюдений (внутригрупповые), а «фаза популяционного цикла» (депрессия, рост, пик) и «вывал леса» (до, после) — как межгрупповые. Для факторов повтор-

ных наблюдений и взаимодействий с их участием, кроме консервативной коррекции одномерных F-критериев (Quinn, Keough, 2002), также использован многомерный подход, робастный к отклонениям от предположения сложной симметрии (однородности дисперсий/ковариаций). Для проверки соответствия предположению сложной симметрии (сферичности) использован W-критерий Мочли. Для снижения асимметрии распределения и стабилизации дисперсии в качестве индекса численности использован логарифм числа особей после предварительного добавления константы (+1). Поскольку индекс плотности имел нулевые значения и существенной асимметрии его распределения так же использован робастный (непараметрический) метод, основанный замене исходных значений зависимой переменной их рангами (Quinn, Keough, 2002), поскольку статистические выводы оказались сходными, результаты анализа рангов не приведены. Анализ данных выполнен в ПСП STATISTICA™ v. 5.5. (StatSoft, 2001).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетняя динамика плотности населения полевки-экономки в четырех исследуемых биотопах (рис. 1а) синхронна — наибольшая положи-

тельная кросс-корреляция (весенних учетов 0.69–0.88, осенних — 0.60–0.81) характерна для нулевого лага. Значимы и коэффициенты кросскорреляции для сдвигов +3 и — 3 года, что объясняется наличием циклических колебаний с периодом 3 года и подтверждается пиком на соответствующем периоде в спектрах анализируемых рядов (рис. 2а, 2б). Обнаружение годовой (сезонной) цикличности с помощью гармонического анализа может быть затруднено в связи с минимальным числом учетов (2) внутри года (частота Найквиста), однако наличие пика спектральной плотности на данном периоде (рис. 2а, 2б) для временного ряда ПУЛ-4 означает, что сезонная динамика наиболее ярко выражена в открытом местообитании (на лугу). Наличие «хвостов» на больших периодах в спектрах исходных рядов (рис. 2а) — следствие их нестационарности (наличия тренда), причем наиболее тяжелый «хвост» характерен для временного ряда плотности населения в производном смешанном лесу (ПУЛ-3). Две части временных рядов (до вывала леса, 1982–1994 гг. и после него, 1995–2005 гг.) характеризуются различными стационарными состояниями (оценкой которого может служить медиана или среднемноголетнее значение) и амплитуды колебаний (дисперсии), что может служить мотивом для использования непараметрических методов

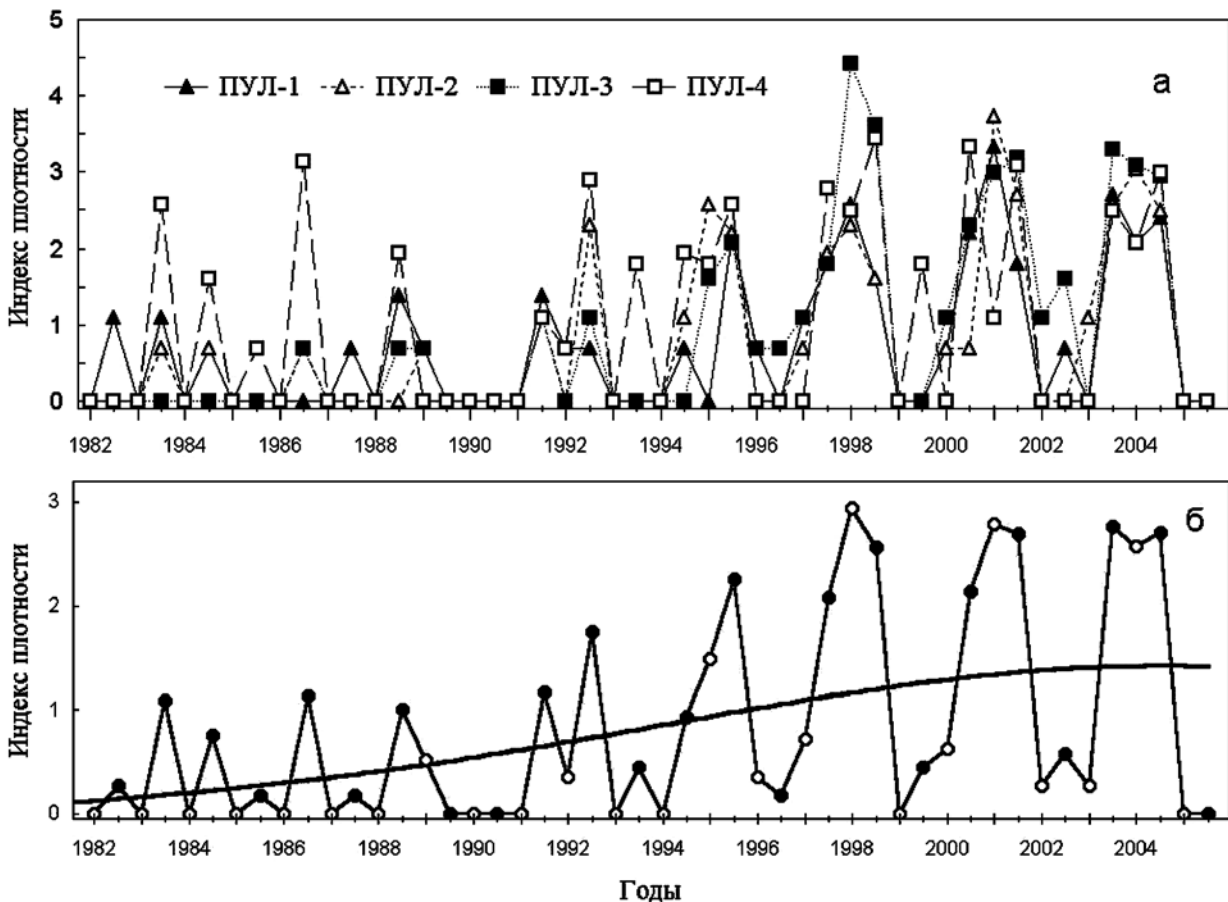


Рис. 1. а) Сезонная и многолетняя динамика плотности населения полевки-экономки в четырех биотопах (на постоянных учетных линиях — ПУЛ); б) средняя плотность населения полевки-экономки весной (кружки) и осенью (точки) и многолетний тренд (линия). Средний Урал, Висимский заповедник, 1982–2005 гг.

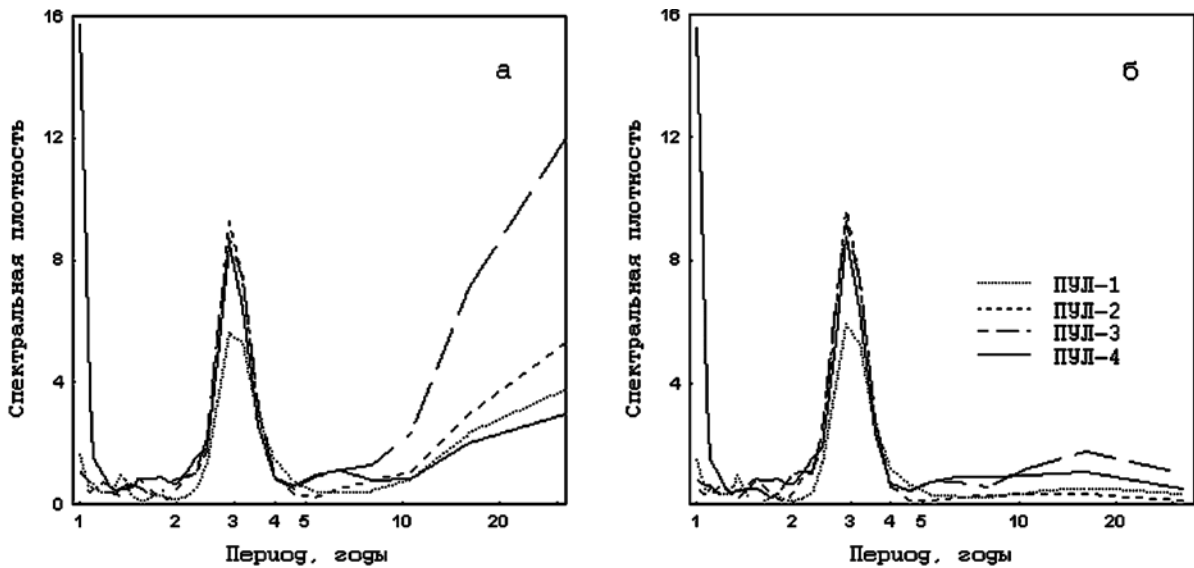


Рис. 2. Спектры рядов плотности населения полевки-экономки в четырех биотопах (ПУЛ): без удаления тренда (а), с предварительно удаленным трендом (б).

или раздельного анализа частей ряда. Раздельный гармонический анализ двух частей исследуемых рядов (рис. 3) позволяет обнаружить как годовую, так и трехлетнюю периодичность даже в первой их части, причем для населения лесных местообитаний амплитуда трехлетнего цикла сопоставима с амплитудой сезонной цикличности. Исключением является временной ряд плотности населения откры-

того местообитания (ПУЛ-4), в спектре которого ярко выражена лишь сезонная цикличность. После вывала леса ряды плотности населения лесных стадий (ПУЛ-1 – ПУЛ-3) характеризуются доминированием многолетней цикличности (рис. 3), амплитуда же сезонного цикла сопоставима с таковой трехлетнего лишь в динамике населения открытого местообитания (ПУЛ-4).

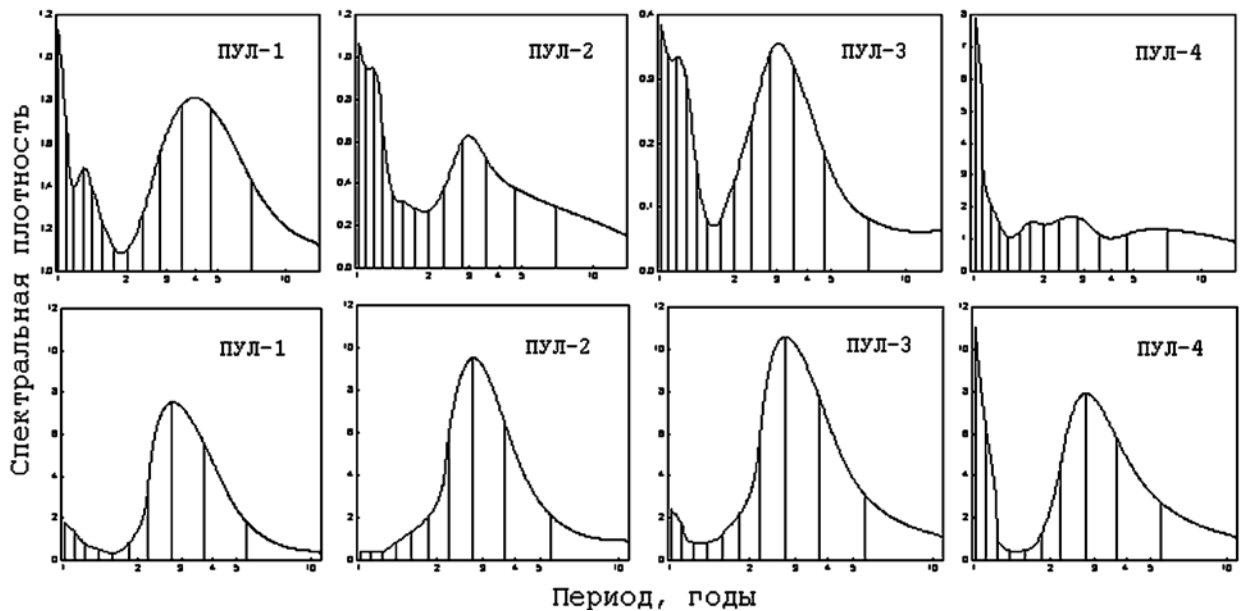


Рис. 3. Спектры двух частей рядов плотности населения полевки-экономки в четырех биотопах (постоянных учетных линиях, ПУЛ-1 – ПУЛ-4): до вывала леса, 1982–1994 гг. (верхний ряд), после вывала леса, 1995–2005 гг. (нижний ряд).

Анализ сериальных корреляций выявил различную автокорреляционную структуру двух частей исследуемых рядов (рис. 4). В автокорреляционных функциях (АКФ) первых частей рядов плотности населения трех лесных местообитаний практически отсутствуют значимые сериальные корреляции. АКФ ряда плотности населения ПУЛ-4 характе-

ризуется регулярной структурой — положительные коэффициенты корреляции на лагах кратных году и отрицательные — на лагах кратных полугоду (но не кратных году) и значимым отличием от белого шума (Q-статистика Бокса-Льюнга превышает критические значения для всех лагов, кроме полугода и года), что является следствием годовой

цикличности. Структура сериальных корреляций второй части рядов динамики населения всех местообитаний (рис. 5) существенно изменилась и характеризуется наличием значимых положительных коэффициентов для лагов кратных 3 годам и значимых отрицательных — для лагов кратным полутора годам. Практически для всех лагов Q-статистика

превышает критические значения, что служит основанием, чтобы отвергнуть предположение о том, что исследуемые фрагменты рядов являются белым шумом. Автокорреляционная функция анализируемого фрагмента ряда плотности населения ПУЛ-4 вновь наименее сходна с тремя аналогичными АКФ для остальных биотопов.

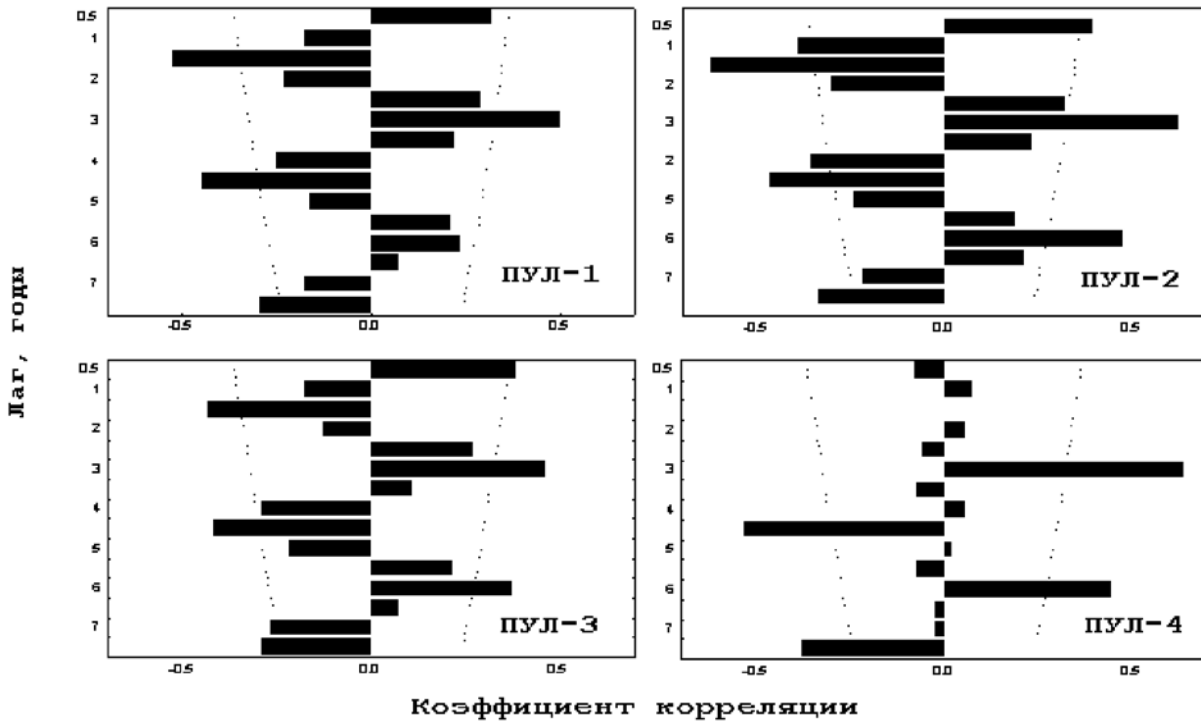


Рис. 4. Автокоррелограммы фрагментов (до вывала леса, 1982–1994 гг.) рядов плотности населения полевки-экономки на четырех постоянных учетных линиях (ПУЛ-1 – ПУЛ-4). Пунктирная линия — 95 % критический уровень.

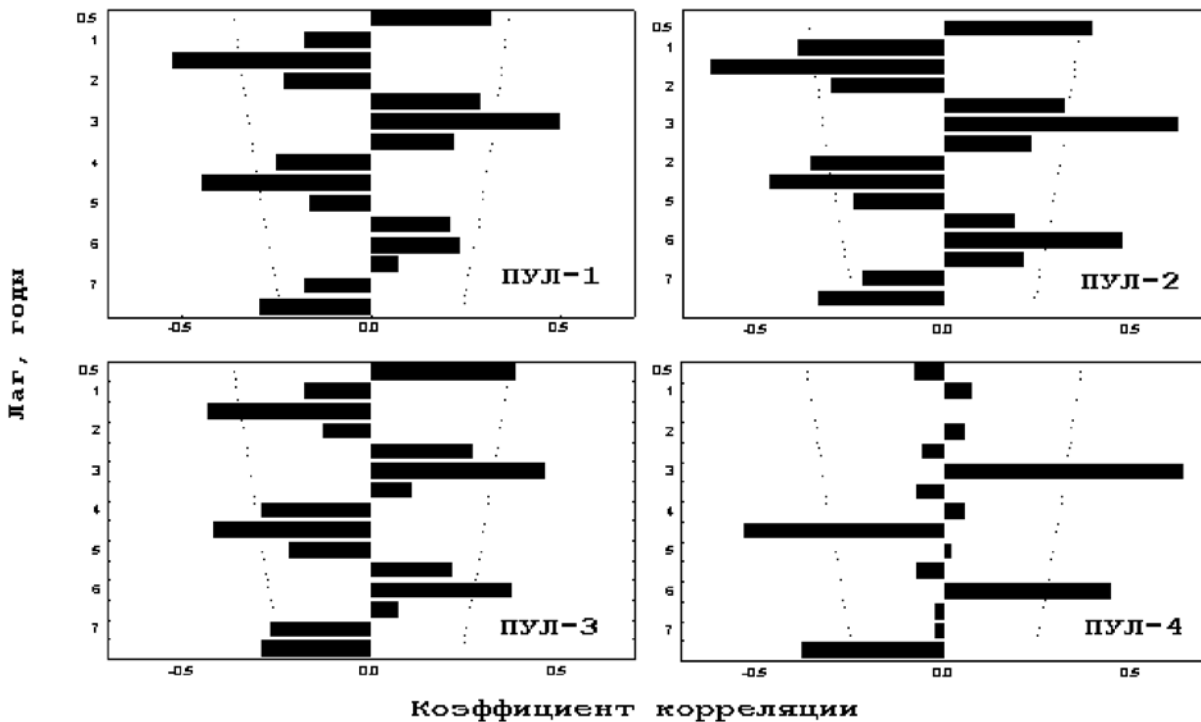


Рис. 5. Автокоррелограммы фрагментов (после вывала леса, 1995–2005 гг.) рядов плотности населения полевки-экономки на четырех постоянных учетных линиях (ПУЛ-1 – ПУЛ-4). Пунктирная линия — 95 % критический уровень.

Сравнение автокорреляционной структуры двух частей ряда средних значений (рис. 6) выявляет существенное их различие (коэффициент корреляции (0.273) не отличается значимо от нуля). Фазовые траектории (рис. 7) позволяют визуализировать изменение режима динамики популяции полевки-экономки: наблюдается переход от квазистационарных циклов малой амплитуды (вокруг положения «равновесия» 1982–89 гг.) через два «переходных» цикла (1990–92 гг. и 1993–95 гг.)

к квазистационарным циклам большой амплитуды (после 1996 г.), вокруг нового положения «равновесия». Переходный режим, очевидно, связан с тем, что усыхание деревьев в 1990–95 гг. в первобытных лесах уже достигло уровня, при котором низкая полнота древостоя, увеличение инсоляции нижних ярусов, рост продуктивности травянистого яруса (злаков и особенно вейника) обеспечило полевке-экономке лучшие условия (увеличение «емкости среды»).

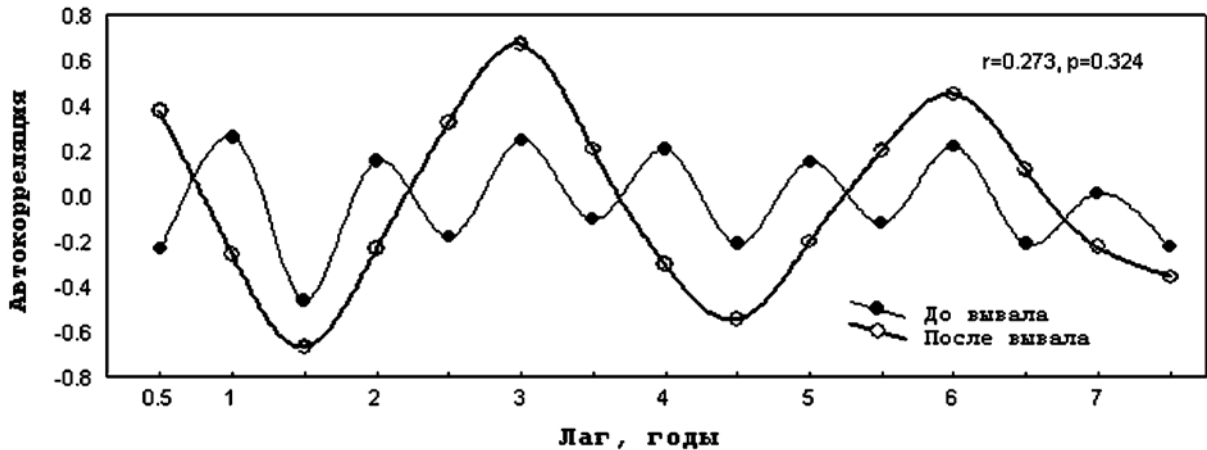


Рис. 6. Автокоррелограммы двух фрагментов ряда индекса плотности (усредненного по четырем биотопам) до вывала (1982–1994 гг.) и после (1995–2005 гг.) вывала леса.

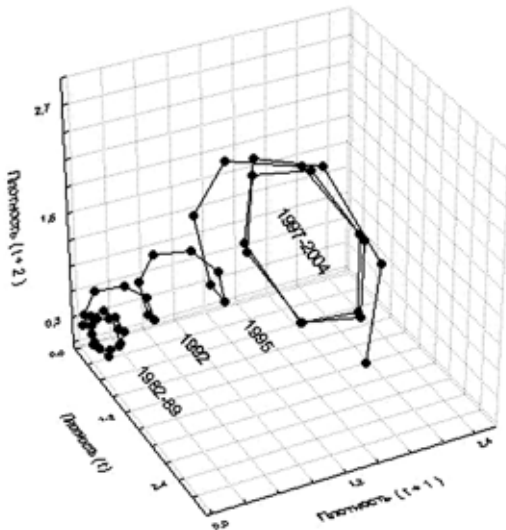


Рис. 7. Траектории популяции полевки-экономки: абсцисса — сглаженный (для удаления сезонности) средний индекс плотности населения в текущем году, ордината — он же, со сдвигом на один год вперед, аппликата — он же, со сдвигом на два года вперед.

Результаты дисперсионного анализа (табл. 1) позволили сделать вывод о значимых главных эффектах факторов (вывал леса, фаза популяционного цикла, сезон), четырех значимых двухфакторных (фаза×вывал, сезон×фаза, биотоп×вывал, сезон×биотоп) и одном значимом трехфакторном (сезон×фаза×вывал) взаимодействиях. Поскольку значимы не только главные эффекты, были исследованы причины значимых взаимодействий. Так, исследование взаимодействия «биотоп×вывал» показало, что плотность населения полевки-экономки в открытом местообитании (ПУЛ-4) возросла в наименьшей степени (рис. 9), что вполне ожидаемо, поскольку этот биотоп не изменился вследствие вывала леса. Исследование взаимодействия «биотоп×сезон» вновь выявило особенность динамики плотности населения полевки-экономки зарастающей поляны (ПУЛ-4). Для этого биотопа после вывала леса характерна наименьшая плотность весной (избыточное увлажнение), но до вывала леса — наибольшая средняя плотность осенью (лучшие кормовые условия). Этот биотоп также характеризуется максимальным приростом плотности от весны к осени и наибольшим ее снижением за зиму. На основании этих косвенных результатов (т. к. мечение не проводилось) можно классифицировать этот биотоп как участок «временных поселений» и предполагать существенный вклад миграции в динамику его населения.



Таблица 1

**Анализ факторов изменчивости плотности полевки — экономки (*M. oeconomus*), 1982–2005 гг.  
Результаты четырехфакторного дисперсионного анализа:**

| Источник изменчивости  | df       | MS           | F           | p≤           |              |              |              |
|--|----------|--------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Межгрупповые факторы   |          |              |             |              |              |              |              |
| <b>Вывал леса</b>  | <b>1</b> | <b>47,91</b> | <b>86,7</b> | <b>0,001</b> |              |              |              |
| <b>Фаза цикла</b>  | <b>2</b> | <b>29,35</b> | 53,1        | 0,001        |              |              |              |
| <b>Фаза × Вывал</b>  | <b>2</b> | <b>13,63</b> | <b>24,7</b> | <b>0,001</b> |              |              |              |
| Остаток  | 18       | 0,55         |             |              |              |              |              |
| Внутригрупповые факторы  |          |              |             |              |              |              |              |
|  | df       | MS           | F           | p≤           | GG-p≤        | LB-p≤        | Λ-p≤         |
| Сезон  | <b>1</b> | <b>19,47</b> | <b>34,0</b> | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> |
| Сезон × Вывал  | 1        | 0,05         | 0,1         | 0,761        | 0,761        | 0,761        | 0,761        |
| <b>Сезон × Фаза</b>  | <b>2</b> | <b>4,35</b>  | <b>7,6</b>  | <b>0,004</b> | <b>0,004</b> | <b>0,004</b> | <b>0,004</b> |
| <b>Сезон × Фаза × Вывал</b>                                    | <b>2</b> | <b>3,12</b>  | <b>5,4</b>  | <b>0,014</b> | <b>0,014</b> | <b>0,014</b> | <b>0,014</b> |
| Остаток  | 18       | 0,57         |             |              |              |              |              |
| Биотоп ( $W=0.47$ ; $X^2(5)=12.6$ , $p=0.027$ )                | 3        | 0,78         | 2,6         | 0,062        | 0,079        | 0,124        | 0,111        |
| <b>Биотоп × Вывал</b>  | <b>3</b> | <b>1,70</b>  | <b>5,6</b>  | <b>0,002</b> | <b>0,005</b> | <b>0,029</b> | <b>0,001</b> |
| Биотоп × Фаза  | 6        | 0,33         | 1,1         | 0,381        | 0,379        | 0,358        | <b>0,037</b> |
| Биотоп × Фаза × Вывал  | 6        | 0,18         | 0,6         | 0,734        | 0,693        | 0,563        | 0,390        |
| Остаток  | 54       | 0,30         |             |              |              |              |              |
| <b>Сезон × Биотоп</b> ( $W=0.53$ ; $X^2(5)=10.5$ , $p=0.063$ ) | <b>3</b> | <b>3,13</b>  | <b>13,6</b> | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> | <b>0,002</b> | <b>0,001</b> |
| Сезон × Биотоп × Вывал   | 3        | 0,30         | 1,3         | 0,285        | 0,286        | 0,270        | 0,079        |
| Сезон × Биотоп × Фаза  | 6        | 0,30         | 1,3         | 0,268        | 0,282        | 0,294        | 0,471        |
| Сезон × Биотоп × Фаза × Вывал                                  | 6        | 0,21         | 0,9         | 0,504        | 0,481        | 0,425        | 0,606        |
| Остаток  | 54       | 0,23         |             |              |              |              |              |

*Примечание:* W-критерий сферичности Мочли (Mauchley); GG-p — уровень значимости при корректировке (Greenhouse, Geisser); Λ-p — уровень значимости многомерной статистики Уилкса (Wilks) — подробнее см. (Quinn, Keough, 2002; StatSoft, 2001)

Другими словами, это местообитание в одни сезоны (лето-осень) может выступать как «сток» (sink) для расселяющихся особей полевки-экономки, а в другое время как «источник» (source) особей, покидающих подтопляемый в период схода снега участок. Осенью после вывала леса (рис. 8, рис. 9) отсутствует контраст в плотности населения смешанного леса (ПУЛ-3) и прилегающей к нему поляны (ПУЛ-4), что может быть интерпретировано как следствие выравнивания условий для экономки в этих биотопах (сходной «емкости среды»), кроме того, плотность полевки-экономки в биотопах равнинной части заповедника (ПУЛ-3, ПУЛ-4) оказывается выше, чем в горной его части (ПУЛ-1, ПУЛ-2).

Исследование взаимодействия «фаза×вывал» показало, что увеличение плотности населения полевки-экономки после вывала леса обнаруживается лишь в фазах роста и пика (рис. 10). До вывала леса сезонная динамика плотности сходна для всех фаз цикла, но после вывала леса в различных фазах популяционного цикла сезонная динамика уже имеет особенности (рис. 11): так, плотность населения весной фазы пика существенно превышает таковую для двух других фаз цикла, а плотность населения осенью фаз роста и пика сходна.

Аналогичные описанным, особенности сезонной динамики характерны для европейской рыжей и красно-серой лесных полевок — видах доминирующих в населении мелких млекопитающих горной части Висимского заповедника (Кшнясев, Давыдова, 2005). Такой характер сезонной динамики указанные авторы интерпретируют как результат плотностнозависимой регуляции, реализуемой как через внутривидовые взаимодействия (подавление созревания прибылых особей при высокой плотности), так и вследствие запаздывающего отклика специализированных хищников (ласки и горностая). Лесные и серые полевки имеют различный тип территориального поведения (Ostfeld, 1995), но поскольку роль внутривидовых взаимодействий в регуляции численности полевки-экономки пока не ясна, а динамика плотности синхронна с таковой лесных полевок (Марин, 2005), то можно предположить, что достаточной причиной синхронности популяционных циклов может являться сценарий, предлагаемый гипотезой «разделенного пресса хищников» (shared predation), согласно которой все (и основные, и альтернативные) виды жертв испытывают максимальный пресс хищников, когда численность последних высока (Reif et al., 2004)

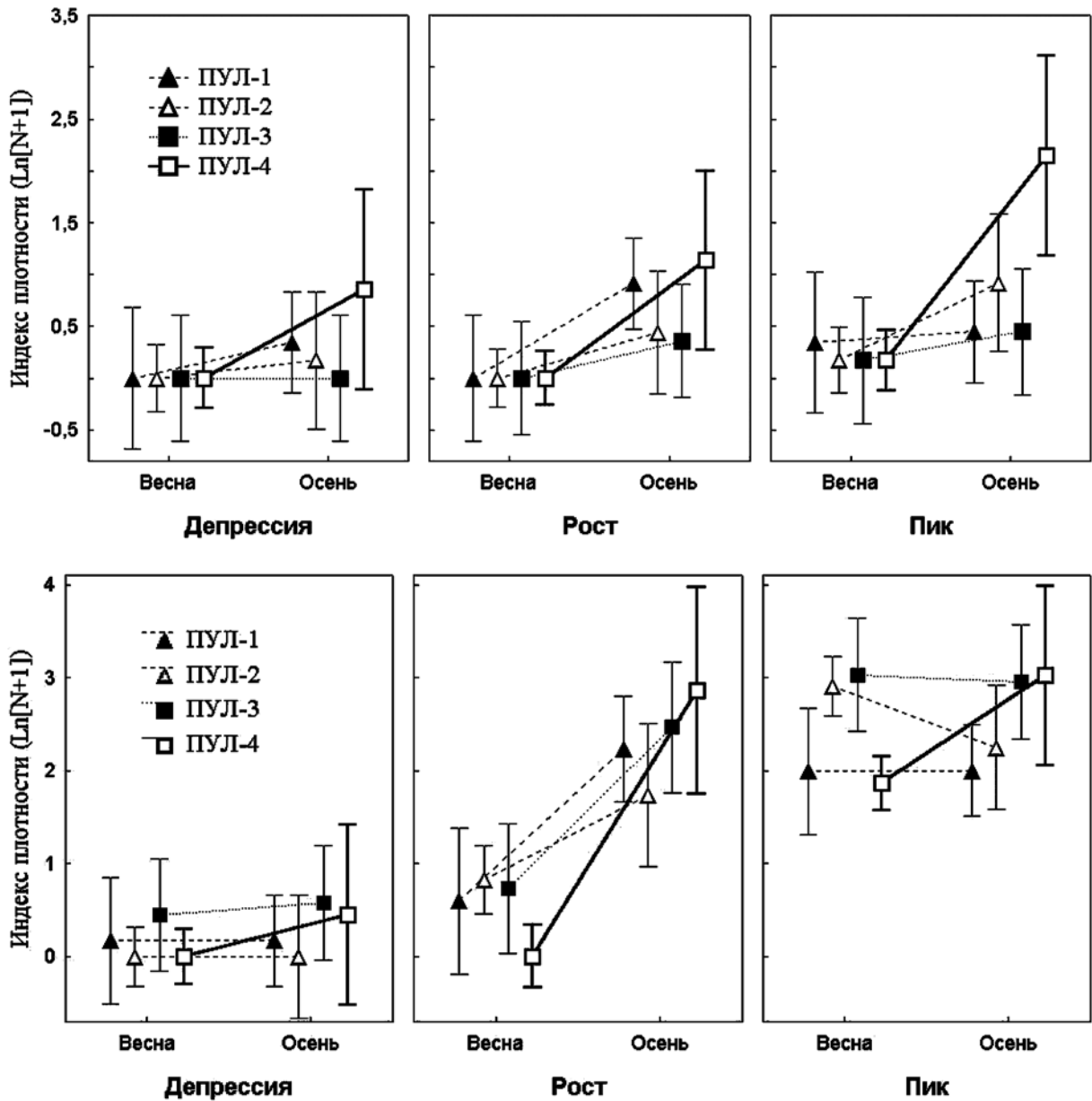


Рис. 8. Плотность (среднее и 95% ДИ) населения полевки-экономки весной и осенью в трех фазах популяционного цикла (депрессия, рост, пик) до вывала (верхний ряд, 1982–1994 гг.) и после вывала леса (нижний ряд, 1995–2005 гг.) в четырех биотопах (ПУЛ-1 – ПУЛ-4) Висимского заповедника.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в динамике плотности полевки-экономки, кроме годовой (сезонной), выявлена трехлетняя циклическая компонента. Показаны сходство и особенности динамики плотности населения экономки горной и равнинной частей заповедника, связанные как со спецификой условий исследованных биотопов, так и с их постветровальными изменениями. Увеличение численности полевки-экономки и рост ее доли (с 4.5% до 17.5%) в населении мелких млекопитающих, наблюдаемые в последнее десятилетие, связаны с изменением условий биотопов, пострадавших от вывала леса.

Поскольку вывал леса в 1995 г. имел место во многих районах Среднего Урала, а полевка-экономка является резервуарным хозяином возбудителей таких природно-очаговых инфекций как лептоспироз, туляремия и др., то увеличение ее численности может явиться причиной роста заболеваемости людей, что следует учитывать при планировании хозяйственных, рекреационных и санитарно-эпидемических мероприятий.

### ЛИТЕРАТУРА

Жигальский О.А., Белан О.Р. Пространственно-временная динамика полевки в гетерогенных местообитаниях Ирмельского горного массива // Известия РАН. Сер. био-

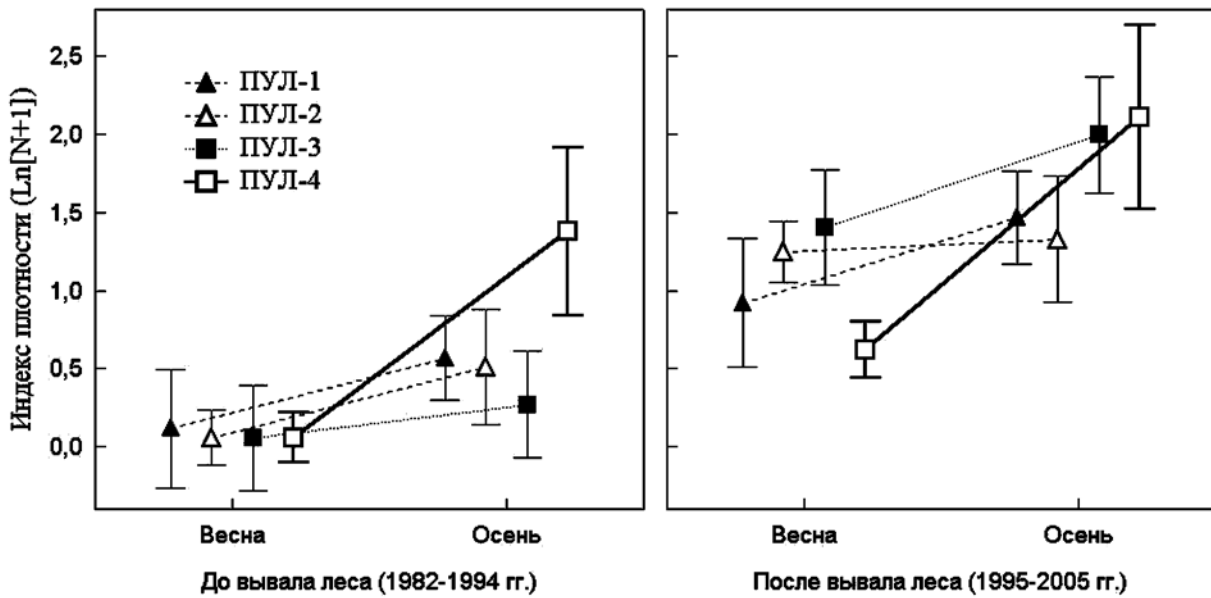


Рис. 9. Плотность (среднее и 95 % ДИ) населения полевки-экономки весной и осенью (среднее для трех фаз популяционного цикла) до вывала леса и после вывала леса в четырех исследуемых биотопах (ПУЛ-1 – ПУЛ-4).

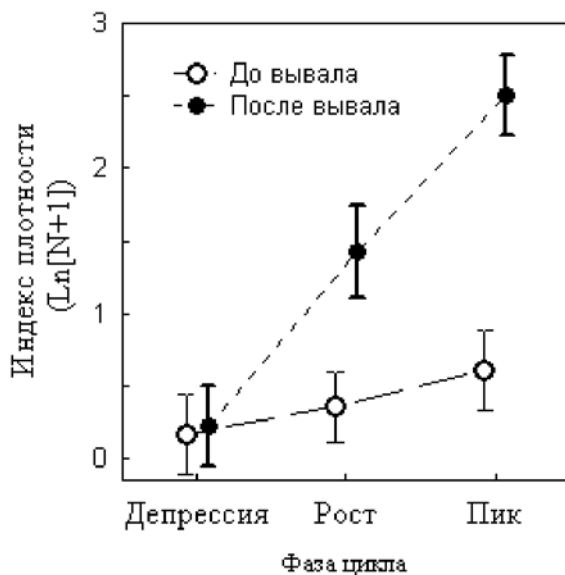


Рис. 10. Плотность (среднее и 95 % ДИ) населения полевки-экономки в трех фазах популяционного цикла (депрессия, рост, пик), до и после вывала леса (усреднение по сезонам и биотопам).

логическая. 2004. № 2. С. 1-8.

Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки на периферии ареала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. – Екатеринбург: «Екатеринбург». 1998. С. 98-107.

Кшнясев И.А. Одна популяция – два режима динамики? // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Вып. 2. – Екатеринбург: «Екатеринбург». 2001. С. 132-137.

Кшнясев И. А., Жигальский О. А., Хворенков А. В. Динамика европейской рыжей полевки в хвойно-широколиствен-

ных лесах Удмуртии. Компоненты рядов численности // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы междунар. симп. – Казань: «Новое знание», 2002. С. 222-229.

Кшнясев И.А., Давыдова Ю. А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 113-123.

Марин Ю.Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982-2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала. – Екатеринбург: «Екатеринбург». 2001. С. 337-346.

Марин Ю.Ф. О динамике численности полевки-экономки в Висимском заповеднике // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений. Мат. юбилейной научной конф. по пов. 60-летию Дарвинского заповедника. – Череповец, 2005. С. 65-67.

Петросян В.Г., Марин Ю.Ф. Интерактивная информационная система (BIOSYSTEM 1.0) для изучения биоразнообразия и биоресурсов заповедников России // Проблемы заповедного дела. – Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. – С. 211-215.

Садьков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели. – М.: «Наука», 1992. 191 с.

Шарова Л.П., Бердюгин К.И., Кузнецова И.А. Сравнительный анализ населения мелких млекопитающих в лесных местообитаниях Висимского заповедника по данным отловов давилками и канавками // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. – Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 118-122.

Krebs C. J. Population cycles revisited // J. Mammal., 1996 Vol. 77. P. 8-24.

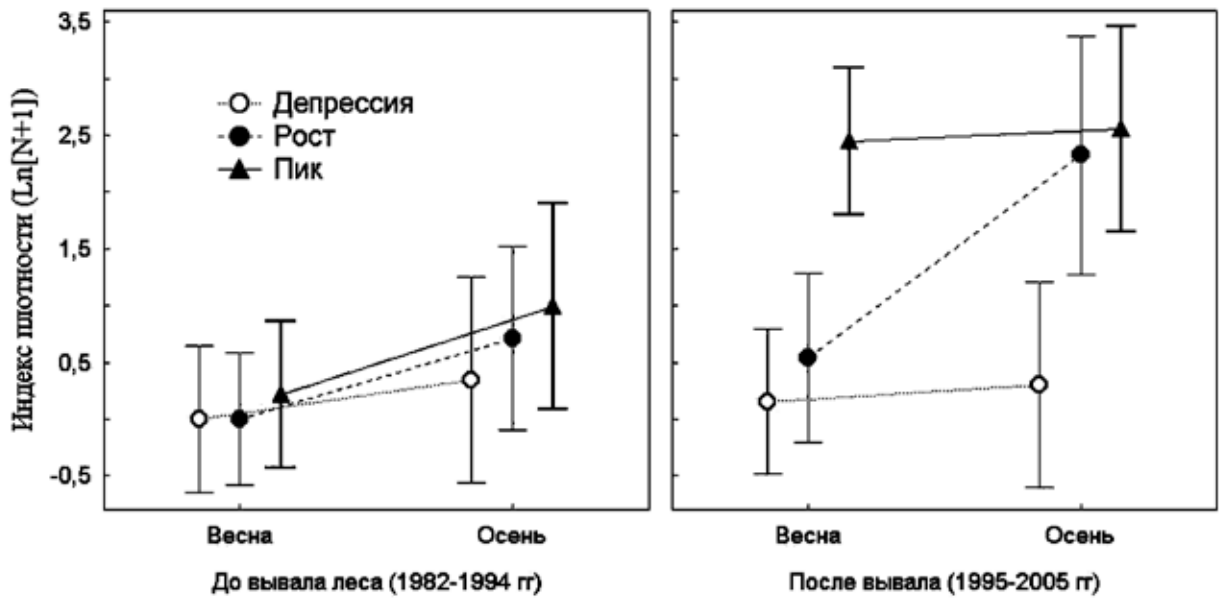


Рис. 11. Плотность (среднее и 95 % ДИ) населения полевки-экономки весной и осенью (среднее по четырем биотопам (ПУЛ-1 – ПУЛ-4), в трех фазах популяционного цикла, до и после вывала леса.

Lambin X., Petty S.J., MacKinnon J.L. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation // *J. Anim. Ecol.*, 2000. Vol. 69. P. 106-118.

Ostfeld R. S. Limiting resources and territoriality in Microtine rodents // *Am. Nat.* 1985. Vol. 126. P. 1-15.

Quinn G.P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists. – Cambridge Univ. Press, 2003. 537 p.

Reif, V., Jungell, S., Korpimäki, E., Tornberg, R. & Mykr, S.

Numerical response of common buzzards and predation rate of main and alternative prey under fluctuating food conditions // *Ann. Zool. Fennici* 2004: Vol. 41: P. 599–607.

StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system) // [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Stenseth N. C. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // *Oikos*, 1999. Vol. 87. P. 427-461.

## Постветровальная трансформация микобиоты пихто-ельника мелкотравно-зеленомошного

Л.В. Марина

Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

Изучена постветровальная сукцессия агарикоидных базидиомицетов в пихто-ельнике мелкотравно-зеленомошном (Средний Урал, Висимский заповедник). Наблюдения проводились 3 года до и 11 лет после ветровала. Показано резкое снижение видового разнообразия и численности грибов после ветровала и постепенное восстановление этих показателей. Выявлена различная реакция на ветровал видов разных эколого-трофических групп грибов. В наибольшей степени пострадали эктомикоризные грибы, их видовое разнообразие восстановилось только на десятый год (при этом видовой состав сильно изменился), а численность остается на низком уровне. Ксилотрофные грибы, напротив, более чем в два раза увеличили видовое разнообразие и численность. Прослежена динамика эколого-трофической структуры грибов в разные периоды до и после ветровала.

**Ключевые слова:** микобиота, агарикоидные базидиомицеты, эколого-трофическая структура, ветровал.

Агарикоидные базидиомицеты, как гетеротрофный компонент лесных экосистем, играют огромную роль в их функционировании, участвуя в разложении органических веществ и водно-минеральном питании растений. В свою очередь жизнедеятельность грибов зависит от состояния фитоценоза. Различные нарушения древостоя в лесных

экосистемах приводят к изменениям микобиоты. Направленность изменений может быть различной в зависимости от степени нарушений и многих других факторов.

Показано, что сплошные рубки и рубки ухода ослабляют плодоношение макромицетов во всех типах леса (Шубин, 1990; Предтеченская, 2003,

2004). Микоризные грибы, теряя связь с донором, от которого получают углеводы и другие питательные вещества, резко снижают урожайность, но мицелий не погибает полностью. У грибов уходит некоторое время на поиск нового партнера. Плодоношению грибов после вырубок препятствует также разрастание травяного покрова, особенно дерновинных злаков. В то же время прореживание в некоторых лесных насаждениях приводит к увеличению урожая съедобных грибов.

Буревалы в некоторых случаях приводят к увеличению видового разнообразия грибов. Так, в резервате La Chaneaz во Франции, после зимнего буревала, уничтожившего 35 % древостоя, число видов грибов, особенно микоризных, увеличилось уже на следующий год в несколько раз (Egli, Brunner, 2002).

В настоящем сообщении на примере одной пробной площади прослежена реакция агарикидных макромицетов на произошедший в Висимском заповеднике в 1995 г. катастрофический ветровал, который привел к коренной перестройке лесных сообществ.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Висимском заповеднике с 1984 г. проводится мониторинг плодоношения грибов по программе Летописи природы на 6 постоянных пробных площадях (ППУГ), заложенных в разных типах растительности. До 1990 г. учитывались виды, которые можно определить по макропризнакам до вида или до рода - около 60 видов из семейств *Amanitaceae*, *Boletaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae*.

С 1991 г. наблюдения проводятся за всеми видами агарикидных макромицетов, но только на двух площадях: в березняке разнотравном (ППУГ-1) и пихто-ельнике мелкотравно-зеленомошном (ППУГ-3).

В настоящем сообщении анализируется плодоношение всех видов грибов на сильно пострадавшей от ветровала площади — ППУГ-3, которая расположена в северо-западной части заповедника (кв. 12, выдел 15), в депрессионно-равнинном ландшафте, на высоте 400 м н. у. м. Площадь размером 0,05 га (100 × 5 м), размечена вешками на 10 учетных площадок.

Базидиомы грибов собираются с мая по октябрь один раз в 7–14 дней, в период массового плодоношения через 3–4 дня. На каждой учетной площадке собираются и подсчитываются базидиомы всех видов. Грибы, для определения которых требуются исследования микроскопических структур, гербаризируются ежегодно. Все сборы (более 3 тысяч) хранятся в Гербарии Висимского заповедника. Хранение баз данных по учетам грибов и обработка материала осуществляется в ИИС «БИО-SYSTEM» (Марин, Петросян, 2001). В проведении

учетов кроме автора принимали участие студентка Т. В. Мосягина (1992–1993 гг.) и Ю. Ф. Марин (все годы наблюдений).

Геоботанические описания ППУГ-3 проводились в 1991 г. (проективное покрытие травянистого яруса определялось глазомерным методом), затем ежегодно в 1996–2000 гг. и в 2003 г. (проективное покрытие определялось методом точечных квадратов).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

От катастрофического ветровала, произошедшего 5 июня 1995 г., пострадали леса на всей территории заповедника. На отдельных участках погибло до 100 % деревьев (Сибгатуллин, 2001). На ППУГ-3 сломанные и поваленные деревья составили 64 %. Произошла коренная перестройка сообщества. Образовались многоярусные завалы, занимающие 20 % площади, сформировался почвенно-вывальный микрорельеф, изменились состав и структура всех ярусов растительности. Это привело к изменению гидротермических условий почвы, более сильному ее прогреванию и иссушению. Эти процессы усугубились благодаря сухой жаркой погоде, установившейся после ветровала почти на месяц. Разрушение лесной экосистемы повлекло за собой и другие необычные явления. В 1997–1998 гг. произошло резкое увеличение численности мышевидных грызунов, которые изрыли всю почву норами и ходами, осенью и зимой уничтожили надземные и подземные части многих травянистых растений, в результате появились пятна голой почвы.

В 1991 г. состав древостоя был 4Е4П2Б+Ос. В 1 ярусе ель высотой 18 м, диаметр стволов 18 см, возраст 80–90 лет. Подрост 224 экз./га, состав 3Е7П. Подлесок редкий из рябины, жимолости. Проективное покрытие травянистого яруса — 58 %, мохового яруса — 30 %.

После ветровала из 61 ствола деревьев осталось 22, состав древостоя остался прежний. Подрост хвойных пород сохранился, а к 2003 г. увеличился до 3420 экз./га, состав его 3Е7П+К. Общее проективное покрытие подроста уже на следующий год после ветровала резко увеличилось, особенно за счет разрастания корневой поросли осины и возобновления рябины (табл. 1). Однако постоянное повреждение листовенного подроста лосем приводит к колебаниям его проективного покрытия. Проективное покрытие подроста хвойных постоянно увеличивается.

Постепенно увеличивается проективное покрытие подлеска за счет разрастания кустов малины.

Общее проективное покрытие травянистого яруса сначала увеличилось в 1997 г. с 58 до 124 % (с учетом перекрытия подъярусов), но после повреждения почвенного и растительного покро-



ва мышами (1998 г.) оно резко снизилось до 70%. На следующий год покрытие опять увеличилось, а в дальнейшем стало постепенно снижаться. Наиболее значительно сразу же после ветровала увеличилось покрытие злаков (*Calamagrostis obtusata* Trin.), а также некоторых видов разнотравья (*Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser., *Pulmonaria obscura* Dumort.), в меньшей степени таких видов, как *Aegopodium podagraria* L., *Fragaria vesca* L. Напротив, снизилось проективное покрытие мелко-травья (*Oxalis acetosella* L. и *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.) и мохового яруса.

Таблица 1

Проективное покрытие (%) основных ярусов растительности на ППУГ-3

| Ярусы, виды                    | 1991 | 1996 | 1997  | 1998 | 1999 | 2000 | 2003 |
|--------------------------------|------|------|-------|------|------|------|------|
| Подрост хвойных                | <1   | 5,5  | 6,0   | 4,6  | 7,1  | 9,6  | 13,4 |
| Подрост лиственных             | 3    | 27,0 | 14,2  | 8,1  | 15,1 | 11,5 | 11,9 |
| Подлесок                       | <1   | 7,7  | 8,4   | 7,4  | 16,4 | 18,6 | 19,7 |
| Моховый ярус                   | 30   | 5    | 5,7   | 7    | 6,1  | 2,1  | 3,1  |
| Травянистый ярус, в т.ч.       | 58,2 | 77,1 | 124,4 | 70   | 89,4 | 80,7 | 75,6 |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>  | 10   | 18,5 | 27,7  | 17,9 | 28,1 | 18,7 | 24,2 |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>   | 5    | 8,4  | 19,3  | 19,1 | 21,1 | 18,8 | 10,2 |
| <i>Aegopodium podagraria</i>   | 5    | 16,3 | 12,0  | 1,6  | 3,0  | 5,0  | 3,8  |
| <i>Pulmonaria mollis</i>       | 2    | 1,7  | 6,4   | 7,7  | 8,6  | 11,1 | 5,7  |
| <i>Fragaria vesca</i>          | 0,5  | 10,5 | 9,7   | 3,3  | 3,9  | 1,8  | 1,5  |
| <i>Oxalis acetosella</i>       | 10   | 8    | 11,4  | 3,3  | 3,3  | 2,5  | 3,7  |
| <i>Maianthemum bifolium</i>    | 5    | 0,1  | 2,3   | 01   | 0,5  | 0,4  | 0,3  |
| Число видов травянистого яруса | 39   | 51   | 31    | 37   | 49   | 36   | 47   |

В результате массового ветровала сообщество трансформировалось из мелко-травно-зеленомошного в вейниково-разнотравное. В 2003 г. наметился процесс снижения роли разнотравья.

#### ДИНАМИКА ПЛОДОНОШЕНИЯ ГРИБОВ

Вначале рассмотрим динамику плодоношения всего видового состава грибов.

Всего в заповеднике зарегистрировано 570 видов агарикоидных базидиомицетов, а вместе с ох-

ранной зоной и дер. Б. Галашки 635 видов, принадлежащих 103 родам, 20 семействам, 6 порядкам (Марина, 2001; 2002; 2005 в печати).

За 14 лет учетов всего видового состава грибов на ППУГ-3 выявлено 240 видов (38% микобиоты заповедника), относящихся к 68 родам, 20 семействам. При этом ежегодно регистрировалось от 13 до 146 видов, в среднем 94 вида. Общее число базидиом изменялось от 83 до 10015 экземпляров, в среднем 3566,2. Динамика плодоношения всех видов грибов представлена на рисунке 1.

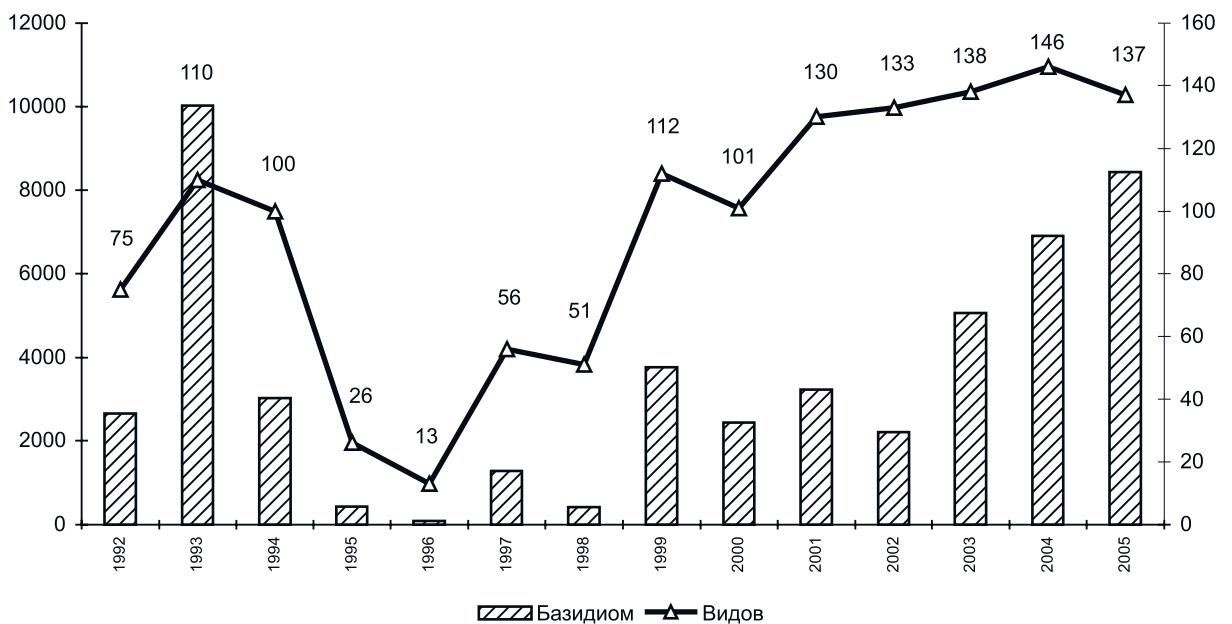


Рис. 1. Динамика числа видов и численности базидиом агарикоидных базидиомицетов на ППУГ-3.

По характеру плодоношения 14-летний отрезок наблюдений можно разделить на 4 периода: 1 – до ветровала (1992–1994 гг.), 2 – первые четыре года после ветровала со слабым плодоношением (1995–1998 гг.), 3 – следующие четыре года со средним плодоношением (1999–2002 гг.), 4 – последние три года с высоким плодоношением (2003–2005 гг.). В каждом периоде мы объединили данные по видовому составу за все годы, чтобы сгладить разнородные флуктуации, обусловленные разными типами погоды и биологическими циклами отдельных видов. Такой подход для изучения динамики плодоношения грибов применяется и другими исследователями (Переведенцева, 1999; Фомина, 2000; Горленко и др., 1998).

В первый период (до ветровала) зарегистрировано 138 видов грибов (75–110 ежегодно), численность составляла от 2652 до 10015 базидиом в год. В 1993 г. отмечен абсолютный максимум плодоношения (по численности грибов). Следует отметить, что в первые годы наблюдений число видов могло быть немного занижено из-за неопытности исследователей, в основном за счет трудно различимых по макропризнакам видов родов *Conocybe*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Muscena*.

Во второй период наблюдалось очень низкое плодоношение от 83 до 1278 базидиом, зарегистрировано 87 видов (13–56 ежегодно). Последствия ветровала особенно сильно сказались на второй год, в 1996 г. На третий год видовое разнообразие и численность заметно увеличились, но в 1998 г. опять плодоношение снизилось из-за неблагоприятных условий (жаркое и сухое лето), при этом число видов по сравнению с предыдущим годом уменьшилось незначительно.

В третьем периоде численность грибов значительно увеличилась и была близка к средним значениям 2204–3766 базидиом, разнородные флуктуации стали меньше. В этот период плодоносило 185 видов (101–133 ежегодно). В 1999 г. (на пятый год после ветровала) видовое разнообразие и численность агарикоидных базидиомицетов достигли уровня 1994 г.

В четвертом периоде численность базидиом превысила средние значения (5060–8434) и ежегодно повышается. Видовой состав увеличился до 199 видов (137–146 ежегодно).

Таким образом, видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов на ППУГ-3, снизившееся после ветровала, на пятый год достигло прежнего уровня, а в дальнейшем с небольшими колебаниями постепенно увеличивается. Численность базидиом также снизившаяся после ветровала, до сих пор не достигла максимальных значений, зарегистрированных ранее.

Сравнение видового состава четырех периодов между собой показывает, что доветровальная микобиота имеет максимальное сходство (коэффициент Жаккара,  $K_G$ ) с микобиотой тре-

тьего периода (56,0%), с микобиотой четвертого периода сходство меньше (50,4%). При этом видовой состав второго периода ближе к тому, который был до ветровала (43,7%), чем к тому, который сформировался в последующие периоды (41,7 и 39,5 %). Наибольшее сходство обнаруживается между микобиотами третьего и четвертого периодов — 71,3%. Эти данные свидетельствуют о том, что в нарушенной ветровалом микобиоте, происходят сукцессионные процессы, которые на данной стадии приводят к увеличению видового разнообразия.

По данным Л. Г. Переведенцевой (1999), такие же изменения видового состава происходят в микобиоте и без катастрофических явлений, в результате естественных сукцессий. В южнотаежных микобиотах Пермской области в разных типах леса (на постоянных пробных площадях) сходство видового состава грибов двух периодов, разделенных 20 годами, составило от 33 до 59% ( $K_G$ ).

В то же время в литературе существуют и противоположные выводы по результатам многолетнего мониторинга плодоношения агарикоидных макромицетов. Так, в Московской области на сети трансект, охватывающих основное разнообразие растительности, произошли очень незначительные изменения видового состава грибов. Сходство видового состава (индекс Сьеренсена,  $I_s$ ) за два пятилетних периода, разделенных 20 годами, равен 0,92 (Горленко и др., 1998). При этом в растительности отмечена тенденция демутиационной смены березняков ельниками. Очевидно, разные результаты мониторинга объясняются различной размерностью сравниваемых участков: с одной стороны небольшие учетные площади, с другой — целый природный ландшафт с большим набором растительных ассоциаций. По-видимому, изменения, которые происходят в одной точке за много лет, компенсируются существующим пространственным мицелиальным континуумом (Переведенцева, 1999), в результате видовой состав микобиоты на уровне местности или ландшафта изменяется незначительно.

#### ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Разрушение древостоя оказало в целом негативное влияние на микобиоту, однако разные экологические группы видов, должны были по-разному отреагировать на это воздействие.

Главными экологическими факторами для грибов являются способ питания и источник питания (субстрат на котором живет мицелий). По способу питания грибы подразделяют на симбиотрофы, сапротрофы, паразиты. Симбиотрофы питаются готовыми органическими соединениями, которые получают из корней древесных растений, образуя на них микоризу. Сапротрофы разлагают мертвое органическое вещество и, в зависимости

от биохимического состава субстрата и степени его деструкции, делятся на разные группы: ксилотрофы (питаются за счет разложения отмершей древесины), сапротрофы на опаде древесных растений, герботрофы (на остатках отмерших травянистых растений), сапротрофы на подстилке, гумусовые сапротрофы (разлагают гумус почвы), бриотрофы (разлагают отмершие части мхов), копротрофы (разлагают экскременты животных), микотрофы (разлагают отмершие плодовые тела грибов), карботрофы (поселяются на углях). Паразиты поселяются на живых растениях (обычно деревьях), разлагая их органические вещества. Факультативные паразиты, после отмирания деревьев, продолжают питаться мертвыми органическими веществами, переходя на сапротрофное питание.

На ППУГ-3 встречены виды восьми эколого-трофических групп: эктомикоризных симбиотрофов (**Mr**), ксилотрофов (**Le**), сапротрофов на опаде (**Fd**), на остатках травянистых растений (**He**), на подстилке (**St**), на гумусе (**Hu**), бриотрофов (**M**), копротрофов (**Ex**).

Это деление довольно условно, так как во всех группах наряду с облигатными по способу питания видами есть факультативные, способные сочетать разные типы питания (Сопина, 2001). Факультативные виды мы относили к тому типу питания, который был преимущественным для базидиом, встреченных на данной площади. Например, факультативные паразиты *Armillaria mellea* s. l. и *Pleurotus pulmonarius* на площади встречены только на валежных стволах, поэтому рассматриваются как сапротрофы на древесине.

Ниже на диаграммах показана динамика видового разнообразия (рис. 2) и численности базидиом (рис. 3) разных трофических групп по годам.

**Эктомикоризные симбиотрофы.** Это самая крупная группа по видовому разнообразию и численности базидиом. Некоторые итоги мониторинга эктомикоризных симбиотрофов были подведены нами отдельно (Марина, 2004, 2005).

В ненарушенном сообществе эктомикоризные симбиотрофы преобладали (рис. 2 и 3) как по числу видов (от 35 до 47 ежегодно, всего 55), так и по численности базидиом (от 1117 до 3874 в год). Первый период после ветровала (1995–1998 г.) характеризовался резко сниженным плодоношением всех эктомикоризных грибов. Число видов снизилось до 6–9 (18 за весь период), число базидиом составляло от 23 до 139. На пятый год (1999 г.) видовое разнообразие возросло до 30 видов, и лишь на десятый год достигло прежнего уровня (46 видов). Всего после ветровала зарегистрировано 70 видов эктомикоризных грибов. Численность базидиом заметно возросла также на пятый год, но даже в самый благоприятный год (2004 г.) не достигла значений, которые отмечались в предшествовавшие ветровалу годы. Таким образом, видовое богатство эктомикоризных грибов восстановилось на десятый год, но их численность остается до сих пор невысокой.

Чтобы вычлнить из разных факторов влияние ветровала на плодоношение грибов, в качестве контроля приведем данные по ППУГ-1 (березняк разнотравный), где вывал древостоя составил менее 10%.

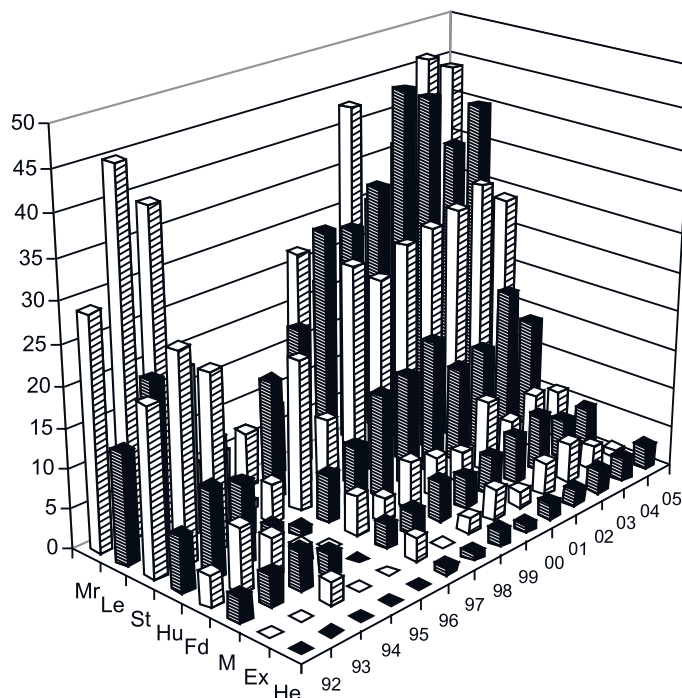


Рис. 2. Динамика числа видов разных эколого-трофических групп на ППУГ-3. (Названия групп здесь и далее приведены выше в тексте).

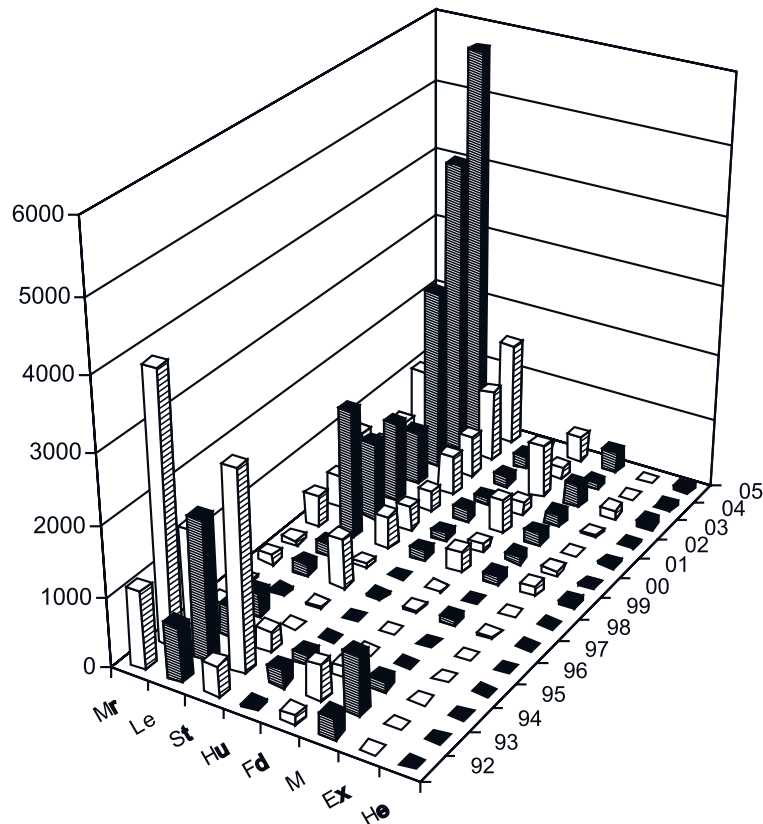


Рис. 3. Динамика численности грибов разных эколого-трофических групп.

Динамику плодоношения грибов за весь период наблюдений с 1984 г. можно рассмотреть на примере массовых постоянно учитываемых видов семейства сыроежковые (*Russulaceae*), которые составляют в среднем 25 % урожая всех эктомикоризных грибов. Семейство представлено на двух пробных площадях 27 видами сыроежек (род *Rus-*

*sula*) и 13 видами млечников (род *Lactarius*).

До 1995 г. динамика численности видов сем. *Russulaceae* на обеих площадях совпадает, выделяются 2-3-летние циклы (рис. 4). После 1995 г. на ППУГ-1 наметились 4-летние циклы, но урожайность не снизилась, напротив, в 1999 г. отмечен абсолютный максимум плодоношения.

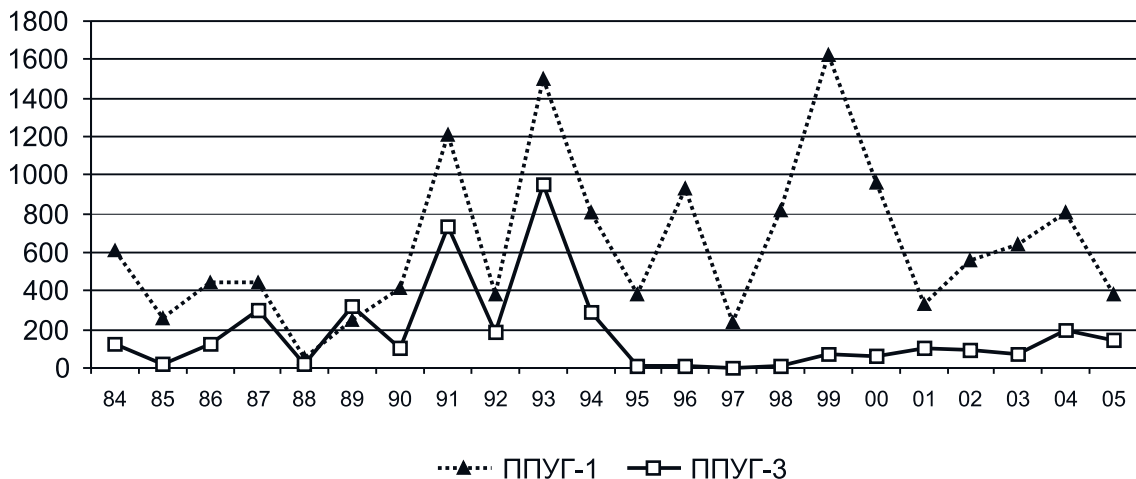


Рис. 4. Динамика численности базидиом семейства *Russulaceae* на двух пробных площадях.

На ППУГ-3 до 1995 г. выделяются 2 минимума плодоношения в 1985 и 1988 гг., которые были обусловлены низким количеством осадков. После каждого минимума плодоношения, обусловленного неблагоприятными погодными условиями, на

следующий год численность грибов повышалась. В 1995 г. после вывала древостоя снижение численности было такого же порядка, как в год засухи 1988 г. Но в последующие три года она оставалась на таком же низком уровне и лишь в 1999 г. начала



возрастать. Однако даже спустя 14 лет плодоношение остается на значительно более низком уровне, чем на ППУГ-1. Можно констатировать, что снижение плодоношения эктомикоризных грибов на ППУГ-3 произошло вследствие массового вывала древостоя.

До ветровала на площади доминировали 3 вида: *Laccaria laccata* (Scop.: Fr.) Berk. & Broome, *Lactarius mitissimus* Fr., *Russula foetens* (Pers.: Fr.) Fr. В 1995 г. сразу после ветровала появились единичные базидиомы (25 экземпляров): *Russula foetens*, *Russula nauseosa*, *Lactarius vellereus* (Fr.) Fr., *Hebeloma testaceum* (Batsch) Quél., *Cortinarius malachius* (Fr.: Fr.) Fr. В 1996 г. плодоносили только *Russula foetens*, *Laccaria laccata*, *Lactarius mitissimus*, *Tricholoma album* (Schaeff.: Fr.) P Kumm., *Amanita vaginata* (Bull.: Fr.) Vittad. В следующие два года к этим видам присоединились *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr. и *Hygrophorus pustulatus* (Pers.: Fr.) Fr. В 1999 г. видовое разнообразие симбиотрофов возросло до 28 видов, а численность до 459. К названным выше видам добавились *Amanita battarae* (Boudier) Bon, *Tricholoma portentosum* (Fr.: Fr.) Quél., 7 видов рода *Cortinarius*, по 3 вида родов *Hebeloma* и *Inocybe*. В последующие годы добавились виды родов *Cortinarius*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Russula*. Но высокую численность имели лишь *Laccaria laccata* и *Lactarius mitissimus*, остальные представлены единичными базидиомами, редко до нескольких десятков. После ветровала перестало плодоносить 9 видов: *Amanita crocea* (Quél.) Kuhner & Romagn., *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers., *Xerocomus subtomentosus* (L.: Fr.) Quél., *Russula aeruginea* Lindblad, *Clitopilus prunulus* (Scop.: Fr.) P Kumm. и 4 вида *Cortinarius*. Некоторые из плодоносивших до ветровала видов появились лишь на 10-11 год: *Gomphidius glutinosus* (Schaeff.: Fr.) Fr., *Lactarius deterrimus* Gröger, *L. volemus* (Fr.: Fr.) Fr., *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) Gray. После ветровала появилось 20 новых видов: *Hygrophorus agathosmus* (Fr.) Fr., *H. piceae* Kühner, *Hebeloma helodes* J. Favre, *Leucocortinarius bulbiger* (Alb. & Schwein.: Fr.), *Naucoria bohémica* Velen., виды родов *Inocybe*, *Cortinarius*. Однако эти виды представлены единичными экземплярами.

По существующей концепции микоризы разных видов грибов развиваются в различных экологических нишах (Шубин, 1998, 2000, 2004). В первой эконише (подстилка) находится мицелий всех видов микоризных грибов, а виды рода *Cortinarius* развиваются только здесь. Во второй эконише (гумусный слой) — род *Laccaria* и различные виды родов *Inocybe*, *Lactarius* и *Russula*, в третьей — виды родов *Amanita*, *Boletus*, *Gomphidius*, *Paxillus*, *Suillus*. Неслучайный характер распределения разных видов по почвенным горизонтам выявил также Д. М. Иванов (2003), изучая эктомикоризы грибов в ельниках.

Произошедший ветровал сходен по своим последствиям для эктомикоризных грибов со сплош-

ными вырубками, после которых сначала происходит обеднение видового состава, а затем идет восстановительная сукцессия микобиоты (Шубин, 2004; Предтеченская, 2004). На ППУШ-3 в первые годы постветровальной сукцессии хорошо плодоносил только вид второй экониши — *Laccaria laccata*, на пятый год повысилось плодоношение и разнообразие видов первой (род *Cortinarius*) и второй экониш (роды *Inocybe*, *Lactarius*), на десятый год значительно повысились разнообразие и численность рода *Cortinarius* (рис. 5). Это согласуется с выводами В. И. Шубина (2004) о том, что с накоплением подстилки (примерно через 15 лет после вырубки) создаются благоприятные условия для развития видов рода *Cortinarius*, мицелий которых обладает в ней наибольшей конкурентной способностью. Виды рода *Russula*, а также виды третьей экониши (роды *Amanita*, *Boletus*, *Gomphidius*, *Paxillus*) до сих пор плодоносят очень слабо. Эти виды в начальной стадии восстановительной сукцессии оказываются менее конкурентноспособными.

Среди новых видов, появившихся после ветровала, не обнаружено преобладания какой-либо специализированной к хвойным или лиственным породам группы симбионтов. Так, к облигатным симбионтам ели относятся 4 вида, а к симбионтам лиственных пород — 5, остальные образуют микоризу с различными породами деревьев.

Ксилотрофы. Видовое разнообразие и численность грибов, разрушающих древесину, зависит от количества и разнообразия древесного опада. После ветровала к валежинам, находящимся на разных стадиях разложения, добавились новые сухие и свежие стволы разных пород, ветви, вывернутые корни, образовавшие в некоторых местах многоярусные завалы. Считается, что первая стадия разложения отмершей древесины, осуществляется сумчатými и несовершенными грибами, вторая стадия базидиальными грибами, преимущественно афиллофороидными (Бурова, 1991). По данным В. А. Мухина (1993) разложение веточного опада в условиях южной тайги длится у осины 7, у березы — 9, у ели — 14 лет. Разложение стволов идет гораздо медленнее. Так, за 6 лет в темнохвойных южнотаежных лесах разрушается 38 % древесины осины, 33 % березы, 27 % ели (Мухин, 1993).

До ветровала на площади отмечено 25 видов агарикоидных ксилотрофных грибов. По числу базидиом доминировали *Hypholoma fasciculare* (Huds.: Fr.) P Kumm., а также *Galerina atkinsoniana* A. H. Sm. и *G. camerina* (Fr.) Kühner, которые обычно поселяются на полуразложившейся древесине. В первый постветровальный период видовое разнообразие и, особенно, численность ксилотрофов находились на низком уровне (рис. 2 и 3). На пятый год (1999 г.) число видов увеличилось до 31, на восьмой год (2002 г.) — до 44. Всего после ветровала зарегистрирован 61 вид. Численность базидиом после ветровала увеличивалась еще значительно.



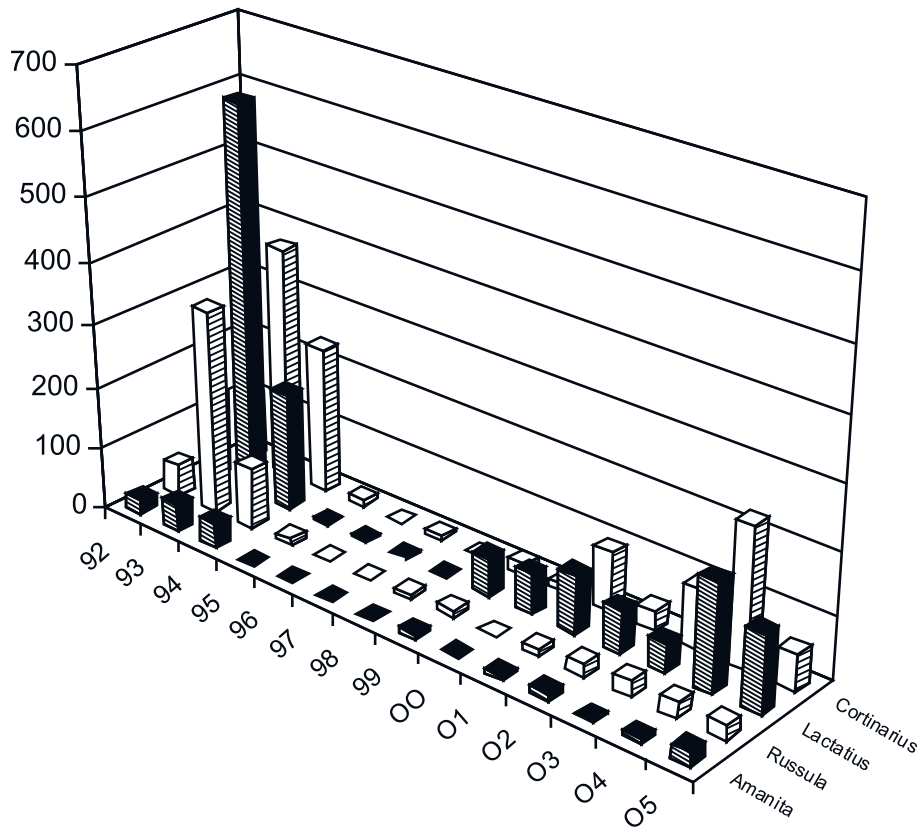


Рис. 5. Динамика численности базидиом некоторых родов эктомикоризных симбиотрофов на ППУГ-3.

В 1999 г. численность ксилотрофов стала такой же, как до ветровала, а в последние годы более чем в 2 раза превышает ее.

После 1995 г. значительную часть урожая составляют три вида: *Huophiloma fasciculare*, *Armillaria mellea* s. l. растущие на новых, слабо разложившихся валежинах, а также *Coprinus disseminatus* (Pers.: Fr.) Gray, который поселился на корнях упавшей березы и почти ежегодно (с 1999 г.) очень обильно плодоносит.

На новом валеже ели с 2001 г. обильно плодоносит *Mycena epipterygia* (Scop.) Gray var. *epipterygioides* (A Pearson) Kühner. Также на стволах ели ежегодно (с 1999 г.) встречаются *Panellus mitis* (Pers.: Fr.) Singer, *Mycena speirea* (Fr.: Fr.) Gillet и *Pluteus plautus* (Weinm.) Gillet.

На новых валежинах и ветках березы ежегодно встречаются (с 1998 г.) *Simocybe sumptuosa* (P.D. Orton) Singer и *S. centunculus* (Fr.) P Karst. К валежинам осины приурочены *Mycena alba* (Bres.) Kühner, *M. hiemalis* (Osbeck: Fr.) Quél., *Crepidotus mollis* (Schaeff.: Fr.) Staude, *Pleurotus calypttratus* (Lindblad) Sacc., *Pleurotus pulmonarius* (Fr.: Fr.) Quél., *Pluteus cinereofuscus* J.E. Lange.

На разложившихся старых валежинах активно плодоносит *Pholiota lubrica* (Pers.: Fr.) Singer. К разложившейся древесине приурочены многие виды родов *Mycena* (11 видов), *Pluteus* (7 видов), *Galerina*, (5 видов).

Многие виды, появившиеся после ветровала, представлены единичными базидиомами: *Bolbitius*

*reticulatus* (Pers.: Fr.) Ricken, *Flammulaster limulatooides* P.D. Orton, *Hohenbuehelia atrocoerulea* (Fr.: Fr.) Singer *Pluteus pellitus* (Pers.: Fr.) P Kumm. *Tricholomopsis flammula* Métrod и другие.

Таким образом, уже на первых этапах разложения отмершей древесины (4-5 год после вывала), валеж стал заселяться агарикоидными базидиомицетами, которые на 10-11 год начинают играть заметную роль в ее разложении. В дальнейшем, по мере разложения древесных остатков, численность агарикоидных ксилотрофов будет увеличиваться.

Большая группа напочвенных сапротрофов использует в качестве источника пищи органические соединения мелких фракций древесного опада и отмерших травянистых растений, различающихся степенью деструкции. Среди напочвенных сапротрофов наблюдается четкая специализация по фракциям опада, видовой принадлежности растений, степени деструкции подстилки, поэтому они разделяются на несколько групп.

**Сапротрофы на опаде.** Опад - самый верхний слой подстилки, состоящий из мелких неразложившихся остатков древесных растений — веточек, листьев, хвои, шишек. Грибы, разлагающие опад, отличаются четкой специализацией по видовой принадлежности используемых растительных остатков. На ППУГ-3 отмечено 10 видов этой трофической группы. На хвое и веточках хвойных деревьев встречены *Hemimycena gracilis* (Quel.) Singer, *Marasmius androsaceus* (L.: Fr.) Fr., *M. wettsteinii*

Sacc. & Syd, *Micromphale perforans* (Hofm.: Fr.) Gray, *Mycena adonis* (Bull.: Fr.) Gray, *M. stylobates* (Pers.: Fr.) P Kumm., на березовых листьях - *Marasmius epiphyllus* (Pers.: Fr.) Fr. и *Mycena capillaripes* Peck, на шишках - *Mycena strobilicola* J. Favre & Kuhner и *Strobilurus esculentus* (Wulfen: Fr.) Singer. Кроме того, факультативно встречаются на опаде некоторые подстилочные виды грибов *Roridomyces roridus* (Fr.) Rexer, *Mycena vitilis* (Fr.) Quél.

Видовой состав сапротрофов на опаде практически не изменился после ветровала, но сильно варьирует по годам, так как гидротермический режим этого слоя подстилки очень непостоянен, что ограничивает развитие грибов. Малочисленные виды (*Hemimycena gracilis*, *Marasmius wettsteinii*, *Micromphale perforans*) в некоторые годы не дают плодовых тел, остальные виды более постоянны. Появление плодовых тел спорадическое и обычно массовое. Отмечено только 3 года массового плодоношения - 1993, 2001 и 2003 гг. В некоторые годы (1995, 1996, 1998 гг.) с сухим жарким летом они практически не плодоносили.

Герботрофы — группа грибов, развивающихся на остатках травянистых растений. На ППУГ-3 встречено всего 4 вида, которые поселяются на стеблях и листьях злаков — вейника тупочешуйного (*Calamagrostis obtusata*) и щучки дернистой (*Deschampsia cespitosa*). Впервые герботрофы зарегистрированы на пробной площади в 1997 г. Их появление четко связано с вывалом леса и мощным развитием травянистого покрова. Так, проективное покрытие вейника тупочешуйного увеличилось почти в три раза (табл. 1). Наиболее постоянным и многочисленным видом является *Psilocybe phyllogena* (Peck) Peck. С 1999 г. плодоносит, но не ежегодно, *Pleurotellus epibryus* (Fr.) Zmitr. Спорадично и единично плодоносят *Coprinus friesii* Quél. и *Flammulaster rhombosporus* (G. F. Atk.) Watling. Кроме того, иногда встречаются на травянистых остатках *Mycena flavoalba* (Fr.) Quél. и *Tubaria conspersa* (Pers.: Fr.) Fayod., которые отнесены нами к подстилочным сапротрофам.

Подстилочные сапротрофы. Эти грибы, развивающиеся непосредственно в более или менее разложившихся слоях подстилки, в своем развитии зависят от мощности подстилки и гидротермических условий. Их видовой состав гораздо богаче. До 1995 г. зарегистрирован 31 вид, при этом видовой состав слабо изменялся по годам (от 20 до 25 ежегодно) в отличие от численности. В послеветровальный период видовой разнообразие увеличилось до 40 видов.

Сразу после вывала произошло снижение числа видов до 3-5, на третий год видовой разнообразие увеличилось до 18 видов, на пятый год - до 29 видов и остается почти постоянным (от 25 до 32 видов ежегодно), хотя состав видов изменяется по годам.

Численность базидиом резко увеличилась уже на третий год после ветровала. В следующем сухом

и жарком году она снизилась, а затем с небольшими флуктуациями постепенно возрастает. Повышение видовой разнообразия подстилочных сапротрофов связано с накоплением большой массы разлагающегося древесного опада. Для проявления высокой численности подстилочных грибов необходимо также наличие благоприятных погодных условий (сочетание достаточного тепла и влаги), которые складываются не каждый год. За все время наблюдений такие благоприятные гидротермические условия были в 1993 и 2004-2005 гг.

До ветровала наблюдалась высокая численность *Mycena filopes* (Bull.: Fr.) P Kumm., *M. pura* (Pers.: Fr.) P Kumm., *M. sanguinolenta* (Alb. & Schw.: Fr.) P Kumm., *M. vulgaris* (Pers.: Fr.) P Kumm., *Xeromphalina fellea* Maire & Malenc. Сразу после ветровала доминировала только *Mycena vulgaris*. В последние годы состав доминантов восстановился, кроме того, к ним присоединились *Mycena leptoccephala* (Pers.: Fr.) Gillet, *M. citrinomarginata* Gillet, *Collybia cirrhata* (Schumach.: Fr.) P Kumm., *C. tuberosa* (Bull.: Fr.) P Kumm. и другие.

После ветровала не появлялись ни разу базидиомы *Clitocybe alexandri* (Gillet) Konrad и *Cystolepiota seminuda* (Lasch) Bon. Спорадично встречаются *Clitocybe clavipes* (Pers.: Fr.) P Kumm., *Clitocybe fragrans* (Sowerby: Fr.) P Kumm., *Clitocybe odora* (Bull.: Fr.) P Kumm., *Collybia ocior* (Pers.) Vilgalis et O. K. Mill.

Таким образом, у подстилочных сапротрофов после ветровала незначительно увеличилось видовое разнообразие, но численность не достигла максимального значения, зарегистрированного до ветровала.

Гумусовые сапротрофы развиваются в более однородном по механическому и химическому составу почвенном горизонте, поэтому их видовой состав наиболее стабилен (Бурова, 1991).

Действительно, все 15 видов, которые произрастали в первый период, сохранились и после ветровала. Среди них и доминанты *Entoloma plebejoides* (Schulz.) Noordel., *Entoloma sericatum* (Britzelm.) Sacc., *Conocybe tenera* (Schaeff.: Fr.) Fayod, и малочисленные виды *Lepiota clypeolaria* (Bull.: Fr.) P Kumm., *Entoloma lampropus* (Fr.: Fr.) Hesler., *Psathyrella fulvescens* (Romagn.) A. H. Sm. Спорадично и единично встречаются *Cystoderma fallax* A. H. Sm. & Singer, *Melanoleuca stridula* (Fr.) Singer ss. Métrod, *Lepiota felina* (Pers.: Fr.) P Karst. Сразу после ветровала плодоносили лишь 1-3 вида. С 1999 г. видовой разнообразие увеличилось до 13 и стало более менее постоянным от 13 до 19 видов ежегодно.

После ветровала появилось 12 новых видов. Среди них редкие в заповеднике виды со спорадичным плодоношением: *Agaricus semotus* Fr., *Melanoleuca cognata* (Fr.) Konrad. & Maubl., *Stropharia pseudocyanea* (Desm.: Fr.) Morgan, *Psathyrella gossypina* (Bull.: Fr.) A. Pearson & Dennis. Обнаружено несколько видов *Conocybe*, которые, возможно,

плодоносили на площади и раньше, но не выявлялись, как редкие и трудно различимые между собой по макропризнакам виды.

Появление в 1999 г. большого количества новых видов, по-видимому, связано с нарушением почвенного и растительного покрова мышевидными грызунами в предыдущий год. Появилось много участков незадернованной почвы, а гумусовый горизонт обогатился органическими веществами, что дало возможность активизироваться имевшимся в почве зачаткам видов гумусовых сапротрофов.

Численность гумусовых сапротрофов, невысокая по сравнению с другими группами, после ветровала уменьшилась, а с 1999 г. восстановилась, но не достигла доветровального уровня. Численность и имеет незначительные колебания по годам.

**Копротрофы** - небольшая по числу видов и узко специализированная на экскрементах травоядных животных трофическая группа. До вывала было зафиксировано 3 вида. После вывала древостоя и разрастания корневой поросли осины, подраста рябины площадь стали активно посещать лоси, оставляя экскременты. Видовое разнообразие и численность копротрофов увеличились. В последние годы выявлено 7 видов: *Psilocybe bullacea* (Bull.: Fr.) P Kumm., *Panaeolus speciosus* P.D. Orton, *Stropharia semiglobata* (Batsch: Fr.) Quéf. и 4 вида рода *Coprinus*. Обычно доминируют на лосиных экскрементах *Panaeolus speciosus* и *Coprinus stercoreus* Fr. Численность базидиом после ветровала увеличилась более чем на порядок, особенно обильно копротрофы плодоносили в 1999 и 2003 гг. (рис. 3). Следует отметить, что численность копротрофов не может быть зафиксирована достаточ-

но полно, так как их базидиомы живут от одного до несколько дней и не всегда попадают в учеты.

**Бриотрофы** - самая малочисленная трофическая группа грибов, обитающих на отмерших частях мхов. Она состоит из 2 видов — *Mycenella margaritispора* (J.E. Lange) Singer, *Psilocybe muscorum* (P.D. Orton) Mos. Последний вид встречается почти ежегодно на моховых подушках из *Polytrichum* с численностью до нескольких десятков экземпляров. *Mycenella margaritispора*, обнаруженный в 2003 г. единично, является очень редким видом как в заповеднике, так и в целом в России. Виды, встречающиеся на мхах факультативно (4 вида рода *Galerina* и 2 вида рода *Rickenella*), на ППУТ-3 растут чаще на древесине, поэтому мы отнесли их к ксилотрофам.

Из приведенного выше материала видно, что в микобиоте после массового вывала древостоя произошли большие изменения. В 1995 и 1996 гг. резко уменьшилось число видов и численность грибов всех трофических групп. В 1997 г. видовое разнообразие стало увеличиваться. В 1999 г. появилось много новых видов, и увеличилась численность грибов всех трофических групп. Появление на площади большого количества новых видов за короткий срок объясняется тем, что в почве постоянно существует банк грибных зачатков, который реализуется в процессе сукцессионных смен, а также при любых изменениях экологических условий (Коваленко, 1998).

Изменения трофической структуры микобиоты по числу видов, входящих в разные группы, которые произошли в результате разрушения растительного сообщества ветровалом, показаны на рисунке 6.

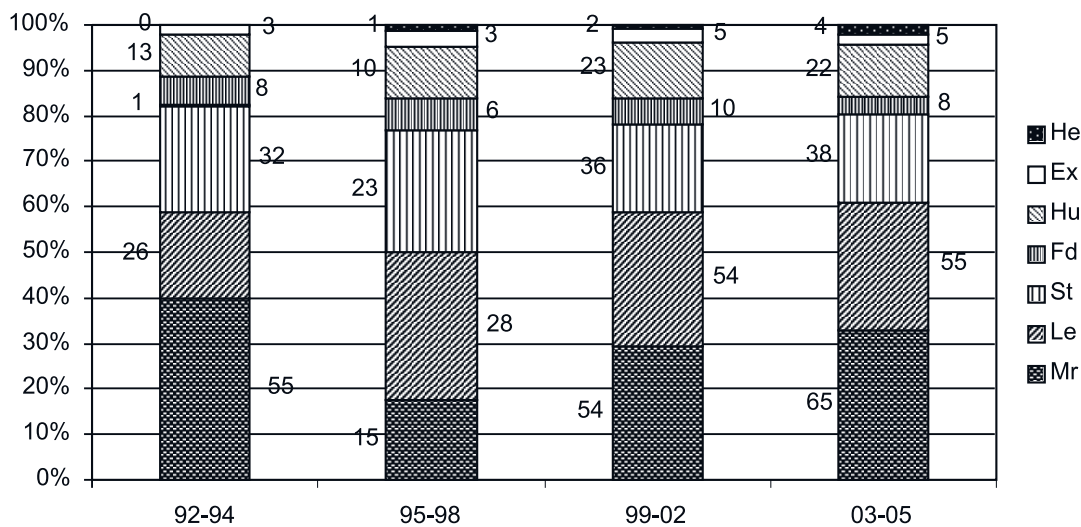


Рис. 6. Соотношение разных трофических групп микобиоты (%) и число видов в каждой группе (внутри столбцов) по четырем периодам наблюдений (в 1992-2005 гг.).

До ветровала микоризные грибы по видовому разнообразию были на первом месте - 40 %, далее подстилочные сапротрофы — 23 %, ксилотрофы

— 19 %, гумусовые сапротрофы — 9 %. На остальные группы приходилось 9 %.

После ветровала трофическая структура микобиоты резко изменилась. Микоризные грибы по видовому разнообразию переместились на третье место — 17 %, а первое место заняли ксилотрофы (32 %), второе - подстилочные грибы (26 %). Доля ксилотрофов возросла почти в два раза.

В третий период доля эктомикоризных грибов увеличилась (29 %), они разделили первое место с ксилотрофами (29 %), подстилочные занимают третье место (19 %), гумусовые - четвертое (12 %).

В четвертый период эктомикоризные грибы, заняли первое место (33 %), но их доля в микобиоте все-таки ниже, чем до ветровала. Ксилотрофы, подстилочные и гумусовые сапротрофы составляют почти такой же процент, как в третьем периоде (28 %, 19 %, 12 % соответственно). На долю остальных групп приходится 8 %.

Наибольшей трансформации подвергся видовой состав ксилотрофов. Они с третьего места, которое занимали до ветровала, переместились на первое, а в последний период на второе. Сходство видовой состав ксилотрофов первого и последнего периодов ( $K_G$ ) составляет 41 %. Выше сходство видовой состав гумусовых сапротрофов ( $K_G=45$  %) и эктомикоризных симбиотрофов ( $K_G=53$  %). Наиболее постоянными по видовому составу оказались подстилочные сапротрофы ( $K_G=65$  %).

По данным Л. Г. Переведенцевой (2000) за 20-летний период наблюдений в ельнике кисличном сильнее всего изменился видовой состав гумусовых сапротрофов ( $K_G=33$  %), а наиболее постоянным, также как и у нас, был видовой состав подстилочных сапротрофов ( $K_G=56$  %). Видовой состав ксилотрофов изменился в меньшей степени, чем у нас ( $K_G=51$  %).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате массового ветровала в пихто-ельнике мелкотравно-зеленомошном, уничтожившем 64 % древостоя, в микобиоте агарикоидных базидиомицетов произошли значительные изменения. Видовое разнообразие, снизившееся после ветровала, на пятый год достигло прежнего уровня, а в дальнейшем с небольшими колебаниями постепенно увеличивается. Численность базидиомицетов, также снизившаяся после ветровала, до сих пор не достигла максимальных значений, зарегистрированных ранее.

Ветровал неодинаково повлиял на виды разных эколого-трофические группы. В первые годы численность базидиомицетов всех трофических групп резко уменьшилась. Численность эктомикоризных симбиотрофов стала увеличиваться на пятый год, но до сих пор в 3,5 раза ниже, чем до ветровала. У бриотрофов, гумусовых и подстилочных сапротрофов численность также осталась на более низком уровне. Численность ксилотрофов восстановилась на пятый год, а на 11-ый год увеличилась

в три раза по сравнению с максимальной, зарегистрированной до ветровала. Превысили доветровальный уровень численности также копротрофы и сапротрофы на опаде.

Видовое разнообразие всех трофических групп после ветровала также сильно уменьшилось. Но уже на третий год у ксилотрофов и подстилочных грибов оно увеличилось, а на пятый год у них, а также у гумусовых сапротрофов и копротрофов, число видов стало больше по сравнению с начальным периодом наблюдений. Почти в два раза увеличилось видовое разнообразие ксилотрофов и гумусовых сапротрофов. Кроме того, после ветровала появились сапротрофы на остатках травянистых растений. Эктомикоризные симбиотрофы по числу видов только на десятый год достигли прежнего уровня, при этом их видовой состав изменился в значительной степени. В целом после ветровала видовое разнообразие агарикоидных макромицетов увеличилось со 138 (1992–1994 гг.) до 199 (2003–2005 гг.) видов. При этом произошли большие изменения видовой состав. Сходство ( $K_G$ ) микобиоты этих периодов составляет 50,4 %.

Изменилась эколого-трофическая структура микобиоты. В субклимаксовом сообществе на первом месте по видовому разнообразию всегда были эктомикоризные симбиотрофы, на втором подстилочные сапротрофы, далее ксилотрофы. Сразу после ветровала на первое место по числу видов вышли ксилотрофы и подстилочные сапротрофы, а доля эктомикоризных грибов резко уменьшилась. В последующие годы доля эктомикоризных грибов стала постепенно возрастать. В последнем периоде они доминировали по числу видов, на втором месте — ксилотрофы, на третьем — подстилочные сапротрофы.

Можно предположить, что в процессе восстановительной сукцессии нарушенного сообщества, видовой состав и эколого-трофическая структура микобиоты будут постоянно изменяться.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. — М.: «Наука», 1986. 222 с.
- Бурова Л. Г. Загадочный мир грибов. — М.: «Наука», 1991. 97 с.
- Горленко М. В., Сидорова И. И., Великанов Л. Л., Сидорова Г. И. Многолетняя динамика видовой разнообразия макромицетов Московской области // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. Сб. трудов межд. конф. — М.: 1998. С. 179–180.
- Иванов Д. М. Микобиоты эктомикориз *Picea abies* (L.) Karst. в ельнике черничном Ленинградской области. Автореф. канд. дисс. — СПб, 2003. 26 с.
- Коваленко А. Е. Роль эктомикоризных грибов в динамике лесных экосистем // Проблемы ботаники на рубеже 20–21 веков: Тезисы докл., представленных II (X) съезду РБО. Том 2. — СПб.: БИН РАН, 1998. С. 25.
- Марин Ю. Ф., Петросян В. Г. Информационная система «БИО-SYSTEM» и проблемы создания единых баз данных за-



- поведников Урала // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 21–24.
- Марина Л. В. Список агарикоидных базидиомицетов (Порядки *Agaricales*, *Boletales*, *Cortinariales*, *Hericiales*, *Polyporales*, *Poriales*, *Russulales*) Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 151–160.
- Марина Л. В. Таксономическая структура микобиоты агарикоидных базидиомицетов Висимского заповедника // Современная микология в России. Первый съезд микологов. — М.: Национальная Академия микологии, 2002. С. 113–114.
- Марина Л. В. Мониторинг плодоношения грибов в Висимском заповеднике (сем. *Russulaceae*) // Экология промышленного региона и экологическое образование. Материалы Всерос. науч. — практ. конф. — Нижний Тагил, НТГСПА, 2004. С. 69–72.
- Марина Л. В. Влияние катастрофического ветровала на плодоношение эктомикоризных агарикоидных базидиомицетов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды межд. конф. Т. 1. — СПб., БИН РАН, 2005а. С. 383–387.
- Марина Л. В. Агарикоидные базидиомицеты Висимского заповедника (Средний Урал) / под ред. О. В. Морозовой. Серия: *Folia Cryptogamica Petropolitana*. № 4. — СПб.: Изд-во ВИЗР. 2005. 86 с. В печати.
- Морозова О. В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Автореф. канд. дисс. — СПб., 2001. 26 с.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. — Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232 с.
- Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области. Автореф. докт. дисс. — М., 1999. 48 с.
- Переведенцева Л. Г. Трофическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов Пермской области // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. — СПб.: С-Петербургская госуд. хим. фарм. академия, 2000. С. 225–227.
- Предтеченская О. О Воздействии сплошной рубки на почвенный мицелий и плодоношение макромицетов сосняка черничного // Микол. и фитопатол. Т. 37, вып. 3. 2003. С. 36–41.
- Предтеченская О. О. Характер изменения обилия почвенного мицелия грибов при различных видах антропогенного воздействия // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2. — М., Петрозаводск: Карельский научн. центр РАН. 2004. С. 162–176.
- Сибгатуллин Р. З., Шлыкова Н. А. Влияние катастрофического ветровала 1995 г. на первобытные леса Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 24–31.
- Сопина А. А. Агарикоидные базидиомицеты горных лесов бассейна р. Белой (Северо-Западный Кавказ). Автореф. канд. дисс. — СПб., 2001. 22 с.
- Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: видовой состав и структура сообществ. Автореф. канд. дисс. — СПб., 2000. 22 с.
- Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. — Л.: «Наука», 1990. 197 с.
- Шубин В. И. К развитию исследований экологии макромицетов-симбиотрофов в лесах таежной зоны // Проблемы ботаники на рубеже 20–21 веков: Тезисы докл., представленных II (X) съезду РБО. Том 2. — СПб.: БИН РАН, 1998. С. 37.
- Шубин В. И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. 2. Сукцессии. // Микология и фитопатология. Т. 34, вып. 4. 2000. С. 17–24.
- Шубин В. И. Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2. — М.: Петрозаводск: Карельский научн. центр РАН, 2004. С. 272–286.
- Egli S., Bruner I. Mykorrhiza. Eine faszinierende Lebensgemeinschaft im Wald. Merkblatt für die Praxis. № 35. — Birmensdorf, WSL, 2002. 8 s.

## Третье дополнение к флоре сосудистых растений Висимского заповедника

Л. В. Марина

Висимский государственный природный заповедник, [marin@002.ru](mailto:marin@002.ru)

Изучение флоры Висимского заповедника проводится нами с 1982 г. Первые итоги были подведены публикацией «Аннотированного списка сосудистых растений...» (Марина, 1987), в котором приводятся сведения о характере распределения, встречаемости, фитоценотической приуроченности 406 видов и подвидов.

В 1991–1994 гг. в процессе изучения растительности заповедника, при составлении геоботани-

ческих описаний, обнаружено 15 новых видов и 3 вида исключены из флоры (Марина, 1996). В дальнейшем, попутно с другими исследованиями, нами выявлялись новые виды сосудистых растений. Эти сведения, а также выделенные «микровиды» из сборного вида *Taraxacum officinale* L. s. l., вошли во второе дополнение к флоре (Марина, 2001).

В 2001 г. для общероссийской сводки по биоразнообразию «Современное состояние биораз-



нообразия на заповедных территориях России» нами подготовлена таксономическая база данных сосудистых растений заповедника, содержащая 430 видов, подвидов и разновидностей (Марина, 2003). Однако в этой публикации без согласования с нами (видимо по ошибке) для Висимского заповедника пропущено 15 видов: *Avena sativa* L., *Festuca rubra* L. var. *barbata* Hack., *Lolium temulentum* L., *Artemisia vulgaris* L., *Carlina vulgaris* L., *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz, *Erysimum cheiranthoides* L., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Chenopodium album* L., *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub, *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult., *Knautia tatarica* (L.) Szabo, *Succisa pratensis* Moench, *Euphrasia brevipila* Burn. et Greml. Названия растений в этой работе даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

За истекшее пятилетие накоплены новые сведения о флоре сосудистых растений заповедника. Обнаружены новые виды при обследовании территории заповедника, вновь присоединенной к нему в 2001 г. Найдены новые виды сторонними исследователями, работавшими на территории заповедника - аспиранткой ИЭРиЖ УрО РАН О. В. Телеговой (2003), аспирантом УрГУ М. М. Юдиным (Телегова, Юдин, 2002), а также сотрудниками Центра экологии и продуктивности лесов РАН (Москва).

Кроме того, нами проведена обработка лютиков секции *Ranunculus* по «Флоре Восточной Европы» (Цвелев, 2001). Все определения в 2006 г. проверены Н. Н. Цвелевым. Некоторые виды были им переопределены. Вместо трех видов этой секции, понимаемых в широком смысле — *Ranunculus auricomus* L. s. l., *Ranunculus cassubicus* L. s. l., *Ranunculus monophyllus* Ovcz s. l. (Марина, 1986), выявлено 14 «микровидов». Из них четыре (*Ranunculus haasii* Soó, *R. antygyphyllus* (Markl.) Ericss., *R. kalinensis* (Markl.) Ericss., *R. quadrivaginus* (Valta) Ericss.) являются новыми для Волжско-Камского флористического подрайона. Приведенный ниже список лютиков является предварительным. Н. Н. Цвелев считает, что эта группа на Урале очень слабо исследована и требует дальнейшего изучения.

В 2001 г. сотрудником Гербария БИН РАН А. Н. Сенниковым просмотрен имеющийся у нас гербарий по роду *Hieracium* L. s. l. В результате многие виды, определенные в 1986 г. Р. Н. Шляковым (Марина, 1987), были им переопределены. Вместо 10 видов определено 14. Ниже приводится список новых видов, включая род *Pilosella*, выделенный из рода *Hieracium* L. s. l. Сведения о некоторых из этих видов, новых для Среднего Урала, были опубликованы А. Н. Сенниковым (2002).

Все дополнения к флоре фиксировались в отдельных томах «Летописи природы» за 2001–2004 гг.

Ниже в систематическом порядке приводятся отдельными списками:

— новые виды — впервые найденные, а также переопределенные, которые под другими названиями были опубликованы ранее (Марина, 1987);

— виды, исключенные из флоры;

— новые местонахождения редких видов.

В аннотациях к видам приводятся: синонимы, а также прежние названия (если вид переопределен), местонахождение, дата сбора, авторы сбора и определения (если собран или определен не нами), литературный источник, где опубликованы сведения о виде, а также другие сведения. Номера кварталов даны по лесоустройству 2000 г.

## НОВЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЗАПОВЕДНИКА

### Сем. *Araceae*

*Calla palustris* L. — Белокрыльник болотный. — Кв. 9, берег р. Сулем, от зимовья 400 м вверх по течению, прирусловое болото; 10.07.2001; собр. и опр. М. М. Юдин, О. В. Телегова.

### Сем. *Cyperaceae*

*Eleocharis austriaca* Hayek. — Болотница австрийская. — Кв. 13, «Невьянский зимник», влажный осоково-щучковый луг; 1207.1982; собр. Л. В. Марина, опр. М. М. Юдин.

### Сем. *Juncaceae*

*Juncus articulatus* L. — Ситник членистый. — Кв. 112, поляна около зимовья, однолетнемятливо-дернистощучковое сообщество (Телегова, 2003). — Кв. 121, «Новошайтанская дорога», на обочинах и между колеями дороги, 17.06.2003.

Ранее указывался Н. М. Грюнер (1979) для территории заповедника «Висим», нами не был встречен. Очевидно, этот сорный вид был занесен в кв. 112 с автомобильной дороги во время строительства зимовья.

*Juncus alpino-articulatus* Chaix (= *Juncus alpinus* Vill.) — Ситник альпийско-членистый. — Кв. 162, «Новошайтанская дорога», на сырых местах дороги, 17.06.2003. Встречается в разных частях дороги.

Указывается Н. М. Грюнер (1979) для территории заповедника «Висим», нами на территории Висимского заповедника в границах до 2001 г. не был встречен.

### Сем. *Poaceae*

*Festuca altissima* All. — Овсяница высокая. — Кв. 153, южный склон г. Большой Сутук, разреженный ельник с липой, 10.07.2005, собр. и опр. Е. Ю. Бакун. Кв. 124, склон г. Большой Сутук, пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, 14.07.2005, собр. Н. В. Беляева.

Указывается Н. М. Грюнер (1979) для г. Пахомиха.

**Сем. Polygonaceae**

*Rumex longifolius* — Щавель длиннолистный. DC. — Кв. 46, около зимовья, вблизи бывшей конюшни, дернистошущуково-двунадрезнопикульниково-крапивное сообщество (Телегова, 2003).

**Сем. Ranunculaceae*****Ranunculus aggr. auricomus* L.**

*Ranunculus haasii* Soó — Лютик Хааса. — Кв. 12, сырая замоховелая поляна около пожарной вышки, 22.05.2005, опр. Н. Н. Цвелев.

Н. Н. Цвелев (2001) не указывает этот вид для Волжско-Камского флористического подрайона.

*Ranunculus brunnescens* (Markl.) Ericss. — Лютик буроватый. — Кв. 12, елово-березовый лес, 28.05.2004, опр. Н. Н. Цвелев.

*R. auricomus* L. — Лютик золотистый. — Кв. 9, берег р. Сулем, старая надпойменная терраса, поляна около зимовья, 2.06.2004.

***Ranunculus aggr. obtusulus* Markl.**

*Ranunculus obtusulus* Markl. — Лютик туповатый. — Кв. 12, сырая замоховелая поляна около пожарной вышки, 4.06.2004, опр. Н. Н. Цвелев. По мнению Н. Н. Цвелева этот образец не совсем типичный и, вероятно, принадлежит к особому виду.

***Ranunculus aggr. basitruncatus* Borch. — Kolb.**

*Ranunculus orstobottnicus* (Markl. ex Kvist) Ericss. — Лютик ботнический. — Дер. Большие Галашки, лужайка, 28.05.2004, опр. Н. Н. Цвелев. Н. Н. Цвелев (2001) не указывает этот вид для Волжско-Камского флористического подрайона. У С. А. Овеснова (1997) он приводится для Пермской области.

***Ranunculus aggr. biformis* Walo Koch**

*Ranunculus ganeschinii* Tzvel. — Лютик Ганешина. — Кв. 21, западная граница заповедника, опушка леса, 3.06.2004.

***Ranunculus aggr. fallax* (Wimm. Et Grab.) Schur**

*Ranunculus mesidius* (Markl.) Ericss. — Лютик промежуточный. — Кв. 12, разнотравный луг, 7.06.1984.

*Ranunculus kalinensis* (Markl.) Ericss. — Лютик калиновский. — Кв. 8, сырая поляна, 7.06.1984, опр. Н. Н. Цвелев.

Н. Н. Цвелев (2001) не указывает этот вид для Волжско-Камского флористического подрайона.

*Ranunculus antytophyllus* (Markl.) Ericss. — Лютик тавастинский. — Кв. 44, берег р. Сулем, сырая лужайка, 19.06.1984, опр. Н. Н. Цвелев.

Н. Н. Цвелев (2001) не указывает этот вид для Волжско-Камского флористического подрайона.

***Ranunculus aggr. cassubicus* L.**

*Ranunculus cassubicus* L. — Лютик кашубский. — Кв. 2, северная просека, осиново-березовый высокоотравный лес, 5.06.1991, опр. Н. Н. Цвелев.

*Ranunculus imitans* (Markl.) Ericss. — Лютик имитирующий. — Кв. 12, северная просека, на тропе, в смешанном лесу, 28.05.2004.

*Ranunculus quadrivaginat* (Valta) Ericss. — Лютик четырехвлагалищный. — Кв. 42, просека, сырая тропа, 26.06.1985. — Кв. 12, сырая дорога, 25.06.2001. — Кв. 9, правый берег р. Сулем, надпойменная терраса, сырая поляна около зимовья, 20.05.2004. — Кв. 123, вершина г. Малый Сутук, березняк разнотравный, на феноплощади (ПФП-3), 25.05.2005, собр. Н. В. Беляева. Все сборы опр. Н. Н. Цвелев.

Этот вид наиболее широко распространен в заповеднике, встречается на сырых дорогах и полянах, в разреженных березняках.

Н. Н. Цвелев (2001) не указывает этот вид для Волжско-Камского флористического подрайона.

***Ranunculus aggr. monophyllus* Ovcz.**

*Ranunculus ponojensis* (Markl.) Ericss. — Лютик понойский. — Кв. 9, правый берег р. Сулем, надпойменная терраса, сырая поляна около зимовья, 20.05.2004. — Кв. 39, правый берег р. Сулем, пойменный луг, 1.06.1985.

*Ranunculus monophyllus* Ovcz. — Лютик однолистный. — Кв. 13, разнотравный луг, 21.05.2004.

**Сем. Rosaceae**

*Alchemilla hians* Juz. — Манжетка зияющая. — Кв. 46, левый берег р. Сулем, низкотравный луг на месте старого жилья, 7.08.1985, опр. П. В. Куликов.

*Alchemilla rigescens* Juz. — Манжетка твердеющая. — Кв. 38, около зимовья и кв. 45, на поляне (Телегова, Юдин, 2002).

*Alchemilla subcrenata* Bus. — Манжетка городковатая. — Кв. 140, поляна к югу от зимовья, большеподорожничково-однолетнемятликовое сообщество (Телегова, 2003).

*Sorbus aucuparia* L. — Рябина обыкновенная. — Кв. 70, привершинная часть г. Липовый Сутук, заросли рябины и малины, 18.06.2003. Встречается единично на северном склоне г. Липовый Сутук (кв. 70 и 71) среди рябины сибирской *Sorbus sibirica* Hedl. (= *S. aucuparia* subsp. *glabrata* (Wimm. et Grab.) Cajand.

От типичной *Sorbus aucuparia* отличается опушением нижней стороны листочков — не сплошным, а только по жилке. Возможно, это переходная форма гибридного происхождения, которую иногда выделяют в отдельный вид *Sorbus gorodkovii* Pojark.

Н. М. Грюнер (1977) приводит этот вид для всей территории заповедника «Висим». На террито-

рии Висимского заповедника ранее мы находили только *Sorbus sibirica* (Марина, 1987). В темнохвойных лесах заповедника рябина растет преимущественно в виде подростка, не достигая генеративного состояния. Лишь в восточной части заповедника на молодых вырубках и на каменистой вершине г. Большой Сутук рябина входит в древесный ярус и здесь мы находили только *Sorbus sibirica*. После ветровала рябина на открытых местах разрослась и достигла генеративного состояния. На г. Липовый Сутук в зарослях рябины сибирской были найдены экземпляры рябины обыкновенной.

#### Сем. *Onagraceae*

*Epilobium ciliatum* Rafin. (= *E. adenocaulon* Hausskn.). — Кипрей реснитчатый. — Кв. 46 поляна около зимовья, дернистошучково-двунадрезно-пикульниково-крапивное сообщество; кв. 69, ползучелютиково-дернистошучковое сообщество; кв. 101, однолетнемятликово-дернистошучковое сообщество (Телегова, 2003). Заносный сорный вид.

#### Сем. *Campanulaceae*

*Campanula patula* L. — Колокольчик раскидистый. — Кв. 127 правый берег р. Нотиха, лесная поляна на месте старого жилья, единичные экземпляры, 16.08.2002. Н.М. Грюнер (1977) приводит этот вид как обычный для долины р. Чусовой, откуда он, видимо, был занесен в то время, когда здесь занимались углежжением.

#### Сем. *Asteraceae*

*Hieracium albocostatum* (Norrl.) Juxip. — Ястребинка беложилковая. — Кв. 123 (109), молодой березовый лес, 23.08.1985, собр. Л.Н. Магданова.  
*Hieracium angustum* Lindeb. — Ястребинка узкосегментная. — Кв. 12, молодой березняк мелко-травно-вейниково-зеленомошный, 17.08.1987 (Сенников, 2002).  
*Hieracium condylodes* Brenn. (= *H. polycomum* Dahlst. ex Norrl., *H. plurifoliosum* Schischk. et Steinb.) — Кв. 144, к югу от просеки, южный склон, березово-рябиновый высокотравный лес, 27.08.1986 (Сенников, 2002).  
*Hieracium diaphanoides* Lindeb. — Ястребинка почти-прозрачная. — Кв. 17, берег р. Сулем, пихтово-еловый хвощево-мелкотравный лес, 12.07.1985.  
*Hieracium diminuens* (Norrl.) Norrl. — Ястребинка уменьшающаяся. — Кв. 13, западная граница заповедника, сосново-еловый мелкотравный лес, 26.08.1982. — Кв. 13, сосновые посадки, 18.06.1991 (Сенников, 2002).  
*Hieracium fulvescens* Norrl. — Ястребинка рыжеватая. — Кв. 9, прибрежный лес, 15.08.1986. — Кв. 18, берег р. Сулем, елово-березовый

высокотравно-вейниковый лес, 22.08.1985 (Сенников, 2002).

*Hieracium incurrens* (Norrl.) Norrl. — Ястребинка вдающаяся. — Кв. 70 (67), западная просека, г. Липовый Сутук, пихто-ельник липняковый разнотравный, 28.08.1986. — Кв. 111, г. Большой Сутук, пихто-ельник альпийско-горцовый, 31.07.1984 (Сенников, 2002).  
*Hieracium krylovii* Nevsky ex Schljak. — Ястребинка Крылова. — Кв. 13, старая дорога, зарастающая лесом, 07.08.1985. — Кв. 42, елово-березовый аконитово-вейниковый лес, 17.07.1991. — Кв. 111, г. Большой Сутук, 650 м н. у. м., южный склон, березняк высокотравный, 27.08.1986.  
*Hieracium potale* Norrl. Кв. 29, пихтово-еловый крупнопоротниковый лес, 13.06.1991 (Сенников, 2002).  
*Hieracium reticulatum* (Lindeb.) Lindeb. (= *H. vischere* Juxip) — Ястребинка сетчатая. — Кв. 9, крутой берег р. Сулем, опушка леса, 24.08.1985. — Кв. 9, елово-березовый высокотравный лес, 10.09.1986, собр. А.А. Кулахметова.  
*Hieracium subpellucidum* Norrl. — Ястребинка прозрачная. — Кв. 125 (111), гора Большой Сутук, пихто-ельник альпийскогорцовый, 31.07.1984. Собрана вместе с *H. incurrens*.  
*Pilosella* × *glomerata* (Froel.) Fries — Ястребиночка скученная. — Кв. 13, пихто-ельник мелкотравный субкоренной, 20.07.1983.

#### ВИДЫ, ИСКЛЮЧЕННЫЕ ИЗ СПИСКА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

*Ranunculus propinquus* C. A. Mey. Определен нами ошибочно. В списке приведено два близких вида *R. propinquus* C. A. Mey. и *R. borealis* Traut., которые следует рассматривать как один вид *Ranunculus subborealis* Tzvel. (= *R. borealis* Traut.).  
*Geum urbanum* L. Определен нами ошибочно.  
*Chimaphila umbellata* (L.) W. P. C. Barton. Определен нами ошибочно.  
*Hieracium argillaceum* Jord. s. l. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. inuloides* Tausch s. l. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. caesium* (Fries) Fries Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. laevigatum* Willd. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. leptothyrsoides* (Zahn) Juxip. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. onegense* (Norrl.) Norrl. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. vischerae* Juxip. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.  
*H. pseuderectum* Schljakov. Определен Р.Н. Шляковым ошибочно.

## НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ

*Malaxis monophyllos* (L.) Sw. — Мякотница однолиственная. Обнаружено второе местонахождение этого редкого в заповеднике вида. — Кв. 13, сосняк разнотравный, 26.08.2002, единично. Вид включен в Красные книги Среднего Урала (1996) и Свердловской области.

*Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver. — Пальчатокоренник гебридский. Найдено два местонахождения около автодороги из дер. Большие Галашки в пос. Чусовое. — Кв. 128 на обочине дороги, 25.06.2002. — Кв. 155, склон южной экспозиции, вдоль дороги в сыром замоховелом кювете, 25.06.2002. Вид включен в Красные книги Среднего Урала (1996) и Свердловской области.

*Corallorhiza trifida* Chatel. — Ладьян трехнадрезный. — Кв. 55, на просеке, 200 м западнее р. Малая Кутья, в заболоченном ельнике сфагновом. Вид включен в Красные книги Среднего Урала (1996) и Свердловской области.

*Eriopogon aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. — Надбородник безлистный. — Кв. 13, разреженный пихто-ельник разнотравный, ППУГ-3, один экземпляр, 12.08.2005. Вид включен в Красные книги Среднего Урала (1996) и Свердловской области.

Таким образом, к списку сосудистых растений добавляется 38 новых видов, в то же время исключается 11 видов. Следовательно, в настоящее время во флоре Висимского заповедника насчитывается 457 видов сосудистых растений.

В заключение следует сказать, что новая территория заповедника требует тщательного флористического обследования. Кроме того, необходима ревизия сосудистых растений на территории, подвергшейся катастрофическому ветровалу, что в настоящее время затруднено, так как передвигаться в заповеднике можно только по расчищенным тропам и просекам.

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам БИН РАН д. б. н. Н. Н. Цвелеву и к. б. н. А. Н. Сенникову, а также сотруднику Ботанического сада УрО РАН к. б. н. П. В. Куликову за участие в определении гербарного материала.

### ЛИТЕРАТУРА

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилегающих к нему терри-

торий южнотаежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темновойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1977. С. 52–137.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилегающих к нему территорий южнотаежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темновойных лесах Среднего Урала. — Свердловск: изд. УрГУ, 1979. С. 5–32.

Красная книга РСФСР (Растения). — М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). — Екатеринбург: изд. УрГУ, 1996. 297 с.

Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР (оперативно-информационный материал комиссии АН СССР по координации исследований в заповедниках). — М.: 1987. — 43 с.

Марина Л. В. Дополнения к флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 93–95.

Марина Л. В. К флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 162–165.

Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского государственного природного заповедника // Современное состояние биоразнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. Сосудистые растения. — М., 2003. С. 38–78 (в сводной таблице).

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. — Пермь: изд. Перм. ун-та, 1997. 252 с.

Сенников А. Н. Новые находки видов *Hieracium* (Asteraceae) на Урале и в Западной Сибири // Бюлл. МОИП, 2002. С. 6–8.

Телегова О. В. Синантропная флора Висимского заповедника (Средний Урал) // Растительность и растительные ресурсы европейского Севера России. — Архангельск, 2003. С. 85–87.

Телегова О. В., Юдин М. М. Новые и редкие виды флоры Висимского государственного биосферного заповедника // Биота горных территорий: история и современное состояние. Материалы конф. молодых ученых. — Екатеринбург, 2002. С. 225–226.

Цвелев Н. Н. Лютик — *Ranunculus* L. // Флора Восточной Европы. Т. X. — СПб.: Мир и семья, 2001. С. 100–158.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. — СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.



## Виды растений и грибов из Красных книг в Висимском заповеднике

Л. В. Марина

Висимский государственный природный заповедник, marin@002.ru

Изучение особо охраняемых видов растений в Висимском заповеднике проводится с 1982 г. Основанием для отнесения видов к этой категории послужили первоначально союзная академическая сводка по редким видам (Редкие..., 1981) и региональный список редких и исчезающих растений (Горчаковский, Шурова, 1982). Позднее вышли из печати: Красная книга СССР (1984), Красная книга РСФСР (1988), а также Красная книга Среднего Урала (1996). Список особо охраняемых видов был откорректирован в соответствии с этими изданиями. Из видов, занесенных в 3 последние сводки, в заповеднике зарегистрированы: 21 вид сосудистых растений, 2 вида лишайников и 6 видов грибов (Марина, 1997а, б).

В Красной книге Среднего Урала (1996) есть некоторые неточности. В следующем издании Красной книги в аннотациях к 14 видам следует добавить «охраняется в Висимском биосферном заповеднике». Это следующие виды — цицербита уральская, короставник татарский, касатик сибирский, кубышка желтая, кубышка малая, тайник яйцевидный, мякотница однолистная, любка двулистная, пион уклоняющийся, гроздовник ланцетовидный (Марина, 1987а, б), гриб-зонтик высокоый (Марина, 2001), трутовик лакированный, трутовик лапландский, трутовик Каяндера (Ставищенко, 2001). И напротив, башмачок пятнистый, который приводится для Висимского заповедника, здесь пока не обнаружен. Его ближайшее местонахождение, известное по литературе, находится в охранной зоне заповедника, вблизи бывшего кордона Щербачи (Грюнер, 1979).

Изучение распространения и состояния популяций редких видов проводилось по программе Летописи природы, а также в рамках специальных тем: «Анализ состояния популяций редких видов растений и животных, включенных в Красную книгу РСФСР» (1986–1990 гг.) и «Растения и животные из Красной книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника» (1997 г.). Было выявлено распространение этих видов на территории заповедника, встречаемость, численность локальных популяций особо редких видов (Марина, 1992, 1994). Составлены Кадастр и карты местонахождений видов Красных книг (Растения и животные..., 1997). Проводится мониторинг за численностью и состоянием ценопопуляций некоторых редких видов, сведения о которых приводятся ежегодно в Летописи природы.

В последнее время вышли два новых постановления о редких видах. В постановлении Прави-

тельства Российской Федерации приводятся новый перечень видов Красной книги Российской Федерации (ККРФ) по состоянию на 1 июня 2005 г. и перечень исключенных видов. В постановлении Правительства Свердловской области от 23.03.2006 г. приводится список видов животных, растений и грибов, внесенных в Красную книгу Свердловской области (ККСО) и подлежащих особой охране. На основании этих документов список видов Красных книг, охраняемых в Висимском заповеднике, должен быть пересмотрен.

Из списка видов ККРФ исключены виды грибов - осиновик белый (*Leccinum percandidum* (Vassilk.) Watl.) и паутинник фиолетовый (*Cortinarius violaceus* (L.: Fr.) Fr.). Ежевик коралловидный (*Herizium coralloides* (Scop.: Fr.) S. F. Gray) заменен другим, не встречающимся у нас, видом-ежевиком альпийским (*Herizium alpestre* Pers.).

Внесен новый вид афиллофоровых грибов - трутовик лакированный. К лишайникам добавлено 3 вида: стереокаулон пальчатолостный, тукнерария Лаурера, бриория Фремонта.

В настоящее время в списке растений, охраняемых в Висимском заповеднике из ККРФ находится 10 видов, в том числе 3 вида покрытосеменных растений, 5 видов лишайников и 2 вида грибов:

### Покрытосеменные растения

Надбородник безлистный — *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw.

Калипсо луковичный — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes

Ветреничка уральская — *Anemonoides uralensis* (DC.)

Holub

### Лишайники

Уснея цветущая — *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg.

Лобария легочная — *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.

Стереокаулон пальчатолостный — *Stereocaulon dactylophyllum* Florke

Тукнерария Лаурера — *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randlane et Thell

Бриория Фремонта — *Bryoria fremontii* (Tuck.) Brodo

### Грибы

Трутовик лакированный — *Ganoderma lucidum* (W. Curt.: Fr.) P. Karst.

Саркосома шаровидная — *Sarcosoma globosum* (Schmidel) Rehm.



Саркосома шаровидная приводится для Висимского заповедника впервые (кв.12; молодой ельник, 23.05.2006; Ю. Ф. Марин и Л. В. Марина; 7 экземпляров). Это третье из известных нам местонахождений в Свердловской области. Одно местонахождение — Сысертский район (Красная книга..., 1996), а второе — окрестности пос. Всеволодо-Благодатское Североуральского района.

В Висимском заповеднике произрастает также 21 вид покрытосеменных растений и 1 вид грибов из Красной книги Свердловской области:

#### Покрытосеменные растения

- Лук победный, черемша — *Allium victorialis* L.  
 Цицербита уральская — *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd.  
 Короставник татарский — *Knautia tatarica* (L.) Szabo.  
 Касатик (ирис) сибирский — *Iris sibirica* L.  
 Гусиный лук ненецкий — *Gagea samojedorum* Grossh.  
 Лилия кудреватая, саранка — *Lilium martagon* L.  
 Кубышка желтая — *Nuphar lutea* (L.) Smith.  
 Кубышка малая — *Nuphar pumila* (Timm) DC.  
 Ладыня трехраздельный, коралловый корень — *Corallorrhiza trifida* Chatel.  
 Пололепестник зеленый — *Coeloglossum viride* (L.) S Hartm.  
 Пальчатокоренник гебридский — *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver. (*D. fuchsii* auct.).  
 Пальчатокоренник пятнистый — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo.  
 Гудайера ползучая — *Goodyera repens* (L.) R Br.  
 Кокушник длиннорогий — *Gymnadenia conopsea* (L.) R Br.  
 Хаммарбия болотная — *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze.  
 Тайник сердцевидный — *Listera cordata* (L.) R Br.  
 Тайник яйцевидный — *Listera ovata* (L.) R Br.  
 Мякотница однолистная — *Malaxis monophyllos* (L.) Sw.  
 Любка двулистная, ночная фиалка — *Platanthera bifolia* (L.) Rich.  
 Пион уклоняющийся — *Paeonia anomalia* L.  
 Ветреничка отогнутая (ветреница отогнутая) — *Anemonoides reflexa* (Steph.) Holub (*Anemone reflexa* Steph.).

#### Грибы

- Ригидопорус шафранно-желтый — *Rigidoporus crocatus* (Pat.) Rivarden (Ставищенко, в наст. сборнике).  
 Все эти виды (за исключением гудайеры ползучей и ригидопоруса шафранно-желтого) включены также в Красную книгу Среднего Урала (1996).  
 Кроме того, в ней присутствуют 1 вид папоротниковидных растений и 6 видов грибов, отсутствующих в федеральном и областном списках:

#### Папоротниковидные растения

- Гроздовник ланцетовидный — *Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmel.) Angstr.

#### Грибы

- Гриб-зонтик высокий — *Macrolepiota procera* (Scop.: Fr.) Sing.  
 Осиновик белый — *Leccinum percandidum* (Vassilk.) Watl.  
 Паутинник фиолетовый — *Cortinarius violaceus* (L.: Fr.) Fr.  
 Трутовик Каяндера — *Fomitopsis cajanderi* (P Karst.) Kotl. et Pouz.  
 Трутовик лапландский — *Amylocystis lapponica* (Romell) Singer  
 Ежевик коралловидный — *Hericium coralloides* (Scop.: Fr.) Pers.  
 Таким образом, в настоящее время перечень растений и грибов из Красных книг разного уровня, охраняемых в Висимском заповеднике, содержит 39 видов, в том числе 24 вида покрытосеменных растений, 1 вид папоротниковидных, 5 видов лишайников, 9 видов грибов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. — М.: Наука, 1982. 208 с.  
 Красная книга РСФСР: Растения. — М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.  
 Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. — М.: Лесная промышленность, 1984. Т. 2. 478 с.  
 Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). — Екатеринбург: изд-во Уральского ун-та, 1996. 297 с.  
 Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника / Под ред. В. Н. Тихомирова. Сер. Флора и фауна заповедников СССР. — М., 1987а. Вып. 8. 44 с.  
 Марина Л. В. Итоги инвентаризации редких растений Висимского заповедника. // Исследования природы в заповедниках Урала. Висимский заповедник. (Информ. материалы). — Свердловск, 1987б. С. 46–49.  
 Марина Л. В. Динамика численности ценопопуляций редких растений Висимского заповедника / Исследования природы в заповедниках Урала. (Информ. материалы). — Екатеринбург, 1992а. С. 30–33.  
 Марина Л. В. Изучение редких видов растений в Висимском заповеднике // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1992б. С. 36–44.  
 Марина Л. В. Растения и грибы Красной книги Среднего Урала, охраняемые в Висимском заповеднике // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Мат. конф. — Воронеж: «Биомика», 1997. С. 89–90.  
 Марина Л. В., Марин Ю. Ф. Данные по редким видам сосудистых растений в информационной системе Висимского заповедника // Проблемы региональной Красной книги. — Пермь, 1997. С. 92–93.

Марина Л. В. Список агарикоидных базидиомицетов (порядки Agaricales, Boletales, Cortinariales, Hericiales, Polyporales, Poriales, Russulales) Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 151-160.

Растения и животные из Красной книги Среднего Урала на территории Висимского заповедника. Кировград, 1997. Рукопись. 113 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. — Л.: Наука, 1981. 264 с.

Ставишенко И. В. Редкие ксилотрофные грибы Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урал-а. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 190-200.

Ставишенко И. В. Материалы к исследованию видовой разнообразия дереворазрушающих грибов Висимского заповедника // В наст. сборнике.

## Чешуекрылые Висимского заповедника

**В. Н. Ольшванг<sup>1</sup>, К. Т. Нуппонен<sup>2</sup>, Г. А. Замшина<sup>1</sup>, Н. Л. Ухова<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> – Институт экологии растений и животных УрО РАН, [olschw@mail.ur.ru](mailto:olschw@mail.ur.ru)

<sup>2</sup> – Экологическая фирма «Фаунатика», Хельсинки, Финляндия

<sup>3</sup> – Висимский государственный природный заповедник, [visim@kvr.ekt.usi.ru](mailto:visim@kvr.ekt.usi.ru)

Впервые составлен каталог чешуекрылых Висимского заповедника. Представлены литературные и оригинальные сведения о 386 видах бабочек из 38 семейств, обитающих на заповедной территории и в ближайших окрестностях. Более половины видов приводится впервые для этой территории. В основном списке даны русские названия видов, основные синонимы, указаны характер ареала вида, сроки лета имаго, число поколений в год, указаны кормовые растения, оценена численность большинства видов.

### **Olschwang V. N., Nupponen K. T., Zamshina G. A., Ukhova N. L. Butterflies and moths of Visimsky Reserve.**

The first list of Lepidoptera of Ilmensky reserve are completed. Contains the original data about 386 species from 38 families of butterflies and moths, inhabiting the reserve and nearest area. More than half of species are new for this territory. Russian names of species and main synonyms, areas, number of generations by year, food plants, the flight period of the imago and main species numbers are presented.

На территории Висимского заповедника (ВГЗ) достаточно подробно была исследована фауна булавоусых чешуекрылых (Баранчиков, Малоземов, 1975), разноусые чешуекрылые изучены крайне слабо. Опубликованный список всех бабочек включает 158 видов (Баранчиков, 1979; Ольшванг, Ухова, 2001). Кроме опубликованных ранее данных в этот список вошли материалы учетов и сборов, проведенных в 2002–2003 гг. Учеты проводились ночное время при помощи светоловушки в кв. 46 Висимского заповедника (1–2.08.2002 г., в аннотированном списке отмечен как «кв. 46»), д. Большие Галашки, примыкающей к западной границе заповедника (31.07–1.08.2002 г., отмечен как «БГ»), на водоводе в 200 м от северо-восточного угла заповедника (9–10.07.2003, отмечен как «СВ»), а также в г. Кировграде, находящемся в 16 км от восточной границы заповедника (27–28.06.2002 г. — «К»). Кроме того в разных частях заповедника в светлое время суток проводился отлов бабочек энтомологическим сачком. В результате сводный список составил 386 видов, относящихся к 38 семействам, из них 228 приводятся для территории впервые.

Систематика чешуекрылых дана по каталогу О. Каршолта и Й. Разовски (Karsholt & Razowski, 1996), с указанием порядкового номера таксонов в каталоге. Если вид не отмечен для фауны Европы

и не указан в данном каталоге, порядковый номер дается по близкому виду, с добавлением буквенно-го индекса.

Указаны синонимы таксонов, под которыми многие виды бабочек упоминаются в наиболее распространенных в нашей стране каталогах, сводках и определителях (Гофман, 1897; Коршунов, 1972; Ламперт, 1913; Ольшванг & Баранчиков, 1981, 1982; Определитель насекомых Европейской части СССР, 1978, 1981, 1986; Определитель насекомых Дальнего Востока России 1997, 1999; Koch, 1984). Русские названия бабочек даны, в основном, по К. Ламперту (1913), как наиболее полной сводке для всех таксонов в этом отношении. Учитывались русские названия из словаря (Стриганова, Захаров, 2000) и указанных выше определителей насекомых. Если вид не был упомянут, давалось новое русское название, обычно перевод с латинского, или основываясь на внешних признаках или особенностях биологии вида (Ольшванг, Нуппонен и др., 2004). Названия растений даны в соответствии с каталогом сосудистых растений России С. К Черепанову (1995).

При оценке обилия видов использовались следующие критерии:

— **Очень часто** — встречается регулярно (ежедневно) во время периода лета, при учете светоловушкой — более 20 экз. в день.

- **Часто** — встречается регулярно (ежедневно) во время периода лета, при учете светоловушкой — не более 10–20 экз. в день
- **Довольно часто** — встречается регулярно (ежедневно) во время периода лета, при учете светоловушкой — не более 4–9 экз. в день.
- **Обычен** — встречается регулярно, но не каждый день во время периода лета, при учете светоловушкой — не более 1–3 экз. в день.
- **Довольно редко** — встречается не регулярно, случайные находки, несколько экз. за сезон.
- **Редко** — вид известен только по нескольким или по одному экз. В случае, когда объем известных материалов по виду не превышает 5 экз., указаны конкретные даты находок, особенно для видов, редких для Висимского заповедника или для Среднего Урала в целом.

При описании видов указаны также сроки лета имаго, количество генераций и кормовые растения гусениц.

Среди бабочек заповедника доминируют, как и во всей бореальной Евразии, совки, пяденицы и листовёртки.

Характер географического распространения видов приведен в самых общих чертах по материалам указанных выше сводок и обзоров. Преобладают широко распространенные виды — трансголарктические и трансевразийские, бореальные и температурные (по терминологии К. Б. Городкова, 1984).

#### КАТАЛОГ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

- 58 Семейство Hepialidae — Тонкопряды.**
1. **80 *Hepialus humuli* (Linnaeus, 1758) — Хмелевый тонкопряд.**  
Широко распространенный, трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в почве, питаются корнями хмеля (*Humulus lupulus*) и др. растений. V–VI. Обычен.
  2. **78 *Phymatorus hecta* (Linnaeus, 1758) — Вересковый тонкопряд.**  
Широко распространенный, трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в почве, питаются корнями первоцветов. VI–VII. Обычен. СВ.
- 335 Семейство Adelidae — Длинноусые моли.**
3. **338 *Nemophora degeerella* (Linnaeus, 1758) — Опоясанная длинноусая моль.**  
Гусеницы живут в чехликах на ветренице (*Anemone spp.*) и др. растениях. СВ.
- 394 Семейство Prodoxidae — Продоксидовые моли.**
4. **399 *Lampronia corticella* (Linnaeus, 1758) — Малинная минно-чехликовая моль.**  
= *rubiella* (Bjerkander, 1781).  
Широко распространенный, голарктический

вид Гусеницы живут в цветоложах и побегах малины (*Rubus idaeus*, *R. sachalinensis*), V–VI. Обычен. СВ.

5. **406 *Lampronia rupella* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Скальная минно-чехликовая моль.**  
Западноевразийский вид, на восток до Урала. Гусеницы живут на сложноцветных. Довольно редко. VI–VII. СВ.

#### 451 Семейство Tineidae — Настоящие моли.

6. **607 *Scardia boletella* (Fabricius, 1794) — Большая моль-трутовка.**  
= *polypori* (Esper, 1804).  
Широко распространенный, трансевразийский вид. Гусеницы живут в гнилой древесине и в трутовых грибах. VII. СВ.

#### 743 Семейство Psychidae — Мешочницы.

7. **815 *Taleporia tubulosa* (Retzius, 1783) — Пестро-серая мешочница.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы питаются лишайниками и опавшими листьями. VI. Обычен. СВ.
8. **961 *Canephora hirsuta* (Poda, 1761) — Одноцветная мешочница.**  
= *unicolor* (Hufnagel, 1766).  
Трансевразийский вид. Гусеницы в чехликах из крупных, сухих растительных фрагментов, питаются опавшими листьями. VI. Обычен. Кв.45.

#### 1048 Семейство Bucculatricidae — Кривоусые крохотки-моли.

9. **1078 *Bucculatrix latviaella* Sulcs, 1990 — Латвийская крохотка-моль.**  
Западноевразийский вид, ранее был извешен только из Прибалтики. СВ.
10. **1083 *Bucculatrix nigricomella* (Zeller, 1839) — Чернохолокковая крохотка-моль.**  
Западноевразийский вид, на восток до Урала. Гусеницы минируют листья нивяника (*Leucanthemum vulgare*). Довольно редко. VI–VII. СВ.

#### 1097 Семейство Gracillariidae — Моли-пестрянки.

11. **1100 *Parectopa ononidis* (Zeller, 1839) — Стальниковая моль-пестрянка.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы живут в пятновидных минах на листьях травянистых бобовых растений. VI. Обычен. СВ.
12. **1261 *Phyllonorycter issikii* (Kimata, 1963) — Моль-пестрянка Ишики.**  
Восточноевропейский вид, распространяется на запад. Гусеницы минируют нижнюю сторону листьев липы (*Tilia cordata*). V–VI, VIII–IX. Обычен. СВ.

1341 Семейство Yponomeutidae —  
Горностаевые моли.

13. 1364 *Euhypnometoides albithoracellus* Gaj, 1954 — Смородинная горностаевая моль.

= *rufella* Tengström, 1848

Трансевразийский вид. Гусеницы живут в мае в паутинных гнездах на листьях смородины (*Ribes nigrum*) и крыжовника (*Grossularia spp.*). V–VI. Обычен. СВ.

14. 1400 *Swammerdamia caesiella* (Hübner, 1796) — Пепельная горностаевая моль.

Голарктический вид. Гусеницы живут в мае в паутинных гнездах на листьях березы (*Betula spp.*). V–VI. Обычен. СВ.

15. 1454 *Argyresthia goedartella* (Linnaeus, 1758) — Ольховая горностаевая моль.

Очень широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы чаще питаются на мужских соцветиях ольхи (*Alnus spp.*) и березы, старшие возраста живут в паутинных гнездах на побегах и под корой березы и ольхи VI–VII. СВ.

1475 Семейство Ypsolophidae —  
Серпокрылые моли<sup>1</sup>.

16. 1481 *Ypsolopha nemorella* (Linnaeus, 1758) — Неморальная серпокрылая моль.

Западноевразийский вид. Гусеницы живут на жимолости (*Lonicera spp.*). Довольно редко. VI–VII. СВ.

1523 Семейство Plutellidae —  
Крестоцветные моли.

17. 1525 *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758) — Капустная моль.

= *maculipennis* Curtis, 1832.

Космополит. Гусеницы минируют и скелетируют листья крестоцветных. VI–IX. Очень часто. СВ, Кв.45.

- 1573 Семейство Glyphipterigidae — Моле-листовертки, глифиптеригиды.

18. 1580 *Glyphipterix thrasonella* (Scopoli, 1763) — Ситниковая моле-листовертка.

= *cladiella* Stainton, 1854.

Трансевразийский вид. Гусеницы живут в семенах ситников (*Juncus spp.*). VI–VII. Обычен. СВ.

1826 Семейство Elachistidae —  
Злаковые моли-минеры.

19. 1852 *Elachista adscitella* Stainton, 1851 — Разделенная злаковая моль.

Западноевразийский вид. Довольно редко. VI–VII. СВ.

20. 1856 *Elachista albifrontella* Hübner, 1817 — Белоголовая злаковая моль.

Западноевразийский вид, на восток до Урала. Гусеницы живут на щучке (*Deschampsia cespitosa*). Довольно редко. VI–VII. СВ.

21. 2002 *Elachista pullicomella* Zeller, 1839 — Темноголовая злаковая моль.

Широко распространенный западноевразийский вид. Первая находка на Урале. Гусеница живет на самых разнообразных злаках. Часто. VI–VII. СВ.

2238 Семейство Oecophoridae —  
Ширококрылые моли.

22. 2242 *Bisigna procerella* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Лишайниковая ширококрылая моль.

Трансевразийский вид. Гусеницы живут в лишайниках, растущих на стволах лиственных деревьев. VI–VII. Обычен. СВ.

2434 Семейство Coleophoridae —  
Моли-чехлоноски.

23. 2585 *Coleophora deauratella* Lienig & Zeller, 1846 — Золотисто-зеленая моль-чехлоноска.

Западноевразийский вид, известный по всей Европе. Гусеницы на клеверах (*Trifolium spp.*). VI–VII. Довольно часто. СВ.

24. 2733 *Coleophora vestianella* (Linnaeus, 1758) — Маревая моль-чехлоноска.

= *tengstromella* Doubleday, 1859; *subtractella* Caraja, 1920; *botauripennella* Toll, 1955; *laripennella* Zetterstedt, 1839.

Западноевразийский вид, известный по всей Европе. Гусеницы на марях (*Chenopodium spp.*) и лебеде (*Atriplex spp.*). VII. Часто. СВ.

2869 Семейство Momphidae —  
Узкокрылые моли.

25. 2879 *Mompha locupletella* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Оранжевопятнистая узкокрылая моль.

Трансевразийский вид. Гусеницы живут в минах на листьях иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) и кипрее (*Epilobium spp.*). СВ.

26. 2880 *Mompha raschkiella* (Zeller, 1838) — Черновато — коричневая узкокрылая моль.

Западноевразийский вид, на восток распространяется до юга Западной Сибири. Гусеницы живут в мае (I) и в июле (II) в минах на листьях иван-чая. 2 поколения. V–VI (I) и VIII–IX (II). Обычен. СВ.

3050 Семейство Amphisbatidae —  
Амфисбатиды, амфисбатидовые моли.

27. 3056 *Pseudatemelia josephinae* (Toll, 1956) — Амфисбатидовая моль Жозефины.

Западноевразийский вид, известный по всей Европе. Гусеницы живут в переносных плос-

<sup>1</sup>Некоторые авторы рассматривают данный таксон как часть семейства Plutellidae (Определитель..., 1981)



ких чехликах из кусочка листа, питаются опавшими листьями. V–VII. СВ.

**3171 Семейство Gelechiidae —  
Выемчатокрылые моли.**

28. **3380 *Bryotropha plantariella* (Tengström, 1848)** — Серовато-коричневая выемчатокрылая моль.

Широко распространенный трансплеарктический вид. Гусеницы предположительно питаются на мхах. VI–VIII. СВ.

29. **3386 *Bryotropha similis* (Stainton, 1854)** — Темно-серая выемчатокрылая моль.  
= *fuliginosella* Snellen, 1882; *obscuricinerea* Nolken, 186?.

Очень широко распространенный голарктический вид. Гусеницы предположительно питаются на мхах. VI–VIII. Часто. СВ.

30. **3780 *Syncopasta cinctella* (Clerck, 1759)** — Лядвенцовая выемчатокрылая моль.  
= *vorticella* Scopoli, 1763.

Очень широко распространенный трансплеарктический вид. Гусеницы живут в спутанных паутиной листьях дрока красильного (*Genista tinctoria*) и клеверов (*Trifolium spp.*). VI–VII. Часто. СВ.

31. **3798 *Proaerema anthyllidella* (Hübner, 1813)** — Перелетниковая выемчатокрылая моль.  
= *aureliana* Căpuse, 1964.

Очень широко распространенный голарктический вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1981). Гусеницы живут на клеверах. VII. Редко. СВ.

32. **3852 *Dichomeris limosellus* (Schläger, 1849)** — Грязно-желтая выемчатокрылая моль.  
= *imosella* Schläger, 1849.

Очень широко распространенный трансплеарктический вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1981). Гусеницы живут в продольно сложенных листьях клевера лугового (*Trifolium pratense*) и люцерны (*Medicago spp.*). VI–VII. Довольно редко. СВ.

33. **3870 *Helcystogramma rufescens* (Haworth, 1828)** — Желтая выемчатокрылая моль.

Западноевразийский вид, на восток распространен до Урала. Гусеницы скелетируют нижнюю сторону листьев злаков, живут в свернутых травинках. VI–VII. Часто. СВ.

**3919 Семейство Zygaenidae — Пестрянки.**

34. **3991 *Zygaena osterodensis* Reiss, 1921** — Скабиозовая пестрянка.  
= *scabiosae* Scheven, 1777.

Трансевразийский вид, на восток до Монголии. Гусеницы живут на чинах (*Lathyrus spp.*), клеверах и др. VII. Обычен. СВ.

35. **3999 *Zygaena lonicerae* (Scheven, 1777)** — Луговая пестрянка.

Западноевразийский вид, на восток распро-

странен до Монголии. Гусеницы живут на клеверах. VII–VIII. Обычен. Кв.46.

**4183 Семейство Tortricidae — Листовертки.**

36. **4288 *Eupoecilia ambiguella* (Hübner, 1796)** — Двулетняя виноградная листовертка.

Очень широко распространенный трансплеарктический вид. Полифаг. Гусеницы питаются плодами различных растений. VI. Обычен. СВ.

37. **4326. *Aethes snicana* (Westwood, 1854)** — Бодяковая гербифильная листовертка.

Очень широко распространенный трансплеарктический вид. Гусеницы в корнях, стеблях и семенах чертополоха (*Carduus crispus*) и бодяков (*Cirsium spp.*) и других сорных сложноцветных. VI. Обычен. СВ.

38. **4376. *Acleris bergmanniana* (Linnaeus, 1758)** — Розанная лоская листовертка.

Очень широко распространенный голарктический вид. Гусеницы живут на шиповнике (*Rosa spp.*). VII. Обычен. СВ.

39. **4577. *Pandemis cinnamomeana* (Treitschke, 1830)** — Белолобая кривоусая листовертка.

Очень широко распространенный трансплеарктический вид. Полифаг. Гусеницы питаются на самых разнообразных растениях, может вредить садовым и парковым культурам, включая хвойные. Зимуют гусеницы. VI. Обычен. СВ.

40. **4579 *Pandemis cerasana* (Hübner, 1786)** — Смолодиная кривоусая листовертка.

Очень широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы чрезвычайно многоядны, питаются самыми разнообразными растениями, как лиственными, так и хвойными, вредят различным садовым и парковым культурам. VII. Часто.

41. **4618 *Clepsis rurinana* (Linnaeus, 1758)** — Сельская многоядная листовертка.

= *semialbana* Guenée, 1845.  
Очень широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Гусеницы многоядны, живут на различных травянистых и древесных растениях. VI–VII. Обычен.

42. **4637 *Adoxophyes orana* (Fischer v. Röslerstamm, 1834)** — Сетчатая листовертка.

Очень широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых и древесных растениях. VI–VII. Обычен. СВ.

43. **4655 *Vactra lancealana* (Hübner, 1799)** — Узкокрылая ситниковая листовертка.

Голарктический вид. Гусеницы живут в стеблях ситников, камышей (*Scirpus spp.*) и др. VI–VII. Обычен. СВ.

44. **4692. *Apotomis semifasciana* (Haworth, 1811)** — Иволлистная разноцветная листовертка.



- Широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Приуралья (Определитель..., 1978). Гусеницы живут в свернутых листьях на верхушках побегов ив (*Salix spp.*) VI–VII. Часто. СВ.
45. **4706 *Apotomis sororculana* (Zetterstedt, 1839) — Сестринская разноцветная листовертка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы на березе. VI–VII. Обычен.
46. **4722 *Celypha striana* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Одуванчиковая корневая листовертка.** Очень широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в корнях одуванчика лекарственного. VI–VII. Часто.
47. **4728 *Celypha cespitana* (Hübner, 1817) — Дерновая корневая листовертка.** Очень широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Полифаг. Гусеницы живут в корнях или в паутинных трубках на прикорневой части различных травянистых растений. VI–VII. Часто. СВ.
48. **4731 *Celypha lacunana* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Ямчатая разноцветная листовертка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Гусеницы живут на самых разнообразных растениях. VI–VII. Очень часто. СВ.
49. **4861. *Epinotia demarniana* (Fischer v. Röslerstamm, 1840) Ольховая сережковая листовертка.** Трансевразийский вид. Гусеницы живут в сережках березы и ольхи. VI–VII. Обычен. СВ.
50. **4932 *Eucosma cana* (Haworth, 1811) — Бодяковая глазковая листовертка.** = *carduana* Guenée, 1845. Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на цветах бодяков. VI–VII. Обычен. СВ.
51. **4943 *Eucosma campoliliana* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Крестовниковая глазковая листовертка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в соцветиях крестовника (*Senecio spp.*). VI–VII. Обычен. СВ.
52. **4945. *Eucosma aemulana* (Schläger, 1849) — Золотарниковая глазковая листовертка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Гусеницы живут на золотарнике (*Solidago virgaurea*). VI–VII. Обычен. СВ.
53. **4993 *Epiblema sticticana* (Fabricius, 1794) — Матьмачеховая разнообразная листовертка.** = *brunnichiana* (Hübner, 1825); *melstediana* Larsen, 1927; *farfarae* (Fletcher, 1938); *kemnerana* Lewin, 1942. Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеница живет в стеблях и корневой шейке мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*). VI. Обычен. СВ.
54. **5025. *Notocelia rosaecolana* (Doubleday, 1850) — Шиповниковая листовертка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Гусеницы живут на розах и шиповнике. VI–VII. Обычен СВ.
55. **5073 *Ancyliis badiana* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Каштановая серпокрылая листовертка.** = *lundana* Fabricius, 1776; *sepusiensis* Reiprich, 1988. Широко распространенный голарктический вид. Отмечен для Урала (Определитель..., 1978). Полифаг. Гусеницы живут в свернутых листьях различных растений. VI. Очень часто. СВ.
56. **5163. *Lathronympha strigana* (Fabricius, 1775) — Зверобойная листовертка.** Широко распространенный западноевразийский вид. Гусеница живет в корнях, стеблях и свернутых листьях зверобоя (*Hypericum maculatum*). Редко. VI–VII. СВ.
57. **5226. *Dichrorampha consortana* (Stephens, 1852) — Поповниковая прикорневая листовертка.** Западноевразийский вид, на восток распространен до Западной Сибири. Гусеницы живут в побегах нивяника. VI–VII. Обычен. СВ.

## 5293 Семейство Epermeniidae —

## Зонтичные моли.

58. **5304 *Epermenia illigerella* (Hübner, 1813) — Зубцекрылая зонтичная моль** Трансевразийский вид, на восток до Восточной Сибири. Гусеницы на молодых побегах сныти (*Aegopodium podagraria*) и дудников (*Angelica spp.*). VI–VII. Обычен. СВ.

## 5338 Семейство Pterophoridae — Пальцекрылки.

59. **5368 *Platyptilia gonodactyla* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Мать-мачеховая пальцекрылка.** = *megadactyla* Denis & Schiffermüller, 1775; *trigonodactyla* Haworth, 1811; *zetterstedtii* Zeller, 1847. Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в цветках мать-и-мачехи. VI. Часто. СВ.
60. ***Platyptilia tesseradactyla* (Linnaeus, 1761).** = *fischeri* Zeller, 1847. Западноевразийский вид. Гусеницы живут в стеблях и побегах кошачьей лапки (*Antennaria dioica*). VI. Обычен. Кв.45.
61. **5390 *Stenoptilia pterodactyla* (Linnaeus, 1761) — Обыкновенная узкокрылая пальцекрылка.** = *paludicola* Wallengren, 1862; *fuscus* Retzius, 1783; *trigonodactyla* Haworth, 1811; *ptilodactyla* Hübner, 1819.

- Широко распространенный голарктический вид. Гусеницы питаются листьями, цветами и плодами вероник (*Veronica spp.*). VII. Обычен. СВ, Кв.45.
62. **5457 *Geina didactyla* (Linnaeus, 1758) — Двупалая пальцекрылка.**  
= *brunneodactyla* Millière, 1859.  
Западноевразийский вид, на восток до Урала. Гусеницы живут в почках, листьях и цветках гравилатов (*Geum spp.*). VI–VII. Довольно редко. СВ.
63. **5535 *Euleioptilus didactylites* (Ström, 1783) — Беловато-серая пальцекрылка.**  
= *scarodactyla* Hübner, 1813; *scarodactylus* Hübner, 1813; *icarodactyla* Treitschke, 1833.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в цветках ястребинок (*Hieracium spp.*). VI. Часто. СВ.
- 5564 Семейство Pyralidae — Огневки.**
64. **5681 *Ortholepis betulae* (Goeze, 1778) — Березовая огневка-пеструшка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут между скрепленными паутиной листьями березы. VI–VII. Часто. СВ.
65. **5751 *Oncocera semirubella* (Scopoli, 1763) — Люцерновая огневка (желто-розовая огневка-пеструшка).**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются листьями и цветками клеверов, люцерн и др. бобовых. VI–VIII. Обычен.
66. **5973 *Zophodia grossulariella* (Hübner, 1809) — Крыжовниковая огневка.**  
= *convolutella* Hübner, 1796; *rectella* Guenée, 1845.  
Очень широко распространенный трансголарктический вид. Гусеницы живут в спутанных паутиной листьях, цветах и плодах смородины и крыжовника обыкновенного (*Grossularia recinata*). V–VI. Обычен.
67. **5986. *Assara terebrella* (Zincken, 1818) — Шишковая сверлящая огневка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в шишках ели и сосны. VI–VIII. Обычен. СВ.
68. **6087 *Phycitodes binaevella* (Hübner, 1813) — Двупятнистая узкокрылая огневка.**  
Широко распространенный западнопалеарктический вид. Гусеницы живут в соцветиях чертополоха курчавого (*Carduus crispus*) и бодяков. VII. Обычен. СВ.
69. **6169 *Scoparia ancipitella* (La Harpe, 1855) — Двудикая лишайниковая огневка.**  
= *ulmella* Knaggs, 1867.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы развиваются на мхах. VI–VII. Обычен. СВ.
70. **6193 *Eudonia truncicolella* (Stainton, 1849) — Угловатая лишайниковая огневка**  
Очень широко распространенный трансголарктический вид. Гусеницы живут в паутиных трубках на мхах. VII–VIII. Довольно часто. СВ.
71. **6250 *Crambus pratella* (Linnaeus, 1758) — Травянка луговая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеница живет в паутиных трубках на почве или в дернине злаков, особенно на щучке дернистой (*Deschampsia caespitosa*). VI–VII. Обычен. СВ.
72. **6251 *Crambus lathoniellus* (Zincken, 1817) — Дубравная огневка — травянка.**  
= *nemorellus* Hübner, 18??.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в паутиных трубках на почве или в дернине щучки дернистой и других злаков. VI–VIII. Обычен. СВ.
73. **6253 *Crambus perlella* (Scopoli, 1763) — Серебристая огневка — травянка.**  
= *perlellus* Scopoli, 1763.  
Очень широко распространенный трансголарктический вид. Гусеницы живут в паутиных трубках в основании стеблей мятликов (*Poa spp.*), щучки дернистой и других злаков. VI–VIII. Часто. СВ.
74. **6280 *Catoptria permutatellus* (Herrich-Schäffer, 1848) — Изменчивая огневка — травянка.**  
Известен из Северной и Средней Европы. Гусеницы живут во мхах. VII. Обычен. СВ.
75. **6301 *Catoptria pinella* (Linnaeus, 1758) — Перламутровая огневка — травянка.**  
= *pinellus* Linnaeus, 1758.  
Очень широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы на злаках в вертикальных паутиных трубках у основания стеблей. VI–VII. Обычен. СВ.
76. **6499 *Evergestis extimalis* (Scopoli, 1763) Опаленная крестоцветная огневка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы на крестоцветных. VII. Обычен. СВ.
77. **6501 *Evergestis pallidata* (Hufnagel, 1767) — Бледная крестоцветная огневка.**  
= *straminalis* Hübner, 1793.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на листьях сурепок (*Barbarea spp.*). VI–VII. Часто. СВ.
78. **6541. *Udea prunalis* (Denis & Schiffermüller 1775) — Серая луговая огневка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных листовых древесных и кустарниковых растениях. V–VII. Довольно часто. СВ.
79. **6557. *Udea olivalis* (Denis & Schiffermüller 1775) — Оливково-серая луговая огневка.**

- Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. V–VII. Довольно часто. СВ.
80. **6563. *Opsibotys fuscalis* (Denis & Schiffermüller 1775).**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на листьях и плодах крапивы (*Urtica spp.*), марьяника (*Melampyrum spp.*), погремка (*Rhinanthus spp.*). VI–VII. Часто. СВ.
81. **6631 *Phlyctaenia coronata* (Hufnagel, 1767) — Бузиновая луговая огневка.**  
= *sambucalis* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных древесных и кустарниковых растениях. V–VII. Довольно часто. СВ.
82. **6656. *Anania funebris* (Ström, 1768) — Восьмипятнистая траурная огневка.**  
Очень широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в спутанных паутинной листьях на золотарнике, дроке и рактинике (*Chamaecytisus ruthenicus*). V–VI. Редко. Кв.45.
83. **6658 *Eurrhynura hortulata* (Linnaeus, 1758) — Пестрая крапивная огневка.**  
= *urticata* Linnaeus, 1758.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в сплетенных паутинной листьях многих травянистых растений. V–VII. Обычен. Кв.45.
84. **6673. *Mecyna lutealis* (Duponchel, 1833) — Лимонно-желтая настоящая огневка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на листьях крапивы, подмаренника, полыни (*Artemisia spp.*). VI–VII. Часто. СВ.
- 6722 Семейство Lasioleptidae — Настоящие шелкопряды.**
85. **6731 *Trichiura crataegi* (Linnaeus, 1758) — Боярышниковый шелкопряд**  
Транспалеарктический вид, на восток распространен до Амура. Полифаг. Гусеницы живут на березе, иве, ольхе и др. лиственных деревьях и кустарниках. Редко. СВ.
86. **6755 *Macrothylacia rubi* (Linnaeus, 1758) — Малинный шелкопряд.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на многих растениях (береза, ива, осина (*Populus tremula*), рябина (*Sorbus spp.*), малина). Зимуют гусеницы последнего возраста. V–VII. Обычен. Кв.45.
87. **6767 *Euthrix potatoria* (Linnaeus, 1758) — Травяной шелкопряд.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на различных злаках (часто на еже сборной (*Dactylis glomerata*)). VII. Обычен. К, СВ.
88. **6777 *Gastropacha quercifolia* (Linnaeus, 1758) — Дуболистный шелкопряд.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на многих растениях. Зимуют гусеницы последнего возраста. VI–VII. Обычен. СВ.
89. **6778 *Gastropacha populifolia* (Esper, 1781) — Тополеволистный шелкопряд.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на осине и тополях (*Populus balsamifera*). VI–VII. Редко. СВ.
- 6782 Семейство Endromidae — Березовые шелкопряды.**
90. **6784 *Endromis versicolora* (Linnaeus, 1761) — Березовый шелкопряд**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе, отмечено питание на ивах и липе. V. Обычен.
- 6785 Семейство Saturniidae — Павлиноглазки.**
91. **6788 *Aglia tau* (Linnaeus, 1758) — Павлиноглазка рыжая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Летает днем. Гусеницы живут на березе и липе. V. Обычен.
92. **6794 *Saturnia pavonia* (Linnaeus, 1758) — Малый ночной павлиний глаз.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Летает днем. Гусеницы живут на малине, костянике (*Rubus saxatilis*) и др. розоцветных. V. Довольно редко. 3 куколки на иве, окрестности зимовья в кв. 46, 10.08.97. 1 куколка вывелась. Б. В. Красуцкий.
- 6812 Семейство Sphingidae — Бражники.**
93. **6821 *Smerinthus caecus* Ménétrés, 1857 — Слепой бражник.**  
Восточноевропейский вид. Гусеницы на ивах. VI–VII. Обычен. СВ.
94. **6822 *Smerinthus ocellata* (Linnaeus, 1758) — Глазчатый бражник**  
Западноевропейский вид. Гусеницы на ивах и тополях. VI–VII. Довольно редок.
95. **6824 *Laothoe populi* (Linnaeus, 1758) — Тополевый бражник.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы на ивах и тополях. VI–VII. Обычен. СВ.
96. **6825 *Laothoe amurensis* (Staudinger, 1892) — Осинный бражник**  
Восточноевропейский вид. Гусеницы на ивах и тополях. VI–VII. Обычен.
97. ***Hyloicus pinastri* (Linnaeus, 1758) — Сосновый бражник.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы на сосне (*Pinus sylvestris*), ели (*Picea obovata*), лиственнице



- (*Larix sibirica*). Часть куколок зимует дважды. Отмечался в заповеднике как вредитель лиственницы (Новоженков, 1961). VI–VII. Часто. СВ.
98. **6855 *Hyles gallii* (Rottemburg, 1775) — Подмарениковый бражник.**  
Голарктический вид. Гусеницы на иван-чае и подмарениках (*Galium spp.*). VI–VII. Часто. Обычен. Разнотравные луга по всей территории.
99. **6862 *Deilephila elpenor* (Linnaeus, 1758) — Средний винный бражник.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы на иван-чае и подмарениках VI–VII. Часто.
100. **6863 *Deilephila porcellus* (Linnaeus, 1758) — Малый винный бражник.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы на иван-чае и подмарениках. VI–VII. Обычен.
- 6876 Семейство Hesperidae — Толстоголовки.**
101. **6904 *Pyrgus malvae* (Linnaeus, 1758) — Мальвовая толстоголовка.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на различных травянистых розоцветных: лапчатках (*Potentilla spp.*), землянике (*Fragaria vesca*). Зимуют куколки. V–VI. В теплые годы в августе отмечено появление бабочек второй генерации. Луга, покосы и просеки, гусеницы на розоцветных. Довольно редко.
102. **6906 *Pyrgus serratulae* (Rambur, 1839) — Серпуховая толстоголовка.**  
Трансевразийский вид, на восток распространён до Монголии. Гусеницы на различных лапчатках; зимуют взрослые гусеницы. 1 экз., разнотравный луг, кв. 12, 24.06.80, Т.И. Стенченко.
103. **6912 *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803]) — Пестрая толстоголовка.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на лапчатках и репешке волосистом (*Argemone pilosa*). Зимуют гусеницы младших возрастов. 1 экз., разнотравный луг, кв. 12, 20.06.80.
104. **6917 *Heteropterus morpheus* (Pallas, 1771) — Толстоголовка морфей.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Уремы Гусеницы живут на злаках, зимуют. VI–VII. Обычен.
105. **6919 *Carterocephalus palaemon* (Pallas, 1771) — Толстоголовка палемон.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на различных злаках, зимуют взрослыми. V–VI. Обычен. Уремы, разнотравные луга и просеки. Гусеницы на злаках. Довольно часто.
106. **6920 *Carterocephalus silvicolus* (Meigen, 1829) — Толстоголовка сильвия.**  
= *silvius* Knoch, 1781.
- Широко распространённый голарктический вид. Кормовые растения и время лета как у предыдущего вида. Обычен. Покосы и просеки. Гусеницы на злаках. Довольно редко.
107. **6924 *Thymelicus sylvestris* (Poda, 1761) — Лесная толстоголовка.**  
= *flavus* Bruennich, 1763; *thaumas* Hufnagel, 1766.  
Западноевразийский вид, на восток до Западной Сибири. Гусеницы живут на различных злаках, в частности на коротконожке перистой (*Brachypodium pinnatum*) и тимофеевках (*Phleum spp.*); зимуют в первом возрасте. 1 экз., березово-еловый лес, Сулемское лесничество, 18.08.80. Т.И. Стенченко.
108. **6928 *Hesperia comma* (Linnaeus, 1758) — Толстоголовка запятая.**  
Широко распространённый голарктический вид. Гусеницы живут на различных злаках. Зимуют в стадии яйца. 1 экз., разнотравный луг, кв. 44, 9.07.90.
- 6939 Семейство Papilionidae — Парусники.**
109. **6953. *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758) — Аполлон черный или мнемозина.**  
Поляны на восточной границе заповедника на горах Шабур, Малый Сутук. Редок.
110. **6955 *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) — Обыкновенный аполлон.**  
Трансевразийский вид, на восток до Якутии и Монголии. В районе ВГЗ встречается восточноевропейский подвид *P. a. democrat* Krulikovsky, 1906 VI–VII. На сухих лугах. Гусеницы развиваются на очитке обыкновенном (*Sedum telephium*). Довольно редко, в отдельные годы часто на разнотравных лугах у р. Каменка и в кв. 27. На лугу площадью около 5 га в период массового лета учитывается до 6 экз. за учет. 16.07.98 г. на этом же лугу за один учет челночным методом было зарегистрировано 52 экз.
111. **6958 *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758) — Подалирий.**  
Западноевразийский вид, на восток до юга Западной Сибири и Восточного Казахстана. Мигрант, на Среднем Урале отмечались залетные экземпляры. Гусеницы живут на различных древесных и кустарниковых розоцветных. VI–VII. Редок. 1 экз., отмечен в садах в г. Верхнем Тагиле, в 13 км от восточной границы заповедника, начало октября, 1998 г., А.Н. Пискунов.
112. **6960 *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 — Махаон.**  
Широко распространённый голарктический вид. На Урале в форме номинативного подвида *P. m. machaon* Linnaeus, 1758. Гусеницы на различных зонтичных. V–IX, в двух или трех генерациях. Численность в разные годы силь-

но колеблется. Луга, уремы, открытые участки леса. Обычен.

**6963 Семейство Pieridae — Белянки.**

**113. 6966 *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758) — Обыкновенная горошковая беляночка.**

Евразийский вид, на восток распространен до Восточного Казахстана и Байкала. Две генерации. Гусеницы живут в июне (II) и в августе-сентябре (I) на различных видах чин и горошков (*Vicia spp.*). Зимуют куколки. Хорошо выражен сезонный диморфизм имаго. 2 генерации. V–VI (I) — *L. sinapis f. lathyri* Hübner, 1823 и VII–VIII (II) — *L. sinapis f. deniensis* Boisduval, 1840. Луга и просеки, разреженные березняки по всей территории. Довольно часто.

**114. 6969 *Leptidea morsei* Fenton, 1881 — Горошковая беляночка Морзе.**

Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале — евро-сибирский подвид *L. t. major* Grund. Гусеницы живут в июне (II) и в августе-сентябре (I) на чине гороховидной (*Lathyrus pisiformis*). Зимуют куколки. 2 генерации. Лет одновременно с *L. sinapis* — V–VI; VII–VIII. Подобно *L. sinapis*, ярко выражен сезонный диморфизм. Обычен.

**115. 6973 *Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758) — Зорька, Аврора.**

Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы в июне — июле питаются цветками и стручками различных лесных и культурных крестоцветных, в садах часто на вечерницах (*Hesperis spp.*) и левкоях (*Matthiola spp.*). Зимуют куколки. V–VI. Часто. Луга, просеки, разреженные участки леса.

**116. 6985 *Euchloe ausonia* (Hübner, 1804) — Зорька белая.**

= *belia* Esper, 1789; *simplonia* Freyer, 1828.

Широко распространённый трансевразийский вид. На Южном и Среднем Урале встречается в форме подвида *Eu. a. volgensis* Krulikovsky, 1897, характерного для Юго-Восточной Европы. В районе ВГЗ пока не найден, но обнаружение весьма вероятно, поскольку известен из окр. г. Невьянска. Гусеницы живут на различных крестоцветных. Зимуют куколки и, возможно, гусеницы. На Среднем Урале бабочки летают в сезонных формах: более мелкой — июньской, с грязно-зеленым исподом задних крыльев, и более крупной — июльской, с желтовато-зеленым фоном нижней стороны задних крыльев.

**117. 6993 *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758) — Боярышница.**

Широко распространённый трансевразийский вид, от Северной Африки до Южной Азии. Мигрант. Гусеницы живут на различных древесных и кустарниковых розоцветных, чаще на рябине и черемухе. Зимуют молодые гусе-

ницы в паутинном гнезде на ветвях кормового растения. VI–VII. Численность существенно колеблется в разные годы. Луга и просеки по всей территории, лесные поляны, фоновый вид в уремах. Гусеницы развиваются на черемухе. Очень часто.

**118. 6995 *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) — Капустная белянка, капустница.**

Широко распространённый трансевразийский вид, в нынешнем веке ареал быстро расширился от Западной Сибири до Японии, завезен в Южную Америку (Чили). Гусеницы живут на различных диких (икотник — *Berteroa incana*) или культивируемых видах крестоцветных, особенно на капусте (*Brassica oleracea*); Зимуют куколки. IV–IX, иногда в двух генерациях. Численность существенно колеблется в разные годы. Просеки и покосы. Довольно редко.

**119. 6998 *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) — Репная белянка, репница.**

Широко распространённый, почти космополитический вид, с культурными растениями проник в Америку, Австралию и Океанию. Гусеницы живут на различных крестоцветных, часто на огородных. Луга, разреженные березняки. Зимуют куколки. IV–IX, в двух генерациях, часто вместе с предыдущим видом. Обычен.

**120. 7000 *Pieris napi* (Linnaeus, 1758) — Белянка брюквенная, брюквенница.**

Широко распространённый голарктический вид. Гусеницы живут на различных крестоцветных, особенно на сердечниках (*Cardamine spp.*) и вечернице (*Hesperis matronalis*). Луга, просеки, разреженные березняки по всей территории. Зимуют куколки. IV–IX, в двух генерациях. Часто.

**121. 7004 *Pontia callidice* (Hübner, 1800) — Альпийская белянка**

Широко распространённый трансевразийский тундрово-альпийский вид, время от времени появляющийся во многих подтаежных и лесостепных районах Урала и Сибири. В районе ВГЗ не отмечался. В 1992 и 1993 годы был обычен как мигрант во многих других местах Среднего Урала и на юге Западной Сибири. В пределах основного ареала обитает в каменистых тундрах. Гусеница питается на различных крестоцветных; часто на желтушнике левкойном (*Erysimum cheirathoides*) и дескурайнии Софии (*Descurainia sophia*). Зимуют куколки. VI–VII.

**122. 7005 *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758) — Рапсовая белянка.**

Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на различных крестоцветных и резедовых. Зимуют куколки. IV–IX, в двух или трех генерациях. Численность сильно колеблется в разные годы. Обычен.



- 123.7013 *Colias palaeno* (Linnaeus, 1761) — **Торфяная желтушка.**  
Широкораспространенный голарктический вид. Леса, луга. Гусеницы на голубике (*Vaccinium uliginosum*); зимуют в третьем возрасте. VI–VII. Редко.
- 124.7021 *Colias hyale* (Linnaeus, 1758) — **Луговая желтушка.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Луга, покосы и просеки. Гусеницы живут на бобовых, особенно на люцернах; зимуют взрослые гусеницы. V–IX, в двух генерациях. Довольно редко.
- 125.7024 *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) — **Лимонница.**  
Евразийский вид, на восток до Восточного Казахстана и Байкала. На Среднем Урале номинативный подвид *G. r. rhamni*, характерный для Европы. Гусеницы в мае — июне живут на крушине ломкой (*Frangula alnus*). Зимуют имаго. VII–IX и, после зимовки, V–VI. Луга, открытые участки леса по всей территории. Очень часто.
- 7027 Семейство Lycaenidae — **Голубянки.**
- 126.7034 *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761) — **Пятнистая многоглазка.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Кормовое растение — различные виды щавелей (*Rumex spp.*). Зимуют гусеницы младших возрастов. VI (I); VII–VIII (II), в двух генерациях. Редок.
- 127.7035 *Lycaena helle* (Denis & Schiffermüller, 1775) — **Фиолетовая многоглазка. Глазчатка голубоватая.**  
= *amphidamas* Esper, 1780.  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются на горце змеином (*Polygonum bistorta*). Зимуют куколки. V–VI. Луга, уремы, просеки. Гусеницы развиваются на гречишных. Очень часто.
- 128.7036 *Lycaena dispar* (Haworth, 1803) — **Непарная многоглазка**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. В Восточной Европе и на Урале представлен подвидом *L. d. festiva* Krulikovsky, 1909. Луга и просеки. Кормовое растение — различные виды щавелей. Зимуют гусеницы младших возрастов. VI–VIII. Обычен.
- 129.7037 *Lycaena virgaureae* (Linnaeus, 1758) — **Огненная многоглазка.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Луга и просеки. Гусеницы на щавелях. Зимуют яйца или гусеницы первого возраста на засохшем кормовом растении. VI–VIII. Обычен.
- 130.7047 *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758) — **Зефир березовый.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеница живет на черемухе. Зимуют яйца. VII–VIII. Редок.
- 131.7057 *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758) — **Малинница.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Полифаг. Зимуют куколки. V–VI. Луга. Гусеницы развиваются на малине, клевере. Обычен.
- 132.7088 *Cupido minimus* (Fuessly, 1775) — **Голубянка крошечная.**  
Широкораспространенный трансевразийский вид. По европейским материалам, гусеницы живут на язвеннике (*Anthyllis vulneraria*) Зимуют взрослые гусеницы. Известно, что гусеницы привлекают к себе муравьев *Lasius spp.*, *Formica spp.*, *Plagiolepis vindobonensis*, *Myrmica rubra* (Tolman, 1997), которые слизывают выделения гусениц. V–VI Довольно редко. СВ.
- 133.7093 *Cupido argiades* (Pallas, 1771) — **Короткохвостка аргиада.**  
= *amyntas* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы на бобовых, зимуют взрослыми. V–VI. Луга, просеки. Довольно редко.
- 134.7095 *Cupido alcetas* (Hoffmannsegg, 1804) — **Короткохвостка альцет.**  
= *coretas* Oschenheimer, 1808.  
Трансевразийский вид, на восток до Монголии. В качестве кормового растения для Европы указывается вязель разноцветный (*Coronilla varia*); на Урале и в Сибири — не выявлено. Зимуют, вероятно, взрослые гусеницы. V–VI. Довольно редко.
- 135.7097 *Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758) — **Голубянка весенняя.**  
Широкораспространенный голарктический вид. Полифаг. К кормовым растениям относятся различные розоцветные, а также бобовые, крушиновые, растения других семейств. Зимуют куколки. V–VI. Уремы, покосы и просеки. Довольно редко.
- 136.7114 *Maculinea nausithous* (Bergstrasser, 1779) — **Голубянка черноватая.**  
= *arcas* Rottenburg, 1775.  
Западноевразийский мирмекофильный вид, на восток до северо-восточного Казахстана и юга Западной Сибири. Гусеницы младших возрастов питаются на кровохлебке лекарственной (*Sanguisorba officinalis*), дальнейшее развитие происходит в гнездах муравьев *Myrmica sabuleti*, *M. rubra* или *M. scabrinodis* (Tolman, 1997), где гусеницы питаются личиками муравьев. VI–VII. Довольно редко.
- 137.7127 *Plebejus argus* (Linnaeus, 1758) — **Голубянка аргус.**  
= *aegon* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широкораспространенный трансевразийский вид. На Урале и в Западной Сибири известен подвид *P. a. obensis* Forster, 1936. Кормовые растения — различные бобовые, особенно клевера. Зимуют яйца. Мирмекофил. Гусеницы

- привлекают муравьев *Lasius niger* и *L. alienus* и часто обнаруживаются в муравейниках (Tolman 1997). VI–VIII. Очень часто.
138. **7129 *Plebejus argyrognomon* (Bergstrasser, 1779) — Голубянка аргир.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на различных бобовых, особенно на астрагалах (*Astragalus spp.*). Зимуют яйца. Как и другие представители рода *Plebejus*, гусеницы привлекают муравьев *Lasius niger*, *L. alienus*, *Myrmica scabrinodis*, *M. sabuleti*, *Camponotus vagus* (Tolman, 1997). VI–VIII. Довольно редко.
139. **7130 *Plebejus optilete* (Knoch, 1781) — Голубянка торфяная.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на голубике (*Vaccinium uliginosum*), реже на чернике (*Vaccinium myrtillus*); зимуют в раннем возрасте. Повсеместно луга, открытые участки леса. VI. Обычен.
140. **7143 *Aricia eumedon* (Esper, 1780) — Голубянка эвмед.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Луга, просеки На Урале номинативный подвид. Гусеницы на геранях (*Geranium spp.*). Зимуют гусеницы младшего возраста. Гусеницы привлекают муравьев *Lasius*, *Myrmica*, *Tarpanoma* (Tolman, 1997). VI–VII. Обычен.
141. **7146 *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793) — Голубянка аллой.**  
= *allous* Hübner, 1819; *astarte*, Hübner, 1819.  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале известен подвид *A. a. inhonora* Jahontov, 1909. Луга, покосы и просеки. Гусеницы на герани. VI–VII. Обычен.
142. **7152 *Polyommatus semiargus* (Rottemburg, 1775) — Голубянка лесная.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале и в Западной Сибири известен подвид *P. s. uralensis* Tutt, 1909. Повсеместно. Гусеницы живут на клеверах, зимуют. V–VII. Часто.
143. **7160 *Polyommatus amandus* (Schneider, 1792) — Голубянка аманда.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Луга, уремы, покосы и просеки. Гусеницы живут на горошках (*Vicia spp.*); зимуют. VI–VII. Обычен.
144. **7163 *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) — Голубянка икар.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Луга, уремы, просеки. Гусеницы на различных бобовых: клеверах, люцерне, дроке красильном и др. V–VII. Обычен.
145. **7193 *Polyommatus damon* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Голубянка дамон.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на эспарцетах (*Onobrychis spp.*).
- Зимуют яйца или гусеницы первого возраста. Гусеницы привлекают муравьев *Lasius niger*, *L. alienus*, *Formica pratensis* (Tolman, 1997). VI–VII. Редко.
146. **7194. *Polyommatus damone* (Eversmann, 1841) — Голубянка дамоне.**  
Восточноевразийский вид. Распространен от юго-восточной Европы до Казахстана и Монголии. Гусеницы живут на копеечнике (*Hedysarum*). Луга. Редко.
- 7196 Семейство Nymphalidae — Нимфалиды.**
147. **7202 *Argynnis raphia* (Linnaeus, 1758) — Перламутровка большая лесная или пафия.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Луга, уремы, просеки. Гусеницы на фиалках (*Viola canina*, *V. hirta*). Яйца располагаются самкой одиночно, чаще на стволы и ветки деревьев, где зимуют молодые гусеницы. VII–VIII. Обычен.
148. **7204 *Argynnis aglaja* (Linnaeus, 1758) — Перламутровка аглая.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале и в Сибири распространён номинативный подвид. Луга, уремы, просеки. Гусеницы питаются на фиалках (*Viola canina*, *V. tricolor*). Зимуют гусеницы первого возраста. VI–VIII. Обычен.
149. **7205 *Argynnis adippe* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Перламутровка адиппа.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Фенология и кормовые растения как у *A. aglaja*. Обычен.
150. **7213 *Brenthis ino* (Rottenburg, 1775) — Перламутровка таволговая или ино.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале обитает подвид *B. i. ino*. Луга, уремы, просеки, является фоновым видом на елях и просеках. Гусеницы развиваются на розоцветных. Гусеницы на лабазниках (*Filipendula vulgaris*). Зимуют яйца или гусеницы первого возраста. VI–VII. Очень часто.
151. **7218 *Boloria eunomia* (Esper, 1799) — Перламутровка бледная или эвномия.**  
= *aphirape* Hubner, 1803.  
Широко распространённый голарктический вид. На Среднем Урале известен номинативный подвид. Гусеницы питаются на горцах (*Polygonum bistorta*, *P. alpinum*); VI–VII. Обычен.
152. **7220 *Boloria euphrosyne* (Linnaeus, 1758) — Перламутровка фиалковая или эфросина.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы питаются на фиалках. Зимуют гусеницы средних возрастов. V–VI. Часто.
153. **7221 *Boloria titania* (Esper, 1793) — Перламутровка красивая или титания.**  
= *amathusia* Esper, 1793.  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы на горце змеином. Зимуют яйца

- с полностью сформированными гусеницами. VI–VII. Обычен.
- 154.7222 *Boloria selene* (Denis & Schiffermüller, 1775) — **Перламутровка обыкновенная или селена.** Широкораспространенный голарктический вид. Луга, уремы, просеки, разреженные участки березняков, является фоновым видом на лугах. Гусеницы питаются на фиалках, зимуют в средних возрастах. VI. Обычен.
- 155.7224. *Clossiana angarensis* (Erschoff, 1870) — **Перламутрочка ангарская.** Луга и просеки. Гусеницы развиваются на фиалках. Довольно редко.
- 156.7228 *Boloria dia* (Linnaeus, 1767) — **Перламутровка диа.** Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются на фиалках, в частности — на *Viola canina*; зимуют в средних возрастах V–VI. Обычен.
- 157.7230 *Boloria thore* (Hübner, 1803) — **Перламутровка альпийская или тор.** Трансевразийский монотипный вид. Гусеницы питаются на фиалках. VI–VII. Довольно редко.
- 158.7237 *Boloria aquilonaris* (Stichel, 1908) — **Перламутровка северная.** = *arsilache* Esper, 1793. Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы на клюкве (*Oxycoccus* spp.). Зимуют гусеницы младших возрастов. VI–VII. Довольно редко.
- 159.7243 *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758) — **Адмирал.** Широкораспространенный мигрирующий вид, в Палеарктике встречается по всей Европе, от Канарских островов и на восток до Западной Сибири, в Неарктике на юг до Центральной Америки и на Антильских островах, отмечен в Новой Зеландии. Численность очень сильно колеблется по годам, с циклом в 4–6 лет. На Урале, повидимому, только временные популяции. Гусеницы питаются на крапиве двудомной (*Urtica dioica*). Зимуют имаго. V (только редкие залетные особи плохой сохранности) и VII–X. Очень редок. В ВГЗ отмечен 1 экз., кв. 101, ветровальный участок пихто-ельника высокотравно-папоротникового, 26.08.2004. Ранее ближайшая точка встречи вида была отмечена в 13 км от восточной границы заповедника (Ольшванг, Ухова, 2001).
- 160.7245 *Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758) — **Репейница.** Вид с почти космополитическим ареалом. Активный мигрант. На Среднем Урале лишь временные популяции. Гусеницы питаются преимущественно на чертополохах и бодяках, а также на липучке обыкновенной (*Lappula squarrosa*) и просвирнике лесном (*Malva sylvestris*) и др. В ВГЗ отмечен на лугу в западной части заповедника: 1 экз., 22.06.80, Т. И. Стенченко.
- 161.7248 *Inachis io* (Linnaeus, 1758) — **Павлиний глаз.** Широкораспространенный трансевразийский синантропный вид. Гусеницы питаются на крапиве двудомной и на хмеле обыкновенном. Зимуют имаго. VI–IX и, после зимовки, IV–V. Часто.
- 162.7250 *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758) — **Крапивница.** Широкораспространенный трансевразийский синантропный вид. Гусеницы питаются на крапиве двудомной. Зимуют имаго. Лет практически в течение всего теплого времени в двух генерациях. Летом свежие бабочки обычно появляются во второй половине июня. Очень часто.
- 163.7252 *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758) — **Углокрыльница ц-белое.** Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются на крапиве двудомной; в качестве кормовых растений указывались также ивы, вяз, малина, хмель. Зимуют имаго. VI–IX и, после зимовки, IV–VI. Довольно часто.
- 164.7255 *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758) — **Пестрокрыльница.** Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются на крапиве двудомной. Зимуют куколки. V–VI (I), VII–VIII (II), в двух генерациях. Ярко выражен сезонный диморфизм: основной тон окраски верхней стороны крыльев весенних бабочек — рыжеватый (*A. levana* f. *porima* Oschenheimer, 1807), летних — черно-бурый (*A. levana* f. *prorsa* Linnaeus, 1758). Обычен.
- 165.7257 *Nymphalis antiopa* (Linnaeus, 1758) — **Траурница.** Широкораспространенный голарктический вид. Гусеницы питаются на ивах и березе. Зимуют имаго. VI–IX и, после зимовки, IV–VI. Обычен, хотя численность заметно колеблется по годам.
- 166.7259 *Nymphalis xanthomelas* (Esper, 1781) — **Многоцветница черно-рыжая.** Широкораспространенный трансевразийский вид. Гусеницы питаются на ивах; реже на осине, жимолостях, крапиве двудомной. Зимуют имаго. VI–IX и, после зимовки, IV–VI, в единственной генерации. Численность очень сильно колеблется по годам. В последние годы обычен.
- 167.7260 *Nymphalis l-album* (Esper, 1780) — **Многоцветница эль-белое** = *vau-album* auct., nec [Denis & Schiffermüller], 1775. Широкораспространенный голарктический вид, редкий в Северной и Западной Европе. Гу-



- сеницы питаются на ивах. Зимуют имаго. VI–IX и, после зимовки, IV–V. Численность очень сильно колеблется по годам. В некоторые годы не фиксируется, в другие — бывает обилён.
168. **7266 *Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758) — Шашечница ранняя.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале и в Западной Сибири подвид *E. m. staudingeri* Wnukowsky, 1929<sup>2</sup>. Луга, просеки, разреженные участки разнотравных березняков. Гусеницы питаются на верониках (*Veronica spuria*, *V. longifolia*, *V. chamaedrys*). Зимуют гусеницы третьего возраста, семьями в паутинном гнезде. VI–VII. Обычен.
169. **7275 *Melitaea didyma* (Esper, 1778) — Шашечница красная или дидима.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На юге Урала и в Западной Сибири подвид *M. d. neera* Fischer de Waldheim, 1840 (= *M. d. uralica* Bryk, 1940). Гусеницы живут преимущественно на зопнике клубненосном (*Phlomis tuberosa*). VI–VIII. Обычен.
170. **7276 *Melitaea diamina* (Lang, 1789) — Шашечница черноватая.**  
= *dictynna* (Esper, 1779).  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале и в лесной зоне Западной Сибири подвид *M. d. hebe* (Borkhausen, 1793). Гусеницы живут на валериане лекарственной (*Valeriana officinalis*). VI–VII. Обычен.
171. **7281 *Melitaea britomartis* Assman, 1847 — Шашечница бритомарта.**  
Центральноевразийский степной вид. На Урале и в Западной Сибири номинативный подвид *M. b. britomartis* Assman, 1847. Гусеницы живут на подорожниках (*Plantago spp.*) и верониках. VI–VII. Обычен.
172. **7283 *Melitaea athalia* (Rottenburg, 1775) — Шашечница аталиа.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Уральские бабочки близки к номинативному подвиду *M. a. athalia* (Rottenburg, 1775). Гусеницы живут на подорожниках, верониках, марьянниках. VI–VII. Обычен.
173. **7286 *Limenitis populi* (Linnaeus, 1758) — Ленточник тополевый.**  
Широко распространённый трансевразийский вид лесной зоны. На Урале и в Западной Сибири подвид *L. p. enapius* Fruhstorfer, 1908. Гусеницы питаются на осине; зимуют во втором возрасте. VI–VII. Обычен, но численность заметно колеблется по годам.
174. **7290 *Neptis sappho* (Pallas, 1771) — Пеструшка сафо.**  
= *hylas* Linnaeus, 1758; *aceris* Esper, 1783.  
Широко распространённый трансевразийский вид лесной зоны. Гусеницы питаются на чине
- весенней (*Lathyrus vernus*), зимуют в средних возрастах. VI–VII. Довольно редок.
175. **7299 *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) — Переливница большая.**  
Амфиевразийский лесной вид. Распространен в Европе до Урала, и, затем, в Приамурье, в Северо-Восточном Китае и Корее. В европейской части ареала обитает номинативный западный подвид *A. i. iris* (Linnaeus, 1758). Гусеницы питаются на ивах, зимуют в первых возрастах. В ВГЗ отмечен 1 экз., луг, кв. 46, 8.08.90, Е. А. Глухова.
176. **7307 *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) — Краеглазка эгерия.**  
Западноевразийский вид, на восток до Урала. На Урале подвид *P. a. tircis* (Godart, 1827). Гусеницы питаются на различных злаках. Зимуют взрослые гусеницы или куколки. V–VI. Обычен.
177. **7311 *Lasiommata petropolitana* (Fabricius, 1787) — Краеглазка петербургская.**  
= *hiera* Fabricius, 1787.  
Широко распространённый трансевразийский лесной вид. Гусеницы живут на различных злаках, включая ежу сборную, овсяницу красную (*Festuca rubra*). Зимуют куколки. V–VI. Часто.
178. **7312 *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758) — Краеглазка мэра.**  
Широко распространённый трансевразийский лесной вид. Гусеницы питаются на различных злаках; зимуют взрослыми. VI–VII. Обычен.
179. **7313 *Lasiommata deidamia* (Eversmann, 1851) — Краеглазка дейдамия.**  
Восточноевразийский лесной вид. Распространен от Урала до Японии. На Урале номинативный подвид *L. d. deidamia* (Eversmann, 1851). Гусеницы живут на злаках. Зимуют гусеницы второго возраста. VI–VII. Обычен.
180. **7315 *Lopinga achine* (Scopoli, 1763) — Краеглазка ахина, или желтоглазка.**  
Широко распространённый трансевразийский лесной вид. На Урале номинативный подвид *L. a. achine* (Scopoli, 1763). Гусеницы живут на злаках, особенно на коротконожках (*Brachypodium spp.*), зимуют взрослыми. VI–VII. Довольно редко.
181. **7326 *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788) — Сенница глицерион.**  
= *amyntas* Poda, 1761; *iphis* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широко распространённый трансевразийский лесной вид. На Урале номинативный подвид *C. g. glycerion* (Borkhausen, 1788). Гусеницы питаются на злаках, зимуют в третьем возрасте. Часто.
182. **7332 *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761) — Сенница геро.**  
Широко распространённый трансевразийский лесной вид. На Урале номинативный подвид *C. h. hero* (Linnaeus, 1761). Гусеницы питаются

<sup>2</sup> Ранее рассматривался как *E. m. uralensis* Staudinger, 1871

- на злаках, часто на щучке дернистой; зимуют взрослыми. VI–VII. Обычен.
- 183.7334 *Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758) — **Сенница обыкновенная.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале номинативный подвид *C. p. pamphilus* (Linnaeus, 1758). Гусеницы питаются на злаках, зимуют взрослыми. В коллекции заповедника: 1 экз., 15.06.80; 1 экз., 24.06.81.
- 184.7344 *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758) — **Глазок цветочный.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале обитает номинативный подвид *A. h. hyperantus* (Linnaeus, 1758). Луга, уремы, просеки, является фоновым видом на лугах и просеках. Гусеницы питаются на различных злаках, зимуют в третьем возрасте. VI–VII. Очень часто.
- 185.7360 *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) — **Чернушка лигея.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. На Урале (кроме полярных районов) и в Сибири до Саян встречается подвид *E. l. kamensis* Krulikovskiy, 1909. Гусеницы питаются на злаках и осоковых, зимуют. VI–VIII. Очень часто.
- 186.7361 *Erebia euryale* (Esper, 1805) — **Чернушка эвриала<sup>3</sup>**  
Западноевразийский лесной вид, на восток до Урала. На Среднем и Южном Урале обитает подвид *E. e. uralensis* Goltz, 1930. Гусеницы питаются на злаках и осоковых, зимуют. VI–VIII. Очень часто.
- 187.7372 *Erebia aethiops* (Esper, 1777) — **Чернушка эфиоп.**  
Трансевразийский вид, на восток распространён до Забайкалья. Гусеницы питаются на злаках и осоковых, зимуют в первых возрастах. VII–VIII. Часто.
- 188.7377 *Erebia cyclopius* (Eversmann, 1844) — **Чернушка циклоп.**  
Восточноевропейский лесной вид. Распространён от Урала до Кореи. Кормовые растения не известны. Генерация, вероятно, двухлетняя. VI. Очень редко. В коллекции ВГЗ: 1 экз., 22.06.80, Т. И. Стенченко. Отмечается Ю. Н. Баранчиковым на покосах и просеках (1975).
- 189.7375. *Erebia embla* (Thunberg, 1791) — **Чернушка болотная.**  
Леса. Гусеницы развиваются на злаках.
- 190.7466 *Oeneis jutta* (Hübner, 1806) — **Энеис ютта.**  
Голарктический таежный вид. В южной части лесной зоны, от Урала и до Енисея обитает подвид *O. j. gigantea* Austaut, 1911. Отмечался Ю. Н. Баранчиковым на лугах, покосах и просеках (1975). Гусеницы живут на различных осоковых: осоках (*Carex spp.*) и пушицах (*Eriophorum spp.*), зимуют дважды. VI–VII.
- 7478 Семейство Drepanidae —  
Серпокрылки и пухоспинки.**
- 191.7481 *Thyatira batis* (Linnaeus, 1758) — **Пухоспинка розовая.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на малине. VI–VIII. Довольно часто.
- 192.7485 *Tethea ocularis* (Linnaeus, 1767) — **Буроватая настоящая пухоспинка.**  
= *octogesima* Hübner, 1803.  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на осине и тополях. VI–VII. Довольно часто.
- 193.7486 *Tethea or* (Denis & Schiffermüller, 1775) — **Серая настоящая пухоспинка.**  
Распространение и биология как у предыдущего вида. VI–VII. Часто.
- 194.7488 *Tetheella fluctuosa* (Hübner, 1803) — **Сербурная настоящая пухоспинка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространён до Южной Сибири. Гусеницы живут на березе. VI–VII. Обычен.
195. 7490 *Ochropacha duplaris* (Linnaeus, 1761) — **Точечная настоящая пухоспинка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространён до Южной Сибири. Гусеницы живут на березе, осине и тополях. VI–VII. Часто.
- 196.7498 *Achyla flavicornis* (Linnaeus, 1758) — **Желтоусая пухоножка.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе, ольхе, осине и тополях. IV–V. Очень часто.
- 197.7501 *Falcaria lacertinaria* (Linnaeus, 1758) — **Серпокрылка «сухой лист».**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе и ольхе. VI–VIII. Часто.
- 198.7507 *Drepana curvatula* (Borkhausen, 1790) — **Серпокрылка ольховая.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на ольхе. VI–VIII. Часто.
- 199.7508 *Drepana falcataria* (Linnaeus, 1758) — **Серпокрылка березовая.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе и ольхе. VI–VIII. Часто.
- 200.7509 *Sabra harpagula* (Esper, 1786) — **Серпокрылка дубовая.**  
Широко распространённый трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе и липе. VI–VIII. Обычен.

<sup>3</sup> Собранные в ВГЗ экземпляры, возможно, относятся к недавно описанному с Ю. Урала виду *Erebia ilmena* Nicolaev, 2004 (Коришонов, Николаев, 2004)



- 7514 Семейство Geometridae — Пяденицы.
- 201.7517 *Archiearis parthenias* (Linnaeus, 1761) — **Весенница березовая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *A. p. parthenias* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на березе. Обычен.
- 202.7524 *Calospilos sylvata* (Scopoli, 1763) — **Вязовая пестрая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на вязе (*Ulmus*), смородине (*Ribes nigrum*), черемухе (*Padus avium*). VI–VII. Обычен.
- 203.7527 *Lomasipilis marginata* (Linnaeus, 1758) — **Каемчатая пестрая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *L. m. marginata* (L.) (Viidalepp, 1996). К, СВ, Кв.45. Гусеницы живут на тополях и ивах. VI–VIII. Довольно часто.
- 204.7539 *Macaria notata* (Linnaeus, 1758) — **Желто-бурая углокрылая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *M. n. notata* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на березе и ивах. V–VII. Довольно часто. Кв.45.
- 205.7540 *Macaria alternata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — **Серая углокрылая пяденица.**  
= *alternaria* Hübner, 1799.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. Довольно часто. К, СВ.
- 206.7542 *Macaria liturata* (Clerck, 1759) — **Хвойная углокрылая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *M. l. liturata* (Cl.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на ели и сосне. VI–VII. Часто. К, Кв.45.
- 207.7543 *Macaria wauaria* (Linnaeus, 1758) — **Кустовая серая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид.  
Гусеницы живут на смородине черной. VI–VII. Довольно часто. БГ, СВ, Кв.45.
- 208.7547 *Chiasmia clathrata* (Linnaeus, 1758) — **Клеверная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *Ch. c. clathrata* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на бобовых, часто на клеверах. В коллекции ВГЗ: 1 экз., кв. 46, 17.06.95. К.
- 209.7613 *Opisthograptis luteolata* (Linnaeus, 1758) — **Боярышниковая пяденица.**  
Западноевразийский вид, на восток распространен до Средней Азии. Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. Часто. К, Кв.45.
- 210.7615 *Epione repandaria* (Hufnagel, 1767) — **Тополевая каемчатая пяденица.**  
= *apiciaria* [Denis & Schiffermüller], 1775  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). подвид *E. v. vespertaria* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы на тополях, ивах и ольхе. Обычен. СВ.
- 211.7616 *Epione vespertaria* (Linnaeus, 1767) — **Вечерняя пяденица.**  
= *paraellaria* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. v. vespertaria* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы на тополях, ивах и ольхе. В коллекции заповедника: 1 экз., 9.09.80. Т. И. Стенченко.
- 212.7620 *Pseudopanthera macularia* (Linnaeus, 1758) — **Пятнистая пяденица.**  
Западноевразийский вид, на восток распространен до Средней Азии. Гусеницы живут на чистеце болотном (*Stachys palustris*), мяте полевой (*Mentha arvensis*) и др. губоцветных. VI. Повсеместно. Очень часто.
- 213.7630 *Apeira syringaria* (Linnaeus, 1758) — **Сиреневая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на сирени (*Syringa vulgaris*), жимолостях. VI–VII. Обычен. СВ.
- 214.7641 *Selenia dentaria* (Fabricius, 1775) — **Трехполосая лунчатая пяденица.**  
= *bilunaria* Esper, 1801.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан подвид *S. d. alpestris* Wehrli, 1940 (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях и кустарниках. V–VI, VIII. Обычен. К.
- 215.7643 *Selenia tetralunaria* (Hufnagel, 1767) — **Четырехполосая лунчатая пяденица**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на различных деревьях и кустарниках. V–VI. Довольно часто. Кв.45.
- 216.7665 *Angerona prunaria* (Linnaeus, 1758) — **Сливовая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *A. p. prunaria* (L.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. Часто. К, СВ, Кв.45.
- 217.7686 *Biston betularia* (Linnaeus, 1758) — **Березовая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях, лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. Обычен. СВ, Кв.45.
- 218.7775. *Deileptenia ribeata* (Clerck, 1759) — **Еловая дымчатая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гу-

- сеницы на елях и пихте, а также на ивах. VII. Обычен. БГ.
- 219.7777 *Alcis repandata* (Linnaeus, 1758) — **Ивовая дымчатая пяденица.**  
Западноевразийский вид, на восток распространен до Средней Азии Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях, лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. Обычен. БГ, СВ.
- 220.7783 *Hypomecis roboraria* (Denis & Schiffermüller, 1775) — **Большая дымчатая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *H. r. roboraria* (Den. & Schiff., 1775) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях и кустарниках. V–VIII. Часто. К, СВ.
- 221.7804 *Ematurga atomaria* (Linnaeus, 1758) — **Вересковая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. На Среднем и Южном Урале номинативная форма *E. a. atomaria* (L.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях, лиственных деревьях и кустарниках. 2 генерации. V–VI (I) и VIII (II). Обычен. Кв.45.
- 222.7822 *Vupalus piniaria* (Linnaeus, 1758) — **Сосновая пяденица.**  
= *piniarius* Linnaeus, 1758.  
Евразийский вид, на восток распространен до юга Забайкалья. Гусеницы живут на сосне и ели. VI. Обычен. Кв.45.
- 223.7824 *Cabera pusaria* (Linnaeus, 1758) — **Белая бледная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ольхе и березе. VI–VII. Очень часто. К, СВ, Кв.45.
- 224.7826 *Cabera exanthemata* (Scopoli, 1763) — **Сероватая бледная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных лиственных деревьях. VI–VII. Часто. Кв.45.
- 225.7839 *Hylaea fasciaria* (Linnaeus, 1758) — **Красноватая пяденица (Эллопия красноватая).**  
= *bilosata* (Villers, 1789), *prosapiaria* (Denis & Schiffermüller, 1775)  
Евразийский вид, на восток распространен до юга Восточной Сибири. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на соснах, пихтах и елях. VI. Редко. СВ.
- 226.7916 *Siona lineata* (Scopoli, 1763) — **Белая пяденица-скория.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. Часто. Кв.45.
- 227.7969 *Geometra papilionaria* (Linnaeus 1758) — **Большая зеленая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *G. p. papilionaria* (Linnaeus 1758) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на ольхе, березе, рябине. VI–VIII. Часто. БГ, СВ; Кв.45.
- 228.7975 *Antonechloris smaragdaria* (Fabricius, 1787) — **Полосатая пяденица-мешочница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. На Урале, Кавказе и Сибири подвид *G. p. volgaria* (Guenée, 1858) (= *prasinaria*, Eversmann, 1837) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на цветах тысячелистников (*Achillea spp.*) в чехлике из огрызков кормового растения, в котором затем окукливается. VII. Обычен. К.
- 229.8012 *Cyclophora pendularia* (Clerck, 1759) — **Темная кольчатая пяденица.**  
= *orbicularia* Hübner, 1799.  
Евразийский вид, на восток распространен до юга Восточной Сибири. Гусеницы живут на ивах и ольхе. VI. Обычен. К.
- 230.8016 *Cyclophora albipunctata* (Hufnagel, 1767) — **Обыкновенная кольчатая пяденица.**  
= *pendularia* Clerck, 1759.  
Евразийский вид, на восток распространен до Монголии. Для Урала указан номинативный подвид *C. a. albipunctata* (Hufn.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на березе и ольхе. VI–VII. Часто. СВ.
- 231.8036 *Scopula immorata* (Linnaeus, 1758) — **Волнистая малая пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Монголии. Полифаг. Гусеницы живут в мае на различных травянистых растениях. VI–VII. Довольно часто. БГ, Кв.45.
- 232.8060 *Scopula incanata* (Linnaeus, 1758) — **Седая малая пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Якутии. Для Урала указан номинативный подвид *S. i. incanata* (L.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут различных травянистых растениях. V–VI–VII. Обычен. СВ.
- 233.8132 *Idaea biselata* (Hufnagel, 1767) — **Точечная малая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *I. b. biselata* (Hufn.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VII. Обычен. БГ.
- 234.8184 *Idaea aversata* (Linnaeus, 1758) — **Дождевая малая пяденица.**  
Амфиевразийский вид. Распространен в Центральной и Северной Европе, до Урала, на Кавказе и в Средней Азии; затем в Приамурье и на юге Дальнего Востока, в Японии. Полифаг. Гусеницы на различных травянистых растениях. VI–VIII. Обычен. К, БГ, СВ.
- 235.8187 *Idaea straminata* (Borkhausen, 1794) — **Клетчатая малая пяденица.**  
= *inornata* Haworth, 1809.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид

- I. s. straminata* (Borkh.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы на различных травянистых растениях.
236. **8205 *Rhodostrophia vibicaria* (Clerck, 1759) — Краснополосая сероватая пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Монголии. Гусеницы живут на различных бобовых. VI–VII. Обычен.
237. **8221 *Lythria purpuraria* (Linnaeus, 1758) — Пурпурная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp 1996). Гусеницы живут на горцах (*Polygonum spp.*). 2 поколения. Довольно редко. V–IX.
238. **8229 *Scotopteryx toeniata* (Scopoli, 1763) — Серо-бурая линейчатая пяденица.**
239. Западноевразийский вид, распространен на восток до Урала. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на дроке красильном. VI–VII. Редко.
240. **8236 *Scotopteryx bipunctaria* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Двучечная линейчатая пяденица.**  
Западноевразийский вид, распространен на восток до Урала. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. Довольно часто. VI–VII.
241. **8239 *Scotopteryx chenopodiata* (Linnaeus, 1758) — Желтобурая линейчатая пяденица.**  
= *limitata* Scopoli, 1763.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *S. ch. chenopodiata* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VII–VIII. БГ, СВ.
242. **8249 *Xanthorhoe designata* (Hufnagel, 1767) — Капустная пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Средней Сибири. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на крестоцветных. VI. Обычен. Кв.45.
243. **8255 *Xanthorhoe montanata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Горная пяденица.**  
Евразийский монганский вид, на восток распространен до Монголии. На Среднем и Южном Урале номинативная форма *X. m. montanata* (Den. & Schif.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI. Очень часто. К, СВ.
244. **8269. *Catarhoe cuculata* (Hufnagel, 1767) — Белобурая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *C. c. cuculata* (Hufn.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на подмареннике настоящем (*Galium verum*). VI. Редко. К.
245. **8273 *Epirrhoe pupillata* (Thunberg, 1788) — Бедная пяденица.**  
= *luctuata* Hübner, 1813.  
Евразийский вид, на восток распространен до Монголии. Для Урала указан номинативный подвид *E. p. pupillata* (Thnb.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на подмареннике настоящем VI. Редко. Кв.45.
246. **8274 *Epirrhoe tristata* (Linnaeus, 1758) — Грустная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на подмареннике настоящем. VI. Обычен. СВ, Кв.45.
247. **8275 *Epirrhoe alternata* (Müller, 1764) — Союзная пяденица.**  
= *sociata* Borkhausen, 1794.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. a. alternata* (Müll.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на подмаренниках. VI–VII. Очень часто. К, БГ.
248. **8312 *Mesoleuca albicillata* (Linnaeus, 1758) — Малинная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *M. a. albicillata* (L.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на малине и лабазнике вязолистном. VI. Обычен. К, СВ.
249. **8314 *Pelurga comitata* (Linnaeus, 1758) — Марева пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут в августе — сентябре на лебеде и марях. VII. Довольно часто. БГ.
250. **8330. *Eulithis prunata* (Linnaeus, 1758) — Смолодиная ночная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на смородине и крыжовнике. VII. Довольно часто. Кв.45.
251. **8335 *Eulithis pyraliata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Светло-желтая пяденица.**  
= *dotata* Linnaeus, 1758.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на подмареннике настоящем. VI–VII. Довольно часто. БГ.
252. **8339 *Ecliptopera capitata* (Herrich-Schäffer, 1839) — Бальзаминовая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. c. capitata* (H. — S.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на недотроге (*Impatiens noli-tangere*). VI. Редко. СВ.
253. **8347. *Chloroclysta latefasciata* (Prout, 1914) — Широкополосая пяденица.**  
= *latefasciata* (Staudinger, 1889)  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях и кустарниках. VI–VII. СВ.



254. **8348 *Chloroclysta truncata* (Hufnagel, 1767) — Разноцветная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан восточноевропейский подвид *Ch. t. centumnotata* (Tengström, 1848) (Viidalepp, 1996).  
Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях, лиственных деревьях и кустарниках. VI–VII. СВ.
255. **8350. *Cidaria fulvata* (Forster, 1771) — Желто-красная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на шиповнике. VI–VII. СВ.
256. **8352 *Plemyria rubiginata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Двухцветная пяденица.**  
= *bicolorata* Hufnagel, 1767.  
Западноевразийский вид, распространен на восток до Западной Сибири и Казахстана. Для Урала указан номинативный подвид *P. r. rubiginata* (Den. & Schiff.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут в мае — июне на ольхе. VI. Обычен. СВ.
257. **8366 *Eustroma reticulata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Сетчатая ночная пяденица.**  
= *reticulatum* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. r. reticulata* (Den. & Schiff.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут в августе — сентябре на недотроге. VI–VII. Обычен. СВ.
258. **8368 *Electrophaes corylata* (Thunberg, 1792) — Липовая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. c. corylata* (Thnb.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на березе и других лиственных деревьях. VI. Довольно часто. СВ.
259. **8391. *Hydriomena furcata* (Thunberg, 1784) — Забрызганная пяденица.**  
= *sordidata* Fabricius, 1794  
Широко распространенный голарктический вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы на ивах ольхе и чернике. VI–VII. БГ, Кв.46, СВ.
260. **8402 *Horisme tersata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Грязно-бурая струйчатая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *H. t. tersata* (Den. & Schiff.) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на ветренице лесной (*Anemone sylvestris*). VI–VII. Довольно часто. СВ.
261. **8411 *Melanthia procellata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Ломоносовая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *M. p. procellata* (Den. & Schiff.) (Viidalepp, 1996). В Европе гусеницы живут на ломоносе (*Clematis*), на Урале кормовое растение неизвестно. Довольно редко. VI. СВ.
262. **8417 *Spargania luctuata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Кипрейная пяденица.**  
= *lugubrata* Staudinger, 1871.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан особый подвид *S. l. borealis* (Petersen, 1924) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на иван-чае и кипреях. VI–VII. СВ.
263. **8419. *Rheumaptera hastata* (Linnaeus, 1758) — Березолистная пяденица.**  
= *rikovskensis* Matsumura, 1925  
Широко распространенный голарктический вид. Гусеницы живут на березе и других лиственных деревьях. VI. Довольно часто. Кв.45.
264. **8436 *Euphyia unangulata* (Haworth, 1809) — Звездчатковая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *Eu. u. unangulata* (Haw.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях, лиственных деревьях и кустарниках. VI. Обычен. СВ.
265. **8454 *Perizoma taeniata* (Stephens, 1831) — Ленточная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *P. t. taeniata* (Steph.) (Viidalepp, 1996). Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. СВ.
266. **8456 *Perizoma alchemillata* (Linnaeus, 1758) — Пикульниковая пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Монголии. Гусеницы живут на пикульниках (*Galeopsis spp.*). VI–VII. Обычен. БГ, СВ.
267. **8462 *Perizoma blandiata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Очанковая пяденица.**  
= *adaequata* Borkhausen, 1794.  
Западноевразийский вид, распространен на восток до Западной Сибири. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на очанках (*Euphrasia spp.*). VII–VIII. Обычен. СВ.
268. **8463 *Perizoma albulata* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Погремковая пяденица.**  
Западноевразийский вид, распространен на восток до Западной Сибири. Гусеницы живут на погремке малом (*Rhinanthus minor*). VII. Часто. СВ.
269. **8475. *Eupithecia tenuiata* (Hübner, 1813) — Ивовая цветочная пяденица.**  
Евразийский вид, на восток распространен до Урала. Гусеницы живут на сережках ивы VII. Обычен. К.
270. **8538 *Eupithecia icterata* (Villers, 1789) — Буроватая цветочная пяденица.**  
= *succenturiata* var. *subfulvata* Haworth, 1809.  
Евразийский вид, на восток распространен до Алтая. Гусеницы живут на различных сложноцветных. VII. Часто. К.

271. **8539 *Eupithecia succenturiata* (Linnaeus, 1758)** — **Пижмовая цветочная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Для Урала указан номинативный подвид *E. s. succenturiata* (Linnaeus, 1758) (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на тысячелистниках (*Achillea spp.*), полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris*) и др. VII. Часто. К.
272. **8595 *Eupithecia lariciata* (Freyer, 1842)** — **Лиственничная цветочная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на лиственнице. V–VI. Довольно часто. К.
273. **8603. *Rhinoprora rectangularata* (Linnaeus, 1758)** — **Зеленоватая черемуховая пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на черемухе и яблоне. VII. Обычен. К.
274. **8631. *Odezia atrata* (Linnaeus, 1758)** — **Обыкновенная черная пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Указан для Урала (Viidalepp, 1996). Гусеницы живут на бутене (*Chaerophyllum*). VII. Обычен. Кв.45.
275. **8660 *Hydrelia flammeolaria* (Hufnagel, 1767)** — **Желтоватая пяденица.**  
= *luteata* Denis & Schiffermüller, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ольхе. VII. Часто. К, СВ.
- 8686 Семейство Notodontidae — Хохлатки.**
276. **8698 *Clostera curtula* (Linnaeus, 1758)** — **Хвостатая кисточница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы на ивах и осине. VI–VII. Обычен. СВ.
277. **8701 *Clostera anastomosis* (Linnaeus, 1758)** — **Ржавобурная кисточница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ивах и тополях. 2 генерации. V–VI (I) и VII–VIII (II). Довольно редко. СВ.
278. **8710 *Furcula bifida* (Brahm, 1787)** — **Тополевая гарпия.**  
Евразийский вид, на восток до Западной Сибири. Гусеницы живут в июле — августе на осине и тополях. V–VII. Редко. Кв.45.
279. **8716 *Notodonta dromedarius* (Linnaeus, 1767)** — **Ольховая хохлатка.**  
Западноевразийский вид, на восток до Западной Сибири. Гусеницы живут на березе, ольхе, осине и тополях. Довольно часто. СВ. Кв.45.
280. **8717 *Notodonta torva* (Hübner, 1803)** — **Светлобурная хохлатка.**  
= *tritophus* Esper, 1799; *tarburi* Eitschberger & Steiniger, 1981.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ивах и тополях. Довольно часто. СВ.
281. **8718 *Notodonta tritophus* (Denis & Schiffermüller, 1775)** — **Осиновая хохлатка.**  
= *phoebe* Siebert, 1790.  
Западноевразийский вид, на восток до Западной Сибири. Гусеницы живут на березе, ивах, осине и тополях. Довольно редко. Кв.45.
282. **8736 *Leucodonta bicoloria* (Denis & Schiffermüller, 1775)** — **Двухцветная хохлатка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в июне — августе на березе. V–VI. Обычен. СВ.
283. **8738 *Ptilodon capucina* (Linnaeus, 1758)** — **Верблюдка.**  
= *camelina* (Linnaeus, 1758).  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных листовных деревьях и кустарниках. Часто. К, СВ.
284. **8750 *Phalera bucephala* (Linnaeus, 1758)** — **Лунка серебристая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в июле — августе на березе, ивах, липе, осине и тополях. V–VII. Часто. СВ.
285. **8763 Семейство Noctuidae — Совки.**
286. **8772 *Moma alpium* (Osbeck, 1778)** — **Совка лишайница.**  
= *orion* Esper, 1788.  
Широко распространенный трансевразийский вид. К; СВ. Гусеницы многоядны, живут в июне — сентябре на различных древесных и кустарниковых растениях, в том числе (Ламперт, 1913): на березе, рябине, осине и тополях. VI–VII. Обычен.
287. **8777 *Acronicta psi* (Linnaeus, 1758)** — **Стрельчатка пси.**  
Трансевразийский вид, на восток распространен до Якутии и Забайкалья. Полифаг. Гусеницы живут в июле — сентябре на березе, липе, ивах, ольхе, осине, тополях и др. листовных деревьях. VI–VII. Часто. К, Кв.45.
288. **8779 *Acronicta leporina* (Linnaeus, 1758)** — **Стрельчатка-зайчик.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. БГ. Полифаг на листовных деревьях. Гусеницы живут в июле — сентябре на березе, липе, ивах, ольхе, осине, тополях, и др. VI–VII. Обычен.
289. **8780 *Acronicta megacephala* (Denis & Schiffermüller, 1775)** — **Серая стрельчатка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут с июня на ивах, осине и тополях. VI–VII. Обычен. СВ.
290. **8781 *Acronicta strigosa* (Denis & Schiffermüller, 1775)** — **Малая стрельчатка.** Широко распространенный трансевразийский вид. Развивается, возможно, в 2-х генерациях. Гусеницы жи-



- вуд в сентябре (I) и в июле (II) на боярышнике, яблоне и др. древесных розоцветных. VI–VII. Часто. СВ.
291. **8787 *Acronicta rumicis* (Linnaeus, 1758) — Щавелевая стрелчатка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Западной Сибири и Средней Азии. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре (I) и в июне (II?) на различных растениях (Ламперт, 1913): молочаях (*Euphorbia* spp.), щавелях, подмаренниках, крапиве двудомной, чернике и др. V–VII. Часто.
292. **8846. *Herminia grisealis* (Denis & Schiffermüller 1775) — Желтоватая совка-огневка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в подстилке в августе — сентябре и, после зимовки, в мае; питается опавшими листьями различных растений. VI–VII. Обычен. СВ.
293. **8849 *Polypogon tentacularius* (Linnaeus, 1758) — Скромная совка-огневка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг на травах. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на ястребинках и других растениях. VI–VII. Очень часто. БГ. СВ.
294. **8858 *Zanclognatha tarsipennalis* Treitschke, 1835 — Длиннощупиковая совка-пяденица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в подстилке в августе — сентябре и, после зимовки, в мае; питается опавшими листьями различных растений. VI–VII. Обычен. СВ.
295. **8873 *Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758) — Голубая орденская лента.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на березе, ясене, осине и тополях. VIII–IX. Обычен.
296. **8874 *Catocala nupta* (Linnaeus, 1767) — Обыкновенная красная орденская лента.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ивах, осине и тополях. VIII–IX. Редко.
297. **8875 *Catocala adultera* Ménétrés, 1856 — Северо-восточная красная орденская лента.**  
Трансевразийский вид, встречается от центральной и северной Европы до Приамурья. Гусеницы живут в мае — июне на ивах. VIII–IX. Редко.
298. **8890 *Catocala fulminea* (Scopoli, 1763) — Желтая орденская лента.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в мае — июне на черемухе и других древесных розоцветных. VII–VIII. Редко.
299. **8932 *Lygephila pastinum* (Treitschke, 1826) — Серая горошковая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре
- и, после зимовки, в мае на горошках, астрагалах и других бобовых. VI–VII. Часто. БГ.
300. **8967 *Callistege mi* (Clerck, 1759) — Серая клеверная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в июле — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, в том числе на горошках, клеверах, люцернах и щавелях. V–VI. Обычен. Кв.45.
301. **8969 *Euclidia glyphica* (Linnaeus, 1758) — Бурая клеверная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, в том числе на горошках, клеверах, люцернах, и щавелях. В коллекции заповедника: 2 экз., березняк разнотравный, 12.06.80, Т.И. Стенченко; 2 экз., 30.09.80, Т.И. Стенченко.
302. **8975 *Laspeyria flexula* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Ласпейрова совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на лишайниках, растущих на стволах лиственных деревьев. VI–VII. Обычен. СВ.
303. **8984 *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758) — Зубчатая совка.**  
Голарктический вид. Гусеницы живут с июля до сентября на ивах и тополях. VIII–X, затем зимуют (в пещерах, в дуплах, в строениях) и вновь летают. IV–VI. Обычен.
304. **8994 *Hypena proboscidalis* (Linnaeus, 1758) — Усатка обыкновенная.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на крапиве двудомной. VI–VII. Часто. К, БГ, СВ.
305. **9016 *Parascotia fuliginaria* (Linnaeus, 1761) — Трутовиковая совка.**  
Трансевразийский вид, на восток распространяется до Восточной Сибири. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на лишайниках, растущих на стволах деревьев, в трутовиковых грибах, в гнилой древесине. VI–VII. Обычен. К, СВ.
306. **9027 *Euchalcia variabilis* (Piller, 1783) — Разноцветная металловидка.**  
= *galloi* Berio, 1989.  
Трансевразийский вид, на восток распространяется до Восточной Сибири. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на аконите (*Aconitum septentrionale*) и василистниках (*Thalictrum* spp.). VI–VII. Довольно редко. СВ.
307. **9045 *Diachrysia chrysitis* (Linnaeus, 1758) — Золотая металловидка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сен-

- тябре и, после зимовки, в мае — июне на различных травянистых растениях, в том числе на крапиве двудомной, пикульниках, синяке обыкновенном (*Echium vulgare*) и др. VI–VII. Обычен. БГ, СВ, Кв.45.
308. **9053 *Plusia festucae* (Linnaeus, 1758) — Злаковая металловидка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на овсяницах (*Festuca spp.*) и осоках, отмечено питание на рогозах (*Typha spp.*), частухе подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) и тростнике (*Phragmites communis*), и др. (Koch, 1984). VI–VII. Обычен. К, Кв.45.
309. **9054 *Plusia putnami* (Grote, 1873) — Металло-видка Путнама.**  
Широко распространенный трансевразийский вид, мало известный на Урале. Внешне очень похож на предыдущий вид и часто смешивался с ним. Гусеницы живут на овсяницах и осоках. VI–VII. Обычен. СВ.
310. **9056 *Autographa gamma* (Linnaeus, 1758) — Металло-видка гамма.**  
= *messmeri* Schadewald, 1992; *voelkeri* Schadewald, 1992.  
Очень широко распространенный голарктический вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на самых разнообразных травянистых растениях (кроме злаков), иногда вредят огородным и полевым культурам. VI–IX. Обычен.
311. **9057. *Autographa macrogamma* (Eversmann, 1842) Металло-видка гамма большая.**  
Очень широко распространенный голарктический вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на самых разнообразных растениях (кроме злаков). VI. В коллекции заповедника: 1 экз., Сулемское лесничество, 9.09.80, Т.И. Стенченко. БГ.
312. **9059 *Autographa pulchrina* (Haworth, 1809) — Металло-видка V-золотое.**  
= *v-aureum* Guenée, 1852.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, в том числе на шалфеях (*Salvia spp.*), крапиве двудомной, пикульниках, крестовниках и др. VI–VII. Обычен. СВ.
313. **9060. *Autographa buraetica* (Staudinger, 1892)**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, VI–VII. Обычен. СВ.
314. **9061. *Autographa jota* (Linnaeus, 1758)**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, VI–VII. Обычен. К, БГ.
315. **9062 *Autographa bractea* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Красно-бурая металло-видка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на различных травянистых растениях, в том числе на ястребинках, одуванчике лекарственном, мать-мачехе, бодяках и др. VII–VIII. БГ.
316. **9074 *Syngrapha interrogationis* (Linnaeus, 1758) — Черничная металло-видка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на березе, чернике, голубике. VI–VIII. Обычен. БГ, СВ.
317. **9091 *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1766) — Серая крапивная совка.**  
= *triplasia* auct., nec Linnaeus, 1758.  
Очень широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в августе — сентябре на крапиве двудомной, зимуют куколками. VI–VII. Часто. К, Кв.45.
318. **9114 *Protodeltote pygarga* (Hufnagel, 1766) — Темно-бурая совка-листовертка.**  
= *fasciana* Linnaeus, 1766.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в июне — июле на различных травянистых растениях, в том числе на молинии голубой (*Molinia coerulea*), вейнике наземном (*Calamagrostis epigeios*), ежеборной и др. злаках (Koch, 1984). VII. Часто. БГ, СВ.
319. **9358 *Schinia scutosa* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Беложильная щетинконогая совка.**  
Широко распространенный в степных и аридных районах западноевразийский вид. Гусеницы живут в июне на полынях. VII–IX. Довольно редко. К.
320. **9372 *Pyrrhia umbra* (Hufnagel, 1766) — Стальниковая лобастая совка.**  
= *marginata* Fabricius, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в июне — августе на различных травянистых растениях, в том числе на клеверах, шалфеях (*Salvia spp.*), геранях. VI–VII. Довольно часто. БГ, Кв.45.
321. **9373 *Pyrrhia exprimens* (Walker, 1857) — Аконитовая лобастая совка.**  
Редкий вид, известный из Прибалтики и Финляндии. Гусеницы живут на аконите (*Aconitum septentrionale*). Редко.
322. **9417 *Caradrina morpheus* (Hufnagel, 1766) — Салатная наземная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на полынях, крапиве двудомной, вьюнке полевом (*Con-*

- volvulus arvensis*) и др. растениях. V–VIII. Часто. БГ.
323. **9449 *Hoplodrina octogenaria* (Goeze, 1781) — Крапивная наземная совка.**  
= *alsines* Brahm, 1791.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на крапиве двудомной и др. растениях. VII. Обычен.
324. **9453. *Hoplodrina respersa* (Denis & Schiffmüller, 1775) Сероватая мелкая совка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Западной Сибири. Полифаг. Гусеницы живут различных травянистых растениях, VII. Часто. БГ.
325. **9454. *Hoplodrina ambigua* (Denis & Schiffmüller, 1775) — Подорожниковая мелкая совка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Западной Сибири. Полифаг. Гусеницы живут различных травянистых растениях, в том числе на подорожнике. VII. Часто. БГ.
326. **9483 *Rusina ferruginea* (Esper, 1785) — Будровая совка.**  
= *umbratica* Goeze, 1781; *tenebrosa* Hübner, 1803.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на будре плющевидной (*Glechoma hederacea*), гравилатах, землянике и др. растениях. VI–VII. Часто. СВ.
327. **9503 *Euplexia lucipara* (Linnaeus, 1758) — Малинная совка.**  
= *dubia* Hufnagel, 1766.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре на малине, лебеде, марях, щавелях и др. растениях. Зимуют куколки. VI–VII. Часто. БГ.
328. **9508 *Hyrpa rectilinea* (Esper, 1788) — Прямолинейная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Кв.45. Полифаг. Гусеницы живут в августе и, после зимовки, в мае на чернике, ивах и др. растениях. VI. Довольно редко.
329. **9531 *Enargia paleacea* (Esper, 1788) — Бледная листовая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в мае — июне на березе, осине и тополях. VII. Обычен. БГ, Кв.45.
330. **9642 *Brachyolomia viminalis* (Fabricius, 1776) — Ивовая листовая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в мае — июле на иве козьей (*Salix caprea*) в сплетенных паутиной листьях. Обычен. VII–IX. СВ.
331. **9755 *Arpatea crenata* (Hufnagel, 1766) — Сельская полевая совка.**  
= *rurea* Fabricius, 1775.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных злаках, часто на двукисточнике тростниковидном (*Phalaroides arundinacea*) и овсяницах. VI–VII. Часто. СВ.
332. **9766 *Arpatea remissa* (Hübner, 1809) — Буря полевая совка.**  
= *A. obscura* (Hübner, 1809).  
Широко распространенный трансевразийский вид, известный из горных районов Европы, Урала и Сибири. VI–VII. К, СВ.
333. **9782 *Oligia latruncula* (Denis & Schiffmüller, 1775) — Шашечная злаковая совка.**  
= *strigilis* ab. *latruncula* (Denis & Schiffmüller, 1775).  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Урала. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных злаках. VI–VIII. Часто. СВ.
334. **9789 *Mesarpatea secalis* (Linnaeus, 1758) — Ржаная стеблевая совка.**  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Западной Сибири. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных злаках, вредят посевам озимых ржи и пшеницы. VII. Обычен. БГ.
335. **9792A *Mesarpatea hedeni* (Graeser, 1888) — Стеблевая совка Хедена.**  
Редкий малоизученный восточноевразийский вид, известный из Сибири. В ВГЗ отмечен в VI–VII. Редко. Кормовое растение неизвестно. БГ.
336. **9917 *Lacanobia oleracea* (Linnaeus, 1758) — Огородная совка.**  
Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Алтая. Полифаг. Гусеницы живут в мае на различных травянистых растениях. VI–VII. Довольно часто. К.
337. **9918 *Lacanobia thalassina* (Hufnagel, 1766) — Серо-буря садовая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в мае — июне на различных травянистых растениях. VI–VII. Часто. К, БГ, СВ.
338. **9919 *Lacanobia contigua* (Denis & Schiffmüller, 1775) — Буро-серая садовая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Часто. К.
339. **9920 *Lacanobia suasa* (Denis & Schiffmüller, 1775) — Обыкновенная садовая совка.**  
= *dissimilis* Knoch, 1781.  
Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Западной Сибири. Полифаг. Гусеницы живут в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Часто. К.



340. **9925 *Hada plebeja* (Linnaeus, 1761) — Зубчатая садовая совка.**  
= *nana* Hufnagel, 1766; *dentina* Denis & Schiffermüller, 1775; *leucostigma* Haworth, 1809. Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Бурятии. Полифаг. Гусеницы живут в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Часто. К.
341. **9955 *Hadena rivularis* (Fabricius, 1775) — Фиолетовая семенная совка.**  
= *cucubali* Fuessly, 1784; *rivularis* Fabricius, 1775. Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на гвоздичных: смолевках (*Silene spp.*), дремах (*Melandrium spp.*), смолке клейкой (*Viscaria vulgaris*). VI–VII. Довольно часто. СВ.
342. **9957 *Hadena perplexa* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Куколицевая совка.**  
= *carphoga* Borkhausen, 1792; *lepida* auct. Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Алтая. Гусеницы живут на гвоздичных: смолевках, дремах, смолке клейкой. VI–VII. Обычен. К.
343. **9972 *Heliophobus reticulata* (Goeze, 1781) — Сетчатая садовая совка.**  
= *calcatrippae* Vieweg, 1790; *saponariae* Borkhausen, 1792. Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Алтая и Средней Азии. Гусеницы живут на смолевках, дремах и гвоздиках (*Dianthus spp.*). VI–VII. Часто. К.
344. **9987 *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758) — Капустная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут с июля до сентября на различных травянистых растениях, в том числе на капусте огородной. VI–VII. Редко. Кв.45.
345. **9992 *Polia hepatica* (Clerck, 1759) — Черничная садовая совка.**  
= *trimaculosa* Esper, 1788; *tincta* Brahm, 1791; *argentina* Haworth, 1809. Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных растениях, как и предыдущий вид. VI–VII. СВ.
346. **9993 *Polia nebulosa* (Hufnagel, 1766) — Мутно-серая садовая совка.**  
= *grandis* Donovan, 1801. Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на травянистых растениях и на листовных деревьях и кустарниках, как и предыдущие виды. VI–VII. Часто. БГ, Кв.45.
347. **10000 *Mythimna conigera* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Желто-буряя полосатая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в мае — июне на различных злаках. VI–VII. Часто. БГ.
348. **10001 *Mythimna ferrago* (Fabricius, 1787) — Серебристая полосатая совка.**  
= *lithargyria* Esper, 1788. Западноевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Алтая. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных злаках. VI–VII. Часто. К.
349. **10006 *Mythimna impura* (Hübner, 1808) — Буровато-серая полосатая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае на различных злаках и осоках. VI–VII. Обычен. К, СВ.
350. **10007 *Mythimna pallens* (Linnaeus, 1758) — Бледная полосатая совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае на различных злаках. VI–VII. Обычен. К.
351. **10011 *Mythimna comta* (Linnaeus, 1761) — Совка-запятая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае на различных злаках. VI–VII. Обычен. К, СВ.
352. **10062 *Cerapteryx graminis* (Linnaeus, 1758) — Травяная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае — июне на различных злаках. VII–VIII. Обычен. К, СВ.
353. **10082 *Axylia putris* (Linnaeus, 1761) — Темнокрайняя земляная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Довольно часто. К, БГ, СВ.
354. **10086 *Ochropleura plecta* (Linnaeus, 1761) — Белокрайняя совка.**  
Чрезвычайно широко распространенный, почти космополитический вид. Известен во всей умеренной и тропической Азии, в Южной Африке, в Северной и Южной Америке. Полифаг. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VII–VIII. Часто. БГ, СВ.
355. **10089 *Diarsia mendica* (Fabricius, 1775) — Первоцветовая земляная совка.**  
= *festiva* Denis & Schiffermüller, 1775; *primulae* Esper, 1788. Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VII–VIII. Обычен. СВ.
356. **10092 *Diarsia brunnea* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Черничная земляная совка.**



- Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае на травянистых растениях. VI–VII. Часто. К, СВ.
357. **10093 *Diarsia rubi* (Vieweg, 1790) — Подорожниковая земляная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на различных травянистых растениях. VI–VII. БГ.
358. **10157 *Paradiarsia punicea* (Hübner, 1803) — Красноватая земляная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Довольно часто. БГ.
359. **10161 *Eurois occultus* (Linnaeus, 1758) — Большая серая земляная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VII–VIII. Обычен. СВ, Кв.45, БГ.
360. **10171. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) — Земляная совка август.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на самых разнообразных древесных, кустарниковых и травянистых растениях. VII–VIII. Обычен. БГ.
361. **10199 *Xestia c-nigrum* (Linnaeus, 1758) — Совка с-черное.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на различных травянистых растениях. VI–VII. Довольно часто. БГ, Кв.45.
362. **10200 *Xestia ditrapezium* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Совка «две трапеции».**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VI–VII. Обычен. БГ, СВ.
363. **10204 *Xestia baja* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Двучечная земляная совка.**  
Очень широко распространенный, голарктический вид. Известен во всей умеренной и субтропической Азии, в Северной Африке, в Северной Америке. Полифаг. Гусеница живет в сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VII–VIII. Довольно часто. БГ, СВ.
364. **10210. *Xestia collina* (Boisduval, 1840) — Горная земляная совка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут в сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях, часто на голубике, малине, подорожнике. VII–VIII. Редко. СВ.
365. **10211. *Xestia sexstrigata* (Haworth, 1809) — Темноватая земляная совка.**  
= *umbrosa* (Hübner, 1813).  
Западноевразийский вид, на восток распространяется до Урала. Гусеницы живут с июля до поздней осени и, после зимовки, в мае на различных злаках и травянистых растениях. VI–VIII. Редко. БГ.
366. **10232 *Anaplectoides prasina* (Denis & Schiffermüller, 1775) — Большая зеленоватая совка.**  
Очень широко распространенный, голарктический вид. Полифаг. Гусеницы живут в августе — сентябре и, после зимовки, в мае — июне на травянистых растениях. VI–VIII. Довольно часто. К, БГ, СВ.
367. **10236 *Protolampra sobrina* (Duponchel, 1843) — Красноголовая земляная совка.**  
Трансевразийский вид, распространен от Центральной Европы до Байкала. Гусеницы живут на травянистых растениях. VII–VIII. Обычен. К.
368. **10348 *Agrotis exclamationis* (Linnaeus, 1758) — Восклицательная совка.**  
Широко распространенный трансголарктический вид. Гусеницы многоядны. VI–VII. Часто. К, Кв.45.
- 10366 Семейство Pantheidae — Совки-шелкопяды.**
369. **10372 *Colocasia coryli* (Linnaeus, 1758) — Орешниковая совка-шелкопяд.**  
Трансевразийский вид. Гусеницы многоядны, живут на различных деревьях. V–VI. Часто. СВ.
- 10373 Семейство Lymantriidae — Волнянки.**
370. **10375 *Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758) — Монашенка**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Вредитель лесов. Гусеницы многоядны, живут на различных хвойных (главным образом на сосне) и лиственных деревьях. VII–VIII.
371. **10376 *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) — Непарный шелкопяд.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Вредитель леса. Гусеницы многоядны, живут на березе и других лиственных (реже хвойных) деревьях. VII–VIII. Численность сильно варьирует.
372. **10397 *Orgyia antiqua* (Linnaeus, 1758) — Кистехвост обыкновенный.**  
= *gonostigma* Scopoli, 1763.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы многоядны, живут на различных деревьях и кустарниках, чаще на малине. VII–IX. Лут, кв. 45, ловушка Малеза.
373. **10406 *Euproctis similis* (Fuessly, 1775) — Желтогузка.**

- Широко распространенный трансевразийский вид. Как и у предыдущего вида, гусеницы многоядны, живут на различных деревьях и кустарниках, чаще на розоцветных, зимуют одиночно. VI–VII. Часто. СВ, Кв.45.
374. **10414 *Leucoma salicis* (Linnaeus, 1758) — Ивовая волнянка.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ивах, осине и тополях. VII–VIII. Довольно часто.
- 10417 Семейство Nolidae — Челночницы.**
375. **10456 *Earias clorana* (Linnaeus, 1758) — Ивовая зеленая челночница.**  
= *chlorana* Linnaeus, 1758.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на ивах. VI–VIII. Обычен.
- 10461 Семейство Arctiidae — Медведицы.**
376. **10475 *Miltochrista miniata* (Forster, 1771) — Розовая лишайница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на лишайниках, растущих на стволах деревьев. VII–VIII. Довольно часто. СВ.
377. **10477. *Cybosia mesomella* (Linnaeus, 1758) — Красивая лишайница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на мхах сем. *Jungermanniaceae*. VII–VIII. Редко. Кв.45.
378. **10489. *Eilema lurideola* (Zincken, 1817) — Свинцово-серая лишайница.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Гусеницы живут на лишайниках, растущих на стволах деревьев. VII–VIII. Довольно часто. СВ.
379. **10528. *Coscinia cribraria* (Linnaeus, 1758) — Желтая полосатая медведица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. К.
380. **10557 *Parasemia plantaginis* (Linnaeus, 1758) — Подорожниковая медведица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. Кв.45.
381. **10566 *Spilosoma lutea* (Hufnagel, 1766) — Желтоватая медведица.**  
= *luteum* Hufnagel, 1766.  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. Очень часто. БГ, К.
382. **10567 *Spilosoma lubricipeda* (Linnaeus, 1758) — Быстрая медведица.**  
= *lubricipedum* Linnaeus, 1758; *menthastri* ([Denis et Schiffermüller], 1775)  
Распространение и кормовые растения такие же, как у предыдущего вида. VI–VII. Часто. СВ, Кв.45.
383. **10568 *Spilosoma urticae* (Esper, 1789) — Крапивная медведица.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут на различных травянистых растениях. VI–VII. Обычен. К.
384. **10583 *Diacrisia sannio* (Linnaeus, 1758) — Полевая медведица.**  
Широко распространенный евразийский вид, на восток распространен до Восточной Сибири. Полифаг. Гусеницы живут на травянистых растениях. VI–VII. Часто. К, БГ, СВ.
385. **10598 *Arctia caja* (Linnaeus, 1758) — Медведица кая.**  
Широко распространенный трансевразийский вид. Полифаг. Гусеницы живут почти на всех травянистых растениях. VII–VIII. Обычен. БГ, СВ.
386. **10599. *Arctia flavia* (Fuessly, 1779) — Желтоватая медведица.**  
Трансевразийский вид с дизъюнктивным ареалом; Альпы, Урал, горы южной Сибири. Полифаг. Гусеницы живут почти на всех травянистых растениях. В коллекции заповедника: 1 экз., разнотравный луг, кв. 12.

## ЛИТЕРАТУРА

- Баранчиков Ю.Н. Эколого-фаунистическая характеристика чешуекрылых горной тайги Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. — Свердловск, 1979. С. 5–17.
- Баранчиков Ю.Н., Малоземов Ю.А. К фауне и экологии булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара. — Свердловск, 1975. С. 30–34.
- Баранчиков Ю.Н., Ольшванг В.Н. Зоогеографический анализ фауны булавоусых чешуекрылых Уральского хребта // Зоологический журнал. 1979: Т. 57 С. 612–614.
- Городков К.Б. Ареалы насекомых Европейской части СССР. Карты 179–221. — Л.: Наука, 1984. С. 60.
- Гофман Э. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. — СПб.: Изд. А. Ф. Девриена, 1897. 356 с.
- Золотаренко Г.С. Подгрызающие совки Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1970. 436 с.
- Коршунов Ю.П. Каталог булавоусых чешуекрылых фауны СССР // Энтомологическое обозрение. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 136–154; Т. 51, вып. 2. С. 352–368.
- Коршунов Ю.П., Николаев С.Л. Таксономический обзор булавоусых чешуекрылых комплексов *Erebia euryale* и *E. adyte* (Lepidoptera, Satyridae) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Том 3. Вып. 1. С. 47–58.
- Кузнецов Н.Я. Чешуекрылые (Lepidoptera) // Животный мир СССР. Т. 1. — М.-Л.: АН СССР, 1936. С. 416–429.
- Ламперт Л. Атлас бабочек и гусениц Европы и отчасти Русско-Азиатских владений. — СПб. Изд. А.Ф. Девриена, 1913. 488 с.

- Мержеевская О. И., Литвинова А. И., Молчанова Р. В. Чешуекрылые (Lepidoptera) Белоруссии. Каталог. — Минск: Наука и техника, 1976. 131 с.
- Ольшванг В. Н. Распространение насекомых Урала, включенных в Красную книгу СССР // Аннотированные списки животных для Красной книги. — М., 1989. С. 99–102.
- Ольшванг В. Н., Баранчиков Ю. Н. Методические указания к полевой практике по зоологии беспозвоночных. Дневные бабочки Урала. — Свердловск: Изд. Уральского университета, 1981. 60 с.
- Ольшванг В. Н., Баранчиков Ю. Н. Дневные бабочки Урала. Учебное пособие. — Свердловск: Изд. Уральского государственного университета, 1982. 100 с.
- Ольшванг В. Н., Нуппонен К. Т., Лагунов А. В., Горбунов П. Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. — Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2004. 287 с.
- Ольшванг В. Н., Ухова Н. Л. К изучению чешуекрылых в Висимском заповеднике // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы научной конференции, посвященной 30-летию Висимского заповедника). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 177–179.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Чешуекрылые. Т. 4, ч. 1. — Л.: Наука, 1978. 712 с.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Чешуекрылые. Т. 4, ч. 2. — Л.: Наука, 1981. 788 с.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Чешуекрылые. Т. 4, ч. 3. — Л.: Наука, 1986. 504 с.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. Чешуекрылые. Т. 5, ч. 1. — Владивосток, 1997. 540 с.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. Чешуекрылые. Т. 5, ч. 2. — Владивосток, 1999. 671 с.
- Стриганова Б. Р., Захаров А. А. Пятиязычный словарь названий животных. Насекомые. — М.: «Руссо», 2000. 548 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). — СПб.: Моя семья, 1995. 992 с.
- Karsholt, O., Razowski, J. (eds.) The Lepidoptera of Europe. A Distributional Checklist. Apollo Books. — Stenstrup. 1996. 344 pp.
- Koch, M. Wir bestimmen Schmetterlinge. Leipzig: Neuman Verlag, 1984. 792 pp.
- Slamka F. Die Znslerartigen (Pyraloidea) Mitteleuropas. — Bratislava, 1997. 112 p.
- Viidalepp J. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of former U. S. S. R.. Apollo Books. — Stenstrup. 1996. 111 pp.

УДК 630\*181.21+681\*3

## Анализ последствий крупномасштабных природных нарушений для лесов Висимского заповедника с использованием геоинформационной системы (ГИС)

Е. Г. Поздеев <sup>1</sup>, И. В. Войтенко <sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Отдел лесоведения Ботанического сада УрО РАН, e\_pozdeev@mail.ru

<sup>2</sup> — Уральский государственный университет (Екатеринбург)

### ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день выявлен достаточно большой комплекс факторов, влияющий на вывал деревьев ветром (Межибовский, 1968, 1970; Турков, 1979; Белов, 1983). По мнению Е. Б. Скворцовой с соавторами (1983) перечень факторов, влияющих на подверженность древостоев к вывалению ветром, может включать:

- орографические: расположение горных систем вдоль направления преобладающих ветров, приуроченность к пониженным элементам рельефа;
- климатические: скорость ветра, сильные засухи и морозы, обилие осадков в виде дождя и мокрого снега, временная приуроченность сильных ветров;
- почвенно-гидрологические: избыточное увлажнение и плохо дренируемые почвы;
- биологические: возраст, предрасположенность древесной породы к вывалу, структурная организация надземных и подземных частей рас-

тения, зараженность болезнями, бонитет, полнота, породный состав;

- хозяйственные: бессистемные рубки и интенсивная эксплуатация лесов.

Но, к сожалению, в большинстве своем, авторы расходятся как в вопросе выделения определяющих факторов, так и в вопросе доли влияния каждого отдельного фактора на описываемый процесс. Использование современных геоинформационных технологий позволяет на качественно новом уровне выполнить анализ последствий воздействия природных нарушений на лесной покров. Нами изучалась устойчивость древостоев к вывалу ветром в зависимости от следующих факторов: тип рельефа местности, экспозиция склонов, а также от такого комплексного фактора, как тип лесорастительных условий (ТЛУ).

### ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследований являлись лесные массивы Висимского государственного природно-

го биосферного заповедника. Ветровал, произошедший здесь 6 июня 1995 года, характеризовался следующими параметрами: северо-восточный ветер со скоростью свыше 25 м/с; обильные снегопады при температуре воздуха около 0° с налипанием мокрого снега на провода, строения, деревья (величина отложения мокрого снега на проводах гололедного станка метеостанции пос. Висим составила 190 мм). Отложение мокрого снега на кроны деревьев при сильном ветре привело к массовым ветровалам на территории заповедника (Успин, 2000).

Исследование влияния природных нарушений на лесной покров Висимского заповедника проводилось на основе выполнения пространственного анализа с помощью ГИС-технологий. В качестве основы для построения растровых тематических слоев служили топографическая карта масштаба 1: 200000 и планы лесонасаждений, а для создания базы данных использованы материалы

инвентаризации лесного фонда, подготовленные Нижегородской экспедицией ФГУП «Поволжский леспроект» в ходе лесоустроительных работ на территории заповедника в 2000 г.

Для описания состояния лесных экосистем нами было выработано понятие степени повреждаемости древостоев (СП) (табл. 1). В ландшафтном облике местности заповедника выделено 5 ландшафтно-географических районов с 4 вида ландшафта (Турков, Колесников, 1977): 1) низкогорный (500–700 м. н. у. м.); 2) холмисто-увалистый (450–570 м. н. у. м.); 3) равнинный (420–440 м. н. у. м.); 4) пойменно-террасный (380–400 м. н. у. м.). При характеристике типов лесорастительных условий и типов леса применялась схема классификации типов леса и условий местопроизрастания, разработанной для территории Висимского заповедника проф. Б.П. Колесниковым и В.Г. Турковым при участии В.А. Кирсанова и Р.С. Зубаревой (1977).

Таблица 1

#### Описание состояния лесных экосистем Висимского заповедника после повреждения лесов ветровалом

| Состояние лесных экосистем   | Процент ветровальных и буреломных деревьев в древостое по запасу | Степени повреждаемости, в баллах |
|--|--|----------------------------------|
| Без повреждений или вывал одиночных деревьев   | 0–10   | 1                                |
| Слабое повреждение: вывал одиночных деревьев или небольших групп деревьев                        | 11–30  | 2                                |
| Умеренное повреждение: групповой вывал деревьев  | 31–50  | 3                                |
| Сильное повреждение: вывал и буреломное повреждение большей части насаждения                     | 51–70  | 4                                |
| Очень сильное повреждение: сохранились отдельные деревья или группы деревьев, тонкомер и подрост | 71 и более   | 5                                |
| Полная гибель насаждения: ветровал, пройденный пожаром   | 100  | 6                                |

Достоверность выводов подкреплена расчетами с использованием методов вариационной статистики (Митропольский, 1971), в частности критерия независимости Пирсона  $P$  ( $\chi^2$ ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При наложении тематических слоев рельефа местности и насаждений была получена тематическая карта, характеризующая пространственное распределение поврежденных ветровалом насаждений Висимского заповедника (рис. 1). Анализ с использованием геоинформационной системы показал, что ветровалу и бурелому подвержены древостои всех природных территориальных комплексов (ПТК). Больше всего пострадали леса Сутукского низкогорно-кряжистого, Верхне-Тагильского низкогорного и Пахомихинского низкогорно-хребтового, а также Висимско-Галашкинского депрессионно-равнинного ландшафтных

комплексов (табл. 2). Большое влияние на нарушенность лесов оказывает состав лесов и площадное соотношение ПТК с различными экологическими режимами в структуре каждого ландшафта.

Сутукский ландшафтный район представлен низкогорным и холмисто-увалистым рельефом с литоморфными элювиальными и гидроморфными трансаккумулятивными экотопами, где произрастают наиболее ценные для заповедника первобытные темнохвойные леса неморального и субнеморального облика. Последствия разгрома стихии отмечены здесь в 2/3 всех насаждений, а площадь сильно пострадавших от ветровала древостоев составляет 34,3 %.

Высокая нарушенность лесного полога в Верхне-Тагильском районе (площадь древостоев с СП 4 и более баллов — 55 %) объясняется преобладанием низкогорного рельефа в структуре ландшафта, также отчасти тем, что это территория занята лесами разной степени производительности — от условно-



коренных пихто-ельников до производных березовых и осиновых древостоев, возникших на месте некогда однородного лесного массива в результате различных видов рубок.

Для рельефа Пахоминского района характерно наличие невысоких увалов и пологих выровненных склонов. Лесной покров составляют условно-коренные устойчиво производные темнохвойные, сосново-еловые и березовые леса. Ветровальные насаждения занимают около 40% всей площади района, и представлены они очень сильно поврежденными древостоями (на 35% всей площади древостои отнесены к 5 баллу СП). Наиболее пострадали темнохвойные леса, расположенные на ветроударных северо-восточных склонах.

Кулижский ландшафтный район, имеющий сходную с предыдущим районом структуру рельефа, занимает центральную часть заповедника. Наряду с небольшими участками коренных пихто-ельников, здесь велики площади длитель-

но-производных лесов. Последние представлены в основном лиственными и хвойно-лиственными молодняками послерубочного происхождения на территории, которая недавно включена в состав заповедника. Молодняки с преобладанием лиственных пород не пострадали от ветровала, однако на их фоне значительно сильнее повреждены древостои старшего возраста на старых вырубках и недорубы. На карте ветровальные площади часто имеют конфигурацию прежних лесосек в виде прямоугольных чередующиеся полос с почти полностью вываленными деревьями среди относительно сохранившихся древостоев. На вершине и склонах г. Кулига часть старовозрастных темнохвойных насаждений погибла в результате пожара, произошедшего после ветровала. В целом леса этого ландшафтно-географического района наименее пострадали от ветровала, доля сильно нарушенных древостоев составляет 16,4%.

Таблица 2

**Распределение площади насаждений по ландшафтным районам, типам рельефа и степени повреждения древостоев**

| Наименование ландшафтного района             | Типы рельефа        | Площадь ПТК, га | Распределение площади по степени повреждения лесов, га |        |        |       |        |       |
|--|---------------------|-----------------|--|--------|--------|-------|--------|-------|
|  |                     |                 | 1  | 2      | 3      | 4     | 5      | 6     |
| Сутукский низкогорно-кряжевой                | низкогорный         | 1149,3          | 118,1  | 438,8  | 45,8   | 5,5   | 155,4  | 385,7 |
|  | холмисто-увалистый  | 1555,7          | 712,8  | 378,9  | 83,0   | 69,0  | 198,5  | 113,5 |
|  | Итого по району     | 2705,0          | 830,9  | 817,7  | 128,8  | 74,5  | 353,9  | 499,2 |
| Верхне-Тагильский низкогорный                | низкогорный         | 423,2           | 61,6   | 76,1   | 0      | 15,6  | 269,9  | 0     |
|  | холмисто-увалистый  | 262,1           | 54,5   | 50,4   | 66,1   | 0     | 91,1   | 0     |
|  | Итого по району     | 685,3           | 116,1  | 126,5  | 66,1   | 15,6  | 361    | 0     |
| Кулижский холмисто-увалистый                 | холми сто-увалистый | 9308,2          | 7200,5   | 535,2  | 91,0   | 65,2  | 1237,2 | 179,1 |
|  | равнинный           | 1971,1          | 1250,6   | 211,3  | 78,3   | 8,7   | 201,3  | 220,9 |
|  | Итого по району     | 11279,3         | 8451,1   | 746,5  | 169,3  | 73,9  | 1438,5 | 400,0 |
| Висимско-Галашкинский депрессионно-равнинный | равнинный           | 6762,0          | 1830,1   | 1918,6 | 1051,5 | 375,5 | 943,6  | 642,7 |
|  | пойменно-террасный  | 4151,0          | 765,7  | 1032,7 | 759,5  | 464,4 | 803,2  | 325,5 |
|  | Итого по району     | 10913,0         | 2595,8   | 2951,3 | 1811,0 | 839,9 | 1746,8 | 968,2 |
| Пахоминский низкогорно-хребтовый             | холмисто-увалистый  | 6255,9          | 3402,6   | 316,3  | 67,8   | 133,8 | 2340,4 | 0     |
|  | равнинный           | 1653,4          | 1255,0   | 71,9   | 2,8    | 45,9  | 277,8  | 0     |
|  | Итого по району     | 7914,3          | 4657,6   | 388,2  | 70,6   | 179,7 | 2618,2 | 0     |

Висимско-Галашкинский депрессионно-равнинный район представлен равнинным и пойменно-террасным рельефом. На протяжении более двух столетий ландшафт этой части заповедника постоянно подвергался разным антропогенным воздействиям (различные виды рубок леса, пожары, сенокосение, выпас скота и др.), что предопределило распространение устойчиво и длительно-производных лесов. В той или иной степени ветровалом охвачены  $\frac{3}{4}$  всех насаждений, причем  $\frac{1}{4}$  составляют древостои с очень сильной степенью повреждения, в том числе на площади 968 га с полной гибелью в результате пожара. В связи с этим характер нарушений лесов под влиянием природных катастрофических явлений в этом районе представляет весьма пеструю картину.

Определенную информацию дает анализ распределения площадей лесных насаждений, выделяемых по СП и по видам рельефа. Максимум СП, соответствующий низкогорному типу ландшафта, можно объяснить ударной силой ветра по подветренным склонам верхнего подпояса горных лесов, каменистостью и неразвитостью почв (как следствие этого — плохая «заякоренность» древесных растений в грунте). Очень значительная ветровальность насаждений, соответствующая пойменно-террасному типу ландшафта, несмотря на их расположение в наиболее защищенных от ветра межгорных депрессиях, связана с резко групповым расположением деревьев в древостоях и слабой корнеудерживающей способностью торфянистых почв. Древостои



**Рис 1.** Карта пространственного распределения повреждений ветровалом насаждений Вислимского заповедника: 1 – без повреждений или вывал одиночных деревьев; 2 – слабое повреждение; 3 – умеренное повреждение; 4 – сильное повреждение; 5 – очень сильное повреждение; 6 – полная гибель насаждения.

на склоновых и горно-долинных местоположениях также подверглись ветровалу, но в разной степени в зависимости от их возрастного состояния и пространственного положения участков по отношению к ветровым потокам. С этим утверждением можно связать распределение площадей по степени повреждаемости в холмисто-увалистом и равнинном типе ландшафта, а именно в первом — минимальные нарушения, связанные с вывалом самых старых и перестойных деревьев, и максимальным повреждением древостоев по линиям водосбора — во втором. Влияние типа рельефа на степень повреждаемости древостоев подтверждается статистическими расчетами ( $P_{(0,01)} \chi^2_{\text{расч.}} = 11,29 > \chi^2_{\text{табл.}} = 9,21$ ) на высоком уровне значимости.

При анализе зависимости СП от экспозиции склона, соответственно гипотезе распределения ветровых потоков по типам ландшафта, можно сказать, что они достаточно гармонично укладываются в картину предполагаемого развития явления. Максимумы значений ветровальности насаждений для горного ландшафта по северным направлениям мы объясняем ударной силой ветра, а максимумы по западным и юго-западным направлениям — проходом ветровых потоков по межгорным седловинам, как на водораздельном хребте, так и в межгорье вершин гор Малый и Большой Сутук. Насаждения, занимающие склоновые местоположения восточных румбов (В, С-В, Ю-В), подверглись наиболее сильному вывалу в холмисто-увалистом и равнинном ландшафтах и объясняются соответствующей экспозицией межгорных депрессий.

Анализ зависимости повреждаемости древостоев от типа лесорастительных условий и связанных с ними типов леса указывает, что последствия ветровала типологически дифференцированы. Констатируется тенденция снижения ветровальности древостоев при переходе от гидроморфных аккумулятивных к литоморфным элювиальным экотопам. Для неморальных лесов, максимум повреждений древостоев пихто-елового высокоствольного по сравнению с пихто-ельниками липняковыми можно объяснить щебнистостью почв первых по сравнению с каменистостью вторых (на наш взгляд, чем мельче дисперсность частиц грунта, тем вероятность ветровальности возрастает). Различия в степени повреждаемости древостоев пихто-ельников крупнопоротниковых по сравнению с древостоями пихто-ельниками липняковыми можно объяснить более влажным водным режимом первых. Нарастание ветровальности в умеренно-бореальных лесах с понижением в рельефе также можно трактовать увеличением влажности почв.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В качестве итогового вывода можно сказать, что повреждаемость лесных насаждений явно за-

висит от рельефа местности, как фактора распределяющего ветровые потоки. При данных метеорологических условиях максимальные повреждения приурочены к подветренным склонам, к наиболее высоким точкам рельефа и к пониженным элементам рельефа в виде линий водосбора, межгорным седловинам и поймам рек.

Типы лесорастительных условий также оказывают влияние на распределение повреждений лесных насаждений ветром, но зависимости выражены не так ясно. Вероятно, здесь нет одного ведущего фактора. Его роль в каждом конкретном случае занимает один из факторов лесорастительных условий, таких как увлажнение, глубина и механический состав почв и другие.

Статистически доказана взаимосвязь природно-территориальных комплексов, и их составляющих ландшафтов и экотопов (типов лесорастительных условий) с величиной ветровала, отсюда становится понятна «избирательность» и повторяемость ветровалов в лесных массивах, занимающих определенные элементы рельефа.

Применение методов ГИС-технологий значительно облегчило понимание процессов влияния рельефа на повреждаемость древостоев. Выполненная работа является этапом к моделированию и прогнозированию ветровальных нарушений, к оценке ущерба, наносимых ими лесному хозяйству.

*Работа выполнена в Отделе лесоведения Ботанического сада УрО РАН в рамках проекта РФФИ-Урал (грант № 04-04-96132).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Белов С. В. Лесоводство. — М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352с.
- Межибовский А. М. Влияние грибных заболеваний на устойчивость ели против ветра // Лесное хозяйство, 1968, № 10. С. 42–43.
- Межибовский А. М. Исследование факторов, влияющих на ветровал и бурелом ели // Лесной журнал, 1970, № 4. С. 141–146.
- Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. — М.: Наука, 1971. 576 с.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесн. промышленность, 1983. 192 с.
- Турков В. Г., Колесников Б. П. Очерк природы Висимского государственного заповедника // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1977. С. 5–46.
- Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. (Тр. ИЭРИЖ УНЦ СССР; Вып. 128). — Свердловск, 1979. С. 121–140.
- Успин А. А. Метеорологическая характеристика катастрофического ветровала на Среднем Урале (июнь 1995 г.) // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург, 2000. С. 18–24.



## Динамика численности зимующих птиц Висимского заповедника в период с начала 1980-х по начало 2000-х годов

Е. С. Преображенская<sup>1</sup>, И. Ф. Вурдова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Мензбирское орнитологическое общество (Москва), [voop21@rambler.ru](mailto:voop21@rambler.ru)

<sup>2</sup> — Станция юных натуралистов, г. Асбест Свердловской области

С начала 1980-х годов в лесах Висимского заповедника и его окрестностей регулярно ведется учет численности зимующих птиц. Эта работа была начата С. Г. Ливановым (2002), исследовавшим в 1983–1986 гг. население птиц заповедника в разные сезоны. С 1988 г. по настоящее время учеты проводятся в рамках программы «Papus» Мензбирского орнитологического общества РАН, осуществляющей мониторинг зимнего населения птиц России и сопредельных стран. В зимние сезоны с 1988–1989 по 1994–95 гг. учеты в Висимском заповеднике проводились экспедиционными группами студентов биофака Московского государственного университета и кружковцев биологического объединения «ВООП» при Дарвиновском музее г. Москвы. С 1995 по 2005 гг. исследования ведутся кружковцами станции юннатов г. Асбест под руководством И. Ф. Вурдовой.

Программа «Papus» объединяет исследования профессиональных орнитологов и орнитологов-любителей, в основном студентов и школьников — участников различных биологических объединений, и их педагогов. Ежегодно учеты проводятся на 25–30 ключевых территориях. Основу мониторинговых исследований зимнего населения птиц Восточно-европейской равнины и Урала составляют 14 многолетних рядов, которые проводятся на постоянных территориях более 15 лет. В число этих территорий входит Висимский заповедник, многолетний ряд данных учетов в котором включает 19 зимних сезонов. Эти данные позволяют отслеживать состояние птичьего населения таежных лесов Урала и дают представление об изменениях населения птиц за период с начала 1980-х годов по настоящее время.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учеты численности птиц за весь период проводились по одной и той же методике, разработанной Ю. С. Равкиным (1967). Это маршрутный метод, при котором птиц учитывают на разовых (не фиксированных) маршрутах, но в одних и тех же массивах, раздельно по разным типам местообитаний птиц. Во время учетов регистрируются все встреченные птицы (обнаруженные как по виду, так и по голосу), и указывается расстояние от учетчика до птицы в момент обнаружения. Данные пересчитываются на площадь по полосам дальности обнаружения. Подробно методика учетов и полученные в рамках программы «Papus» результа-

ты публикуются ежегодно в итоговых сборниках (см., например, «Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов». Зимний сезон 2004/2005 гг. Вып. 19. М., 2006). Материалы учетов за весь исследованный период хранятся в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН.

На территории Висимского заповедника и его окрестностей выделяется два основных типа лесных местообитаний птиц — темнохвойные и смешанные (хвойно-лиственные) леса. В 1983–1993 гг. учеты зимующих птиц проводились также в мелколиственных (осиново-березовых) лесах. Темнохвойные леса состоят в основном из ели с участием пихты и примесью березы (10–20%). В смешанных лесах около половины древостоя составляет береза, остальное приходится на долю ели и пихты; древесный ярус местами разреженный. В каждом типе местообитаний за зимний сезон проходили с учетом не менее 20 км, а по всем лесам в сумме — не менее 50 км (табл. 1). Для анализа многолетней динамики численности птиц данные по разным типам лесных местообитаний усреднены. Полученные результаты характеризуют изменения численности птиц в среднем по типам леса и не отражают различий, которые могли возникнуть на изучаемой территории из-за изменения соотношения площади темнохвойного и хвойно-лиственного леса.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за весь период исследований в зимнее время в лесах Висимского заповедника и его окрестностей отмечено 40 видов птиц (табл. 1). Основную часть населения, как и повсеместно на территории лесной зоны Восточно-европейской равнины и Урала, составляют виды, входящие в зимние синичьи стаи; среди них наиболее многочисленны пухляк и ополовник, в отдельные годы отмечена также высокая численность московки и желтоголового короляка. Кроме них, существенную часть населения составляют семенные виды: вьюрковые (преобладают клест-еловик и чечетка), и дятлы (доминирует большой пестрый, нередко также трехпалый и черный дятлы).

Известно, что численность птиц, зимующих в лесах Восточно-европейской равнины и Урала, очень сильно колеблется по годам; плотность населения массовых видов в разные годы может раз-



личаться в десятки раз (Преображенская, 2006). Колебания численности зависят от плодоношения деревьев (в первую очередь ели), а также от погодных условий. Среди последних наибольшее значение имеют условия зимовки (температуры и количество осадков от которых зависит выживание птиц) и температурный режим весны, определяющий успешность размножения. Плотность птиц на конкретном участке зависит, с одной стороны, от успешности размножения и уровня смертности, с другой стороны, от перераспределения в пределах ареала в ходе осенних кочевок. Такое перераспределение у массовых зимующих птиц выражено чрезвычайно сильно, в связи с чем плотность на конкретной территории в очень большой степени зависит от условий в ареале в целом и от положения территории в нем.

Для Висимского заповедника характерна максимальная среди исследованных ключевых участков амплитуда колебаний плотности птиц по годам. Так, суммарная плотность населения колеблется от 25 до 850 особей на 1 км<sup>2</sup>; плотность самого массового вида — пухляка — от 2 до 305 особей. Рассмотрим динамику плотности наиболее массовых видов птиц.

Пухляк (*Parus montanus*). Обычный уровень зимней плотности пухляка в лесах Висимского заповедника составляет 50–100 особей на 1 км<sup>2</sup> (рис. 1). За период исследований отмечено три зимних сезона с экстремально низкой плотностью (1990–1991, 1997–1998 и 2002–2003 гг.) и три сезона с очень высокой плотностью (1988–1989, 1992–1993 и 1994–1995 гг.). Сравнение данных по Висимскому заповеднику с соседними ключевыми территориями показывает, что в зимние сезоны 1990–1991 и 2002–2003 годов депрессии плотности пухляка была низкой на обширных территориях Урала и Предуралья, хотя и не везде достигала минимальных значений, что позволяет предполагать низкую успешность размножения в этом году. В 1997–1998 гг. депрессия была вызвана откочевкой — южнее, на территории Ильменского, Башкирского заповедника и на юге Свердловской обл. в окрестностях г. Асбест пухляков было много. Пики численности также имели различную природу. Зимой 1994–1995 гг. высокая плотность пухляков отмечена по всему Уралу и Предуралью. Остальные пики были вызваны концентрацией птиц — на соседних ключевых территориях плотность была в эти же зимние сезоны невысокой.

Можно отметить, что плотность пухляка в лесах Висимского заповедника в последнее десятилетие существенно снизилась, как за счет снижения уровня обычного обилия, так и за счет отсутствия его резких подъемов. Аналогичное снижение прослеживается на обширных территориях в подзонах южной тайги и подтаежных лесов центральной и восточной части Восточно-европейской равнины и Урала.

Московка (*Parus ater*). Обычный уровень плотности московки в лесах Висимского заповедника невысокий. До середины 1990-х годов он составлял 10–20 особей на 1 км<sup>2</sup>, после 1995 г. — 1–10 особей. За период наблюдений отмечено два резких подъема численности, совпадающих с пиками численности пухляка — в 1988–1989 и 1994–1995 гг. Плотность московки, так же, как и плотность пухляка, в последнее десятилетие заметно снизилась. Этот процесс характерен в целом для Урала и востока Восточно-европейской равнины.

Ополовник (*Aegithalos caudatus*). Как правило, зимняя плотность ополовника в лесах Висимского заповедника низкая — менее 10 особей на 1 км<sup>2</sup>; в течение четверти зимних сезонов на учетах он не был зарегистрирован. Однако дважды за период наблюдений были отмечены подъемы его плотности. Как и пики численности пухляка, они приходились на первую половину 1990-х годов и совпадали с ними по времени. На соседних ключевых участках в эти зимние сезоны отмечен средний уровень обилия ополовника.

Динамика плотности желтоголового королька (*Regulus regulus*), пищухи (*Certhia familiaris*) и поползня (*Sitta europaea*) похожа на динамику ополовника — для них также характерен невысокий основной уровень обилия и пики в первой половине 1990-х годов, совпадающие с пиками пухляка. Возможно, показатели обилия корольков в зимний сезон 1992–1993 гг. несколько завышены.

Клест-еловик (*Loxia curvirostra*). Динамика плотности этого вида зависит, прежде всего, от плодоношения ели. Обычно считается, что для нее свойственны резкие колебания с 3–4 летним периодом. Однако сплошь и рядом эта периодичность нарушается. Именно с такой нарушенной периодичностью мы сталкиваемся в Висимском заповеднике. В конце 1980-х — первой половине 1990-х годов отмечено 4 года с высокой численностью клестов, разделенных 1–2 годичными интервалами низкой численности. Затем показатели обилия резко уменьшились, продолжая колебаться уже на значительно более низком уровне и с более длинным периодом. В целом по Восточно-европейской равнине и Уралу численность клестов в конце 1980-х годов была высокой, а в начале 1990-х характеризовалась периодом депрессии, на фоне которой птицы сконцентрировались в восточной части ареала. Со второй половины 1990-х годов общая численность клестов в ареале увеличилась, однако к ее существенному росту в Висимском заповеднике это не привело.

Динамика плотности большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) обнаруживает сходство с динамикой еловика — дятел также питается зимой семенами хвойных деревьев и зависит от их урожая. Однако колебания обилия дятла выражены не так резко, как у клеста.

**Чечетка** (*Acanthis flammea*). Для этого вида, как и для клеста-еловика, характерны значительные колебания общей численности в пределах Восточно-европейской равнины и Урала и концентрация в разных частях ареала в разные годы. На отдельных взятых ключевых участках количество чечеток может значительно меняться без видимой периодичности. В Висимском заповеднике за годы исследований выделяются периоды высокой плотности чечеток (конец 1980-х — начало 1990-х и конец 1990-х — начало 2000-х годов), и период низкой плотности — середина 1990-х годов. Эти периоды совпадают с подъемами и спадами общей численности чечетки на Урале и к западу от него.

Таким образом, для большинства массовых видов зимующих птиц Висимского заповедника за изученный период была характерна динамика плотности по типу: обычный низкий уровень с резкими подъемами в отдельные годы. Такая динамика вызвана иммиграцией птиц и их задержкой на зимовку на территории заповедника и его окрестностей. Подъемы численности разных видов сплошь и рядом совпадали. Это может говорить о том, что в годы подъемов на территории заповедника создавались благоприятные для птиц условия; скорее всего, это высокий урожай семян хвойных деревьев в сочетании с хорошими погодными условиями (вероятнее всего, сухая теплая осень). Второй необходимый фактор — состояние численности птиц в ареале. Оно, по-видимому, в значительной степени зависит от климатических колебаний, влияющих как на успешность размножения и зимовки птиц, так и на плодоношение хвойных деревьев.

Динамика плотности массовых видов птиц определяет и динамику суммарной плотности населения (рис. 2). Можно отметить, что за период работ в лесах Висимского заповедника отмечено 3 пика плотности населения птиц — зимой 1988–1989, 1992–1993 и 1994–1995 гг. Эти пики были обусловлены, в первую очередь, обилием синиц.

Для 25 из 40 отмеченных в зимних лесах Висимского заповедника видов птиц можно рассмотреть основные тенденции динамики плотности по пятилетиям (табл. 2). Для большинства видов (17 из 25) отмечен максимум средней плотности в конце 1980-х — начале 1990-х годов и последующее снижение до уровня середины 1980-х или ниже него; то есть, характер их динамики был таким же, как у массовых видов. Плотность 5 видов (глухарь, рябчик, черный дятел, чечетка и ворон) в среднем по пятилетиям была относительно стабильной. Обилие еще 3 видов — трехпалого дятла, белоспинного дятла и тетерева, возможно, увеличилась после вывала древостоя в 1995 г.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Численность птиц, зимующих в лесах Висимского заповедника и его окрестностей, в период с начала 1980-х по начало 2000-х годов испытывала очень существенные колебания. Показатели обилия массовых зимующих видов и суммарной плотности населения в разные годы различались в десятки раз. Наиболее высокие значения характерны для конца 1980-х — первой половины 1990-х годов. В этот период отмечены годы массовых скоплений зимующих птиц, характеризовавшиеся необычайно высокими показателями обилия. В «обычные» годы также отмечен достаточно высокий уровень численности. Во второй половине 1990-х годов зимующих птиц стало существенно меньше, и до последних лет наблюдений уровень плотности оставался низким. Колебания плотности зимнего населения птиц определяются, с одной стороны, условиями их обитания на территории заповедника, с другой стороны ситуацией, складывающейся на основной части ареалов обитания птиц, которые у большинства зимующих птиц очень обширны. В конце 1990-х — начал 2000-х годов для ряда массовых видов зимующих птиц отмечено снижение зимней плотности на обширных территориях южной тайги и подтаежных лесов Восточно-европейской равнины и Урала. Причины этого снижения, затронувшего и Висимский заповедник, возможно, имеют климатический характер и нуждаются в дальнейшем исследовании.

*Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект №06-04-48459-а).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Ливанов С. Г. Сезонная динамика населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал, 2002. Т. 9, № 5. С. 549–564.
- Преображенская Е. С. Многолетняя динамика численности массовых видов птиц Восточно-Европейской равнины (по материалам программы «Ragus») // Орнитологические исследования в северной Евразии. Тез. XII междунар. орнитол. конф. северной Евразии. — Ставрополь, 2006. С. 421–422.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. — Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.
- Результаты зимних учетов птиц европейской части России и сопредельных регионов // Сост. Преображенская Е. С. и др. — М., 1994–2006. Вып. 4–19: Зимние сезоны с 1989/90 по 2004/2005 г.

Таблица 1

**Зимнее население птиц Висимского заповедника и сопредельных территорий в среднем по лесам  
разного типа (особей на 1 км<sup>2</sup>)**

| Зимний сезон          | 1983-84 | 1984-85 | 1985-86 | 1988-89 | 1989-90 | 1990-91 | 1991-92 | 1992-93 | 1993-94 | 1994-95 | 1995-96 | 1996-97 | 1997-98 | 1998-99 | 1999-00 | 2001-02 | 2002-03 | 2003-04 | 2004-05 |
|-----------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| пройдено с учетом, км | 180,0   | 50,0    |         | 67,4    | 77,3    | 67,4    | 61,0    | 65,0    | 41,0    | 40,6    | 70,0    | 62,4    | 79,6    | 89,1    | 81,9    | 87,1    | 86,9    | 92,5    | 65,9    |
| тетереvятник          |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,01    |         |         | 0,02    |         |         |         |         |         |
| дербник               |         |         |         |         |         | 0,6     |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| глухарь               | 0,8     | 2       | 3       |         | 0,5     |         |         |         |         |         | 1       |         |         |         | 0,1     | 1       |         |         | 0,5     |
| тетерев               | 0,4     |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 1       | 0,1     |         |         |         |         | 0,4     |
| рябчик                | 5       | 8       | 3       | 4       | 2       | 3       | 0,6     | 2       | 0,5     | 1       | 4       | 2       | 2       | 2       | 1       | 4       | 3       | 0,5     | 12      |
| белая сова            |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,5     |
| ястребиная сова       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,2     |         |
| бородатая неясыть     |         |         |         |         |         |         |         | 0,7     |         |         |         |         | 0,01    |         |         |         |         |         |         |
| серая неясыть         |         |         |         |         | 0,1     |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| мохноногий сыч        |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,5     |         |         |         |         |         |         |
| черный дятел          | 1       | 0,3     | 0,1     | 3       | 5       | 0,3     | 1       | 2       | 1       | 0,7     | 0,2     | 5       | 2       | 2       | 2       | 3       | 2       | 2       | 1       |
| седой дятел           | 0,1     |         |         |         | 0,1     |         |         |         | 1       |         | 0,04    |         |         |         |         |         |         |         |         |
| большой пестрый дятел | 0,1     | 16      | 12      | 22      | 12      | 10      | 58      | 5       | 6       | 6       | 3       | 8       | 1       | 36      | 2       | 27      | 2       | 6       |         |
| белоспинный дятел     | 0,1     |         |         |         | 1       |         |         |         |         | 1       |         |         | 0,5     | 3       | 0,2     | 0,5     |         |         |         |
| малый пестрый дятел   |         |         |         | 11      |         | 0,6     | 0,2     | 1       | 1       |         |         | 0,1     | 0,3     | 1       | 0,3     |         |         |         | 0,5     |
| трехпалый дятел       | 0,6     |         | 0,7     |         | 2       | 1       | 5       | 5       |         | 1       | 2       | 6       | 2       | 16      | 4       | 0,5     | 2       | 0,5     | 4       |
| свиристель            |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,3     |         |         |         |         |         |         |         |
| желтоголовый королек  | 0,9     |         | 3       | 37      |         | 4       | 9       | 179     | 17      | 8       | 2       |         | 3       |         |         | 12      |         |         |         |
| ополовник             |         |         | 10      | 48      | 1       | 6       | 16      | 46      |         | 10      | 2       |         | 0,3     |         | 2       | 2       | 5       |         | 11      |
| пухляк                | 86      | 98      | 154     | 305     | 117     | 26      | 90      | 227     | 114     | 199     | 81      | 50      | 19      | 53      | 73      | 74      | 2       | 66      | 35      |
| сероголовая гаичка    |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 6       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| московка              | 21      | 20      | 11      | 257     | 20      | 7       | 16      | 12      |         | 43      | 2       | 0,1     | 6       | 8       |         | 1       | 0,5     | 7       |         |
| хохлатая синица       |         |         |         |         |         | 2       |         |         | 1       | 2       |         | 0,6     |         |         |         |         |         |         |         |
| большая синица        |         |         |         |         |         | 4       |         |         |         |         |         |         |         | 0,3     |         |         |         |         |         |
| лазоревка             |         |         |         |         |         | 0,6     |         |         |         | 1       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| поползень             | 3       | 0,3     |         | 11      | 0,6     | 1       | 3       | 28      | 5       | 6       | 1       | 0,6     | 4       | 4       | 0,4     | 0,3     | 1       | 1       | 0,5     |
| пищуха                | 6       | 0,2     | 2       | 25      | 2       | 3       | 5       | 1       | 6       | 2       | 0,7     |         |         | 3       | 0,4     |         |         |         |         |
| обыкновенная овсянка  |         | 0,2     |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| чиж                   |         |         |         | 14      |         | 4       | 0,4     |         |         |         |         | 0,1     | 0,4     | 0,3     |         | 1       |         | 4       |         |
| щегол                 |         |         | 0,03    |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| чечетка               | 3       |         | 26      | 15      |         | 29      | 0,2     | 68      |         |         |         | 2       | 15      | 0,6     | 34      | 64      | 7       | 15      |         |
| щур                   |         |         |         |         | 0,3     |         | 11      |         |         |         |         |         |         | 0,3     | 2       |         |         |         |         |
| клевт еловик          |         | 55      | 19      | 77      | 10      | 49      | 62      | 4       |         | 44      | 0,2     | 0,03    | 0,5     | 13      | 1       | 18      | 0,3     | 3       |         |
| белокрылый клеvт      |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 6       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
| снегирь               | 0,2     |         | 3       | 12      |         |         | 0,1     | 27      | 7       |         |         | 0,5     | 0,4     | 2       | 4       | 2       |         | 8       |         |
| сойка                 |         |         |         |         |         | 2       | 1       |         |         | 0,3     |         |         | 0,3     |         |         |         |         |         |         |
| кукша                 |         | 0,2     |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,01    |         |         |         |         |         |         |         |         |
| сорока                |         |         | 0,3     |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,02    |         |         |         |         |         |         |         |
| кедровка              |         | 0,06    | 1       | 8       | 0,1     | 0,9     | 0,5     | 4       |         | 1       | 1       |         | 0,3     | 0,8     | 0,1     | 2       | 0,1     |         | 4       |
| ворон                 | 0,3     | 0,3     | 0,03    | 0,8     | 0,4     | 0,7     | 0,01    | 0,1     | 0,2     | 0,04    | 0,6     | 0,6     | 1       | 0,4     | 0,1     | 0,1     | 0,6     | 0,7     | 0,3     |
| Итого                 | 128     | 200     | 247     | 851     | 175     | 152     | 279     | 612     | 158     | 335     | 98      | 76      | 61      | 145     | 127     | 209     | 25      | 112     | 69      |

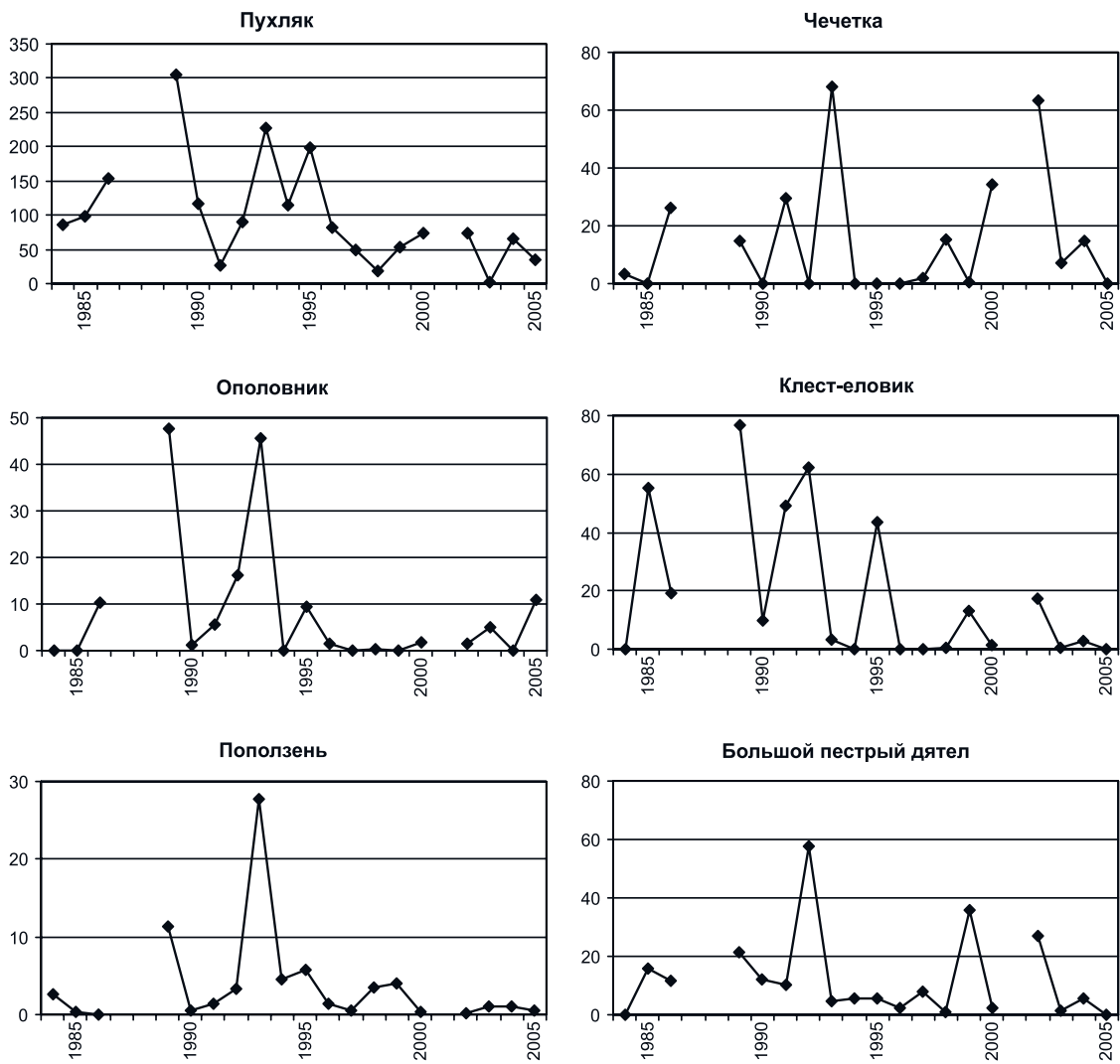


Рис. 1. Многолетняя динамика плотности некоторых массовых видов зимующих птиц Висимского заповедника. По оси ординат — плотность в особях на 1 км², по оси абсцисс — год окончания зимнего сезона.

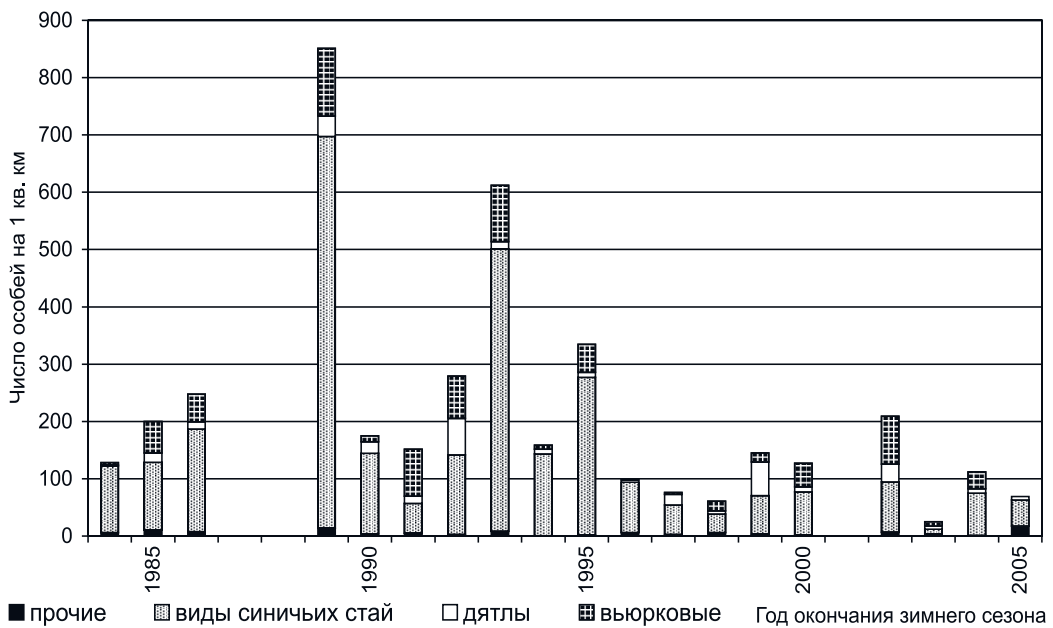


Рис. 2. Многолетняя динамика суммарной плотности и обилия основных групп зимующих птиц Висимского заповедника.



Таблица 2

**Зимнее население птиц Висимского заповедника и сопредельных территорий в среднем по лесам  
и периодам учетов (особей на 1 км<sup>2</sup>)**

| Период учетов         | 1984–86 | 1989–94 | 1995–99 | 2000–05 | В среднем |
|-----------------------|---------|---------|---------|---------|-----------|
| тетеревятник          |         |         | 0,01    |         | 0,002     |
| дербник               |         | 0,1     |         |         | 0,02      |
| глухарь               | 2       | 0,1     | 0,2     | 0,3     | 0,6       |
| тетерев               | 0,1     |         | 0,3     | 0,1     | 0,1       |
| рябчик                | 5       | 2       | 2       | 4       | 3,4       |
| белая сова            |         |         |         | 0,1     | 0,03      |
| ястребиная сова       |         |         |         | 0,04    | 0,01      |
| бородатая неясыть     |         | 0,1     | 0,002   |         | 0,03      |
| серая неясыть         |         | 0,02    |         |         | 0,01      |
| мохноногий сыч        |         |         | 0,1     |         | 0,03      |
| черный дятел          | 0,5     | 2       | 2       | 2       | 1,6       |
| седой дятел           | 0,02    | 0,2     | 0,01    |         | 0,1       |
| большой пестрый дятел | 9       | 19      | 11      | 7       | 11,4      |
| белоспинный дятел     | 0,02    | 0,2     | 1       | 0,1     | 0,3       |
| малый пестрый дятел   |         | 2       | 0,3     | 0,2     | 0,7       |
| трехпалый дятел       | 0,4     | 2       | 5       | 2       | 2,5       |
| свиристель            |         |         | 0,1     |         | 0,01      |
| желтоголовый королек  | 1       | 41      | 2       | 2       | 11,8      |
| ополовник             | 3       | 19      | 2       | 4       | 7,2       |
| пухляк                | 112     | 147     | 80      | 50      | 97,3      |
| сероголовая гаичка    |         |         | 1       |         | 0,3       |
| московка              | 18      | 52      | 12      | 2       | 20,8      |
| хохлатая синица       |         | 0,5     | 0,4     |         | 0,2       |
| большая синица        |         | 0,6     | 0,1     |         | 0,2       |
| лазоревка             |         | 0,1     | 0,2     |         | 0,1       |
| поползень             | 1       | 8       | 3       | 0,6     | 3,2       |
| пищуха                | 3       | 7       | 0,9     | 0,1     | 2,6       |
| обыкновенная овсянка  | 0,1     |         |         |         | 0,01      |
| чиж                   |         | 3       | 0,2     | 1       | 1,0       |
| щегол                 | 0,01    |         |         |         | 0,003     |
| чечетка               | 10      | 19      | 4       | 24      | 14,0      |
| щур                   |         | 2       | 0,1     | 0,3     | 0,6       |
| клевст еловик         | 25      | 34      | 11      | 4       | 18,5      |
| белокрылый клест      |         |         | 1       |         | 0,3       |
| снегирь               | 0,9     | 8       | 0,6     | 3       | 3,0       |
| сойка                 |         | 0,4     | 0,1     |         | 0,1       |
| кукша                 | 0,1     |         | 0,002   |         | 0,02      |
| сорока                | 0,1     |         | 0,003   |         | 0,03      |
| кедровка              | 0,5     | 2       | 0,6     | 1       | 1,1       |
| ворон                 | 0,2     | 0,4     | 0,5     | 0,3     | 0,4       |
| Итого                 | 192     | 371     | 143     | 108     | 204       |

**К фауне наездников-ихневмонид (*Hymenoptera, ichneumonidae*)  
Висимского заповедника**

**А. В. Решиков**

Санкт-Петербургский госуниверситет, [reshikov@mail.ru](mailto:reshikov@mail.ru)

Фауна наездников-ихневмонид Урала практически не изучена. На данный момент существует

лишь две работы (Федюнин, 1996, 2004), посвященные фауне ихневмонид Висимского государс-

твенного природного заповедника (далее ВГПЗ). В них дана предварительная оценка разнообразия видов, а также сделана попытка анализа структуры населения ихневмонид. Ввиду неизученности группы в систематическом отношении и трудности определения на настоящий момент на территории ВГПЗ зарегистрировано лишь 8 видов ихневмонид и примерно 110 видов из 69 родов отмечены условно, без определения.

В основу данн Сем. **Pimplinae**

1. *Neoxorides collaris* (Gravenhorst, 1829): 2 ♂;
2. *Pimpla aquilonia* Cresson, 1870: 1 ♀, 2 ♂;
3. *Pimpla hypohondrica* (Retzius, 1783): 1 ♀;
4. *Itoplectis aterrima* (Jussila, 1965): 1 ♀;
5. *Apechthis quadridentata* (Thomson, 1877): 1 ♀, 2 ♂;

Сем. **Tryphoninae**

6. *Netalia japonicus* (Uchida, 1928): 1 ♀;
7. *Orthomiscus uncinatus* (Holmgren, 1857): 1 ♂;
8. *Smicroplectrus acauliscoon* Kasparyan, 1976: 1 ♂;
9. *Eridolius dorsator* (Thunberg, 1822): 2 ♂;
10. *Eridolius foveator* Kasparyan, 1990: 1 ♂;
11. *Exenterus ictericus* (Gravenhorst, 1829): 1 ♂;
12. *Cycasis rubiginosa* (Gravenhorst, 1829): 1 ♂;
13. *Tryphon obtusator* (Thunberg, 1822): 8 ♂, 1 ♀;

14. *Tryphon bidentatus* Stephens, 1835: 1 ♀;
  15. *Tryphon trochanteratus* Holmgren, 1857: 1 ♂;
  16. *Polyblastus varitarsus* (Gravenhorst, 1829): 1 ♂;
  17. *Erromenus bibulous* Kasparyan, 1976: 1 ♀, 1 ♂;
  18. *Erromenus brunnicans* (Gravenhorst, 1829): 1 ♂;
- Сем. **Cryptinae**
19. *Bathythrix maculata* (Hellén, 1957): 2 ♂;
  20. *Listrognathus mactator* (Thunberg, 1822): 1 ♀;
  21. *Ischnus migrator* (Fabricius, 1775): 1 ♂;
- Сем. **Xoridinae**
22. *Odontocolon dentipes* (Gmelin, 1790): 1 ♀;
- Сем. **Ctenopelmatinae**
23. *Pion fortipes* (Gravenhorst, 1829): 1 ♂;
  24. *Hodostatus brevis* (Thomson, 1883): 3 ♀;
  25. *Oetophorus naevius* (Gmelin, 1790): 1 ♂.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Федюнин В.А. К изучению наездников-Ichneumonidae Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 113-114.
- Федюнин В.А. Видовой состав и структура населения наездников-ихневмонид Висимского государственного заповедника // Экология промышленного региона и экологическое образование. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. — Н. Тагил, НТ-ГСПА, 2004.

## К изучению фауны ос (*Hymenoptera, Vespoidea*) в Висимском заповеднике

П.В. Рудоискатель

Уральский государственный университет, wespen@mail.ru

Изучение фауны ос на территории заповедника начато в 2001 г. автором на основе сборов В.М. Юдина (1999, 2000 гг.) и сборов ловушки Малеза (1990–1996 гг.), предоставленные В.Н. Ольшвангом. В результате был опубликован аннотированный список ос, включающий 13 видов (Рудоискатель, 2001).

В настоящей работе приводится список ос, включающий 32 вида из 5 семейств. Для работы использован материал из сборов Г.А. Замшиной (2002 г.), Н.Л. Уховой (1998, 2000, 2002 гг.) сборов насекомых оконной ловушкой (июль 1998 г.) в 45 квартале и учетов беспозвоночных животных ловушкой Малеза (2002, 2004, 2005 гг.) в 45 квартале. Ловушка Малеза функционировала с начала мая до начала октября. Регистрация учетов проводилась каждые 5–10 дней.

Настоящий список существенно (на 19 видов) дополняет опубликованный ранее список ос (Рудоискатель, 2001).

Блестянка *Omalus sareptanus* Мocs. и роющая оса *Pemphredon flavistigma* Thomson впервые отмечены для южной тайги Урала.

## СПИСОК ОС ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

### Сем. *Sapygidae* — Осы-сапиги

1. *Sapyga similis* (Fabricius, 1793). Паразитирует в гнездах пчел *Osmia*, *Heriades*, *Formicapis*, *Chelostoma* (Курзенко, 1995а).

### Сем. *Pompilidae* — Дорожные осы

Малоисследованное на Урале семейство.

1. *Dipogon bifasciatus* Geoffroy, 1785. Известен как инквиллин в слепленных из глины гнездах других жалоносных перепончатокрылых (Тобиас, 1978).

### Сем. *Chrysididae* — осы-блестянки

Для южной тайги Урала отмечено нахождение 16 видов.

1. *Omalus sareptanus* Mocsary, 1889
2. *Omalus aeneus* (Fabricius, 1787). Паразит видов *Crabro*, *Pemphredon*, *Philanthus*, *Cerceris*, *Trypoxylon*, *Passaloecus*, а также *Psen unicolor* V. d. Linden, *Nematus ribesii* Scop., *Anthidium* sp., *Megachile argentata* F. (Никольская, 1978).

3. *Chrysis cyanea* (Linnaeus, 1761). Паразит *Osmia aenea* L., *Trypoxylon figulus* L., *T. attenuatum* Smith., *Pison atrum* Spin., *Pemphredon unicolor* Pz., *Heriades florissomnis* L., *H. truncorum* L., *Nitela spinolai* Latr., *Crabro rubicola* Duf. et Perris и *Odynerus parietum* L. (Никольская, 1978).
4. *Chrysis valida* Mocsary, 1912. Паразит видов *Osmia*, *Odynerus* и *Eumenes* (Никольская, 1978).

#### Сем. *Vespidae* — Складчатокрылые осы

Для Свердловской области зарегистрировано 34 вида (Рудоискатель, в печати).

1. *Vespa crabro* Linnaeus, 1758. Самая крупная складчатокрылая оса на Урале. Гнезда достигают большой величины. Гнезда строят из пережеванной коры молодых побегов берез, за что считаются вредителями леса. Поселяясь вблизи ульев медоносной пчелы, охотятся на рабочих особей. Несмотря на явный вред пчеловодству и лесному хозяйству, эти осы истребляют в огромном числе вредителей леса и поэтому вред, наносимый ими, с лихвой перекрывается приносимой пользой.
2. *Dolichovespula media* (Retzius, 1783). Представители этого рода гнездятся преимущественно над поверхностью земли, подвешивая гнезда к ветвям деревьев (Курзенко, 1995b).
3. *Dolichovespula saxonica* (Fabricius, 1793). Отмечена склонность в черте г. Екатеринбурга и в окрестностях биологической станции УрГУ заселять скворечники и синичники, лишая жилья законных обитателей.
4. *Dolichovespula norvegica* (Fabricius, 1781). Гнезда сравнительно небольшие, соответственно, и численность особей невысокая.
5. *Dolichovespula adulterina* (du Buysson, 1905). Гнездовой паразит у *D. saxonica*. (Курзенко, 1995b). Не имеет касты рабочих особей. В Свердловской области встречается достаточно редко.
6. *Vespula rufa* (Linnaeus, 1758). Представители этого рода гнезда строят преимущественно в земле, различных полостях. Цикл развития укорочен; в наших широтах заканчивается к началу-середине августа.
7. *Vespula austriaca* (Panzer, 1799). Гнездовой паразит у *V. rufa* (Курзенко, 1995b).
8. *Discoelius dufourii* Lepage, 1831. Гнездятся в различных полостях, преимущественно в старых ходах насекомых-ксилофагов. Провизия ложногусеницы пилильщиков (Pamphiliidae) (Курзенко, 1995b).
9. *Ancistrocerus trifasciatus* (Müller, 1776). Представители этого рода гнездятся в разнообразных полостях, в стеблях растений, на глинистых откосах, в старых гнездах др. перепончатокрылых; некоторые виды строят свободные глинистые ячейки. Провизия — гусеницы различных Lepidoptera, реже личинки жуков (Chrysomelidae, Curculionidae) и ложногусениц пилильщиков (Tentredinidae) (Курзенко, 1995b).
10. *Ancistrocerus parietinus* (Linnaeus, 1761)
11. *Ancistrocerus parietum* (Linnaeus, 1758)
12. *Symmorphus mutinensis* (Baldini, 1894). Гнездятся в готовых полостях (в полых стеблях растений, в галлах, старых гнездах других перепончатокрылых, в древесине). Провизия — гусеницы Lithocolletidae, Tischeriidae, Cosmopterigidae, Heliozellidae или (чаще) личинки жуков-долгоносиков (Curculionidae) и листоедов (Chrysomelidae) (Курзенко, 1995b). Охотно занимают искусственные гнезда.
13. *Euodynerus quadrifasciatus* (Fabricius, 1793). Гнезда устраивают в различных готовых полостях. Провизия — гусеницы Tortricidae, Pyralidae, Gelechiidae, Pyraustidae и др. Семейств, реже личинки жуков-листоедов (Chrysomelidae) (Курзенко, 1995b).  
Всего для Свердловской области зарегистрировано 34 вида (Рудоискатель, в печати).

#### Сем. *Sphecidae* — Роющие осы

1. *Spheg maxillosus* Fabricius, 1793. Охотится на саранчевых.
2. *Pemphredon flavistigma* (Thomson, 1874). Гнездится в древесине, ветках кустарников. Собирает глей. Заселяет искусственные гнезда.
3. *Passaloeus monilicornis* Dahlbom, 1842. Строит гнезда в мертвой древесине. Собирает глей. Заселяет искусственные гнезда. На биостанции УрГУ лет до середины сентября.
4. *Psen dahlbomi* (Wesmael, 1852). Самки гнездятся в трухлявой древесине, в покинутых, заполненных опилками ходах жуков-ксилофагов (Казенас, 2001).
5. *Rhopalum clavipes* (Linnaeus, 1758). Гнезда линейного или смешанного разветвленно-линейного типа, когда от главного хода отходят короткие боковые ходы, заканчивающиеся единственной ячейкой, или непосредственно сами ячейки. Гнездо содержит до 13 ячеек. Добычей являются мелкие двукрылые (сем. Muscophilidae, Chironomidae, Culicidae, Itonididae, Tipulidae, Dolichopodidae), равнокрылые (сем. Aphididae, Psyllidae), сеноеды (сем. Psocidae). В каждой ячейке запасается от 16 до 26 экземпляров. В качестве врагов зарегистрированы *Omalus auratus* L. (Казенас, 2001).
6. *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758). Гнезда строят в готовых полостях (полых стеблях, покинутых ходах ксилофагов, галлах или гнездах одиночных ос и пчел), линейные с глиняными перегородками. Добыча — ювенильные, реже взрослые пауки (Немков, 1995). В 1 ячейке запасается от 4 до 43 пауков. Известны враги, нахождение которых возможно на территории заповедника: блестянки *Chrysis cyanea* L., *Ch. fasciata* Ol., *Ch. fulgida* L., *Ch. ignita* L., *Omalus auratus* L. (Казенас, 2001).

7. *Crossocerus vagabundus* (Panzer, 1798). Самки гнездятся в ходах ксилофагов в древесине (*Prunus, Populus, Pinus* и др.). Гнезда линейно-ветвистого типа, в тонких ветвях — линейного типа. Добыча — двукрылые семейств *Tipulidae, Tabanidae, Rhagionidae, Chironomidae, Muscidae*, в виде исключения, мелкие бабочки (сем. *Tortricidae*). Осы обкусывают тигулидам ноги. В каждой ячейке запасается от 4 до 20 экземпляров добычи (Казенас, 2001).
8. *Crossocerus barbipes* (Dahlbom, 1845). Самки устраивают гнезда в древесине. Гнезда ветвистого типа. В каждой ячейке (на концах ветвей) по 3–6 мух (Казенас, 2001).
9. *Crossocerus leucostoma* (Linnaeus, 1758). Ловит мух (Пулавский, 1978).
10. *Ectemnius ruficornis* (Zetterstedt, 1838).
11. *Ectemnius fossorius* (Linnaeus, 1758). гнезда строятся в глиняных обрывах. Добыча — крупные мухи (например, *Asilidae*) (Казенас, 2001).
12. *Ectemnius cavifrons* (Thomson, 1870). Самки гнездятся в трухлявой древесине (*Betula, Prunus, Juglans, Ulmus, Quercus, Fagus, Acer, Pirus, Pinus* и др.), выгрызают с помощью челюстей гнездовые полости, часто используют готовые ходы. Ячейки располагаются на конце коротких отнорков. Добыча — в основном *Syrphidae*, но также *Stratiomyidae, Sarcophagidae, Tabanidae, Calliphoridae*. В каждой ячейке запасается обычно 6–12 мух (минимум — 2, максимум — 21). Среди паразитов отмечен *Chrysis fulgida* L. (Казенас, 2001).
13. *Ectemnius borealis* (Zetterstedt, 1838). Самки гнездятся в древесине.

В ближайшей, наиболее полно изученной, локальной фауне — биологической станции Уральского университета (г. Двуреченск, Сысертский район) отмечено нахождение 64 видов (Пеканова, 2004).

С целью привлечения жалящих перепончатокрылых к гнездованию, очень удобно устраивать искусственные гнезда. Для этого достаточно просверлить отверстия различных диаметров (от 4 до 8–10 мм, глубина каналов не менее 60 мм) в достаточно толстых столбах или вертикально стоящих стволах засохших деревьев. Такие гнезда хорошо заселяются многими роющими осами, одиночными складчатокрылыми, а также одиночными пчелиными. Кроме того, такие гнезда полезны для фаунистических и фенологических наблюдений за хозяевами и их паразитами.

Опыт использования таких гнезд в Ильменском (1998–2001 гг.) и в Восточно-Уральском (2004 г.) заповедниках, а также на биологической станции УрГУ (2001–2005 гг.) дал положительные результаты: ранние и поздние сроки лета многих, гнездящихся в древесине видов, были детализированы, в непогоду и в ночное время из гнезд извлекались виды, не встречающиеся в ручных сборах. Также удобно использовать «гнезда Гребенникова»: полые, или за-

полненные мягкими тканями стебли растений, собираются в небольшие связки. В. С. Гребенников с этой целью предлагал создание системы микрозаповедников (Гребенников, 1975). Сеть таких мелких заповедников может обеспечить существование и предупредить вымирание тысяч видов мезофауны (Палий, 1974). Территория Висимского заповедника располагает всеми необходимыми условиями для создания такой системы искусственных гнезд.

Пользуясь случаем, автор благодарит за предоставленные сборы Г. А. Замшину, В. Н. Ольшванга, Н. Л. Ухову и В. М. Юдина.

*Работа выполнена при поддержке грантов 04-0496100 Урал 2004 и 04-0448352*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гребенников В. С. Привлечение ос-энтомофагов и микрозаповедники. // Природа, 1975, 4 (716). С. 92–94.
- Казенас В. Л. Фауна и биология роющих ос (*Hymenoptera, Sphecidae*) Казахстана и Средней Азии. — Алматы: Казгосинти, 2001. — 334 с.
- Курзенко Н. В. Сем. *Sapygidae* — Сапиги в кн. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. — СПб.: Наука, 1995а. С. 190–193.
- Курзенко Н. В. Сем. *Vespidae* — Складчатокрылые осы в кн. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. — СПб.: Наука, 1995б, С. 264–325.
- Немков П. Г., Казенас В. Л., Будрис Э. Г., Антропов А. В. Сем. *Sphecidae* — Роющие осы в кн. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. — СПб.: Наука, 1995. С. 368–480.
- Никольская М. Н. Сем. *Chrysididae* в кн. Определитель насекомых европейской части СССР. Том III. Перепончатокрылые. Первая часть. — Л.: Наука, 1978. С. 60–71.
- Палий В. Ф. О создании сети заповедников для сохранения мезофауны. // Экология, 1974, т. 4, С. 91–93.
- Пеканова И. А. Материалы к фауне роющих ос (*Hymenoptera, Sphecidae*) биологической станции Уральского университета. // Исследование биологических систем: перспективы и достижения. — Екатеринбург, 2004. С. 14–16.
- Пулавский В. В. Сем. *Sphecidae* в кн. Определитель насекомых европейской части СССР. Том III. Перепончатокрылые. Первая часть. — Л.: Наука, 1978. С. 173–279.
- Рудоискатель П. В. Материалы к познанию фауны ос (*Hymenoptera, Vespoidea*) Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 188–189.
- Рудоискатель П. В. Материалы к фауне складчатокрылых ос (*Hymenoptera, Vespidae*) Свердловской области // Мат. Международного конгресса гименоптерологов. М., 2006. В печати.
- Тобиас В. И. Сем. *Pompilidae* в кн. Определитель насекомых европейской части СССР. Том III. Перепончатокрылые. Первая часть. — Л.: Наука, 1978, С. 83–146.



## Сукцессионные процессы в коренных и производных лесах Висимского заповедника после крупномасштабных природных нарушений

Р.З. Сибгатуллин

*Висимский государственный природный заповедник, visim@krv.ekt.usi.ru*

### ВВЕДЕНИЕ

Лесные фитоценозы — это устойчивые экосистемы и динамические процессы протекают в них достаточно медленно. Более быстрые смены характерны для первых стадий вторичных сукцессий (Работнов, 1978). В заповедниках вторичные сукцессии происходят в основном после пожаров и вывала деревьев. Отпад деревьев в лесах идет постоянно и является причиной появления «окон» различного размера в пологе древостоя. При катастрофических ветровалах их площадь может достигать десятков и сотен гектаров. Подобные буревальные ситуации возникают на Среднем Урале сравнительно редко — один раз в 50–70 лет (Турков, 1979). Гораздо чаще (каждые 5–10 лет) отмечаются локальные ветровалы (скорость ветра 20–24 м/сек), которые определяют мозаичную структуру первобытного леса. Влияние вывала деревьев на фитоциклические смены и пространственно-временную структуру лесов и почвы заповедника изучалось Р.С. Зубаревой и В.В. Михайловым (1975), В.Г. Турковым (1979), Е.Б. Скворцовой и др. (1983), Р.З. Сибгатуллиным (1985, 2001). Ветровалом 1995 г. в той или иной степени оказались затронутыми леса на всей территории Висимского заповедника. Сравнимый по масштабам и последствиям ветровал произошел в 1975 г. в Пермской области (Рожков, Козак, 1989). В Центрально-лесном заповеднике в 1987 г. ветровал вывалил леса на 30 % площади (Георгиевский, 1992). Массовые ветровалы вызывают коренную перестройку лесных сообществ: появляется большое количество валежа, нарушается почвенный покров за счет западин вывалов, меняется световой режим, устраняется конкуренция со стороны корневых систем выпавших деревьев, микроклимат становится близок к сообществам вырубкам. В результате этого начинается сукцессия, ход которой будет определяться размерами окон и световым режимом (Василевич, 1993).

Сильные лесные пожары (особенно верховые) при наличии большого количества горючего материала на почве повреждают или уничтожают надземную часть сообщества. Послепожарное восстановление растительности зависит от интенсивности прогорания и площади гари. В ходе пирогенной сукцессии происходит смена комплексов доминирующих видов, на их состав влияют тип сообщества и соответственно условия местообитания (Иванова и др., 2002; Комарова, 1986, 1993, 1995; Маслов, 2002). Процесс восстановле-

ния древостоя при полном уничтожении подроста на большой площади может растянуться на длительное время. Пионерным видом, как правило, является береза и только впоследствии она вытесняется темнохвойными породами (Мелехов; 1980, Манько, 1987). При наличии обсеменителей ели и пихты в первые десятилетия образуются смешанные насаждения (Бизюкин, 1998).

В данной работе рассмотрен вопрос о первых этапах восстановления, происходящих в лесах заповедника, после катастрофических природных нарушений — ветровала и пожара.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основным типом растительности заповедника являются леса, они занимают почти 96 % его территории, испытав на себе 300-летнее воздействие хозяйственной деятельности человека, они в заповеднике представлены в основном в виде производных — березовых и смешанных с хвойными насаждениями. В то же время уникальность заповедника определяется наличием двух участков первобытной (спонтанной) тайги, расположенных в южной части на г. Малый, Большой Сутук и Кулига. Вся территория заповедника лежит в пределах одного горно-таежного пояса. Но в связи с изменением гидроклиматических условий он подразделяется на два — нижний бореальных, темнохвойных лесов (до 400±50 м над у. м.) и верхний — неморальных и субнеморальных лесов. В пределах подпоясов гидротермические условия также не остаются постоянными, обуславливая их разделение на полосы, каждой из которых свойственна определенная группа типов растительности. В нижнем подпоясе выделяется полоса заболоченных и болотных (гидроморфных) еловых, кедрово-еловых и елово-березовых лесов хвощово-сфагновой и осоковой групп, занимающих речные долины и днища межгорных депрессий, а также полоса типичных бореальных зеленомошных пихтово-еловых лесов, покрывающих делювиальный шельф Среднеуральского низкогорья.

В верхнем подпоясе наиболее теплообеспеченной является полоса от 450 до 550 м, что определяется инверсионным характером распределения тепла. Здесь расположена полоса липняковых пихтово-еловых лесов, которая в нижних ярусах имеет богатый набор неморальных видов. Выше и ниже этой полосы термический режим снижается, и липняковые леса сменяются — кверху высо-

котравными лесами и книзу крупнопоротниковыми пихтово-еловыми лесами.

По степени сохранности леса заповедника до ветровала и пожара (данные лесоустройства 1986 г.) представлены следующими динамическими категориями: 1500 га (11 %) составляет первобытная тайга, 6700 га (52 %) представлено мелколиственно-хвойными насаждениями, 4800 га (37 %) составляют мелколиственные (в основном березовые) насаждения. В дальнейшем площади приводятся для территории заповедника в границах до 2000 г. В первобытном состоянии сохранились преимущественно леса верхнего подпооя; из бореальных лесов в нетронутым виде остались лишь небольшие выделы заболоченных и болотных лесов. Все леса верхнего подпооя относятся к одной формации бидоминантных пихтово-еловых лесов. После ветровала и пожара площадь коренных лесов сократилась до 700 га, 3500 га заняты гарями и погибшими насаждениями, на остальной территории представлены смешанные мелколиственно-хвойные и мелколиственные леса в разной степени поврежденные ветровалом.

На площадках, заложенных на постоянной трансекте для наблюдения за процессами зарастания гари (180 площадок (5x5 м), длина 10 км), ежегодно с 1998 г. проводится учет подроста древесных пород и описание проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса. Видовые названия растений даны по С. К. Черепанову (1995). Мозаичность размещения деревьев оценивалась по методу, проведенному в монографии А. А. Маслова (1990). На пяти постоянных пробных площадях в коренных и производных сообществах получена таксационная характеристика древостоя до ветровала и после него, проведено картирование древостоя и подроста, описание травяно-кустарничкового яруса. По высоте над уровнем моря они располагаются в следующем порядке:

- ППП-5 (кедрово-еловое хвощово-сфагновое), 400 м над у. м.
- ППП-44 (елово-березовое мелкоотравно-вейниковое), 400 м над у. м.
- ППП-1 (пихтово-еловое крупнопоротниковое), 460 м над у. м.
- ППП-29 (березово-еловое мелкоотравно-вейниковое), 460 м над у. м.
- ППП-6 (пихтово-еловое высокотравно-папоротниковое), 560 м над у. м.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Катастрофический ветровал 1995 г. оказал сильнейшее влияние на все природные комплексы заповедника, в том числе и на древесную растительность. Причиной ветровала был северный ураганный ветер (в порывах до 40 м/сек) и обиль-

ный снегопад, он охватил 360 тыс. га в пяти районах Свердловской области. По данным метеостанции г. Невьянск, расположенной к востоку от заповедника, средняя скорость ветра за 6 июня составила 12 м/с, осадки 56,9 мм. В различной степени пострадали леса практически на всей территории заповедника, по данным лесоустройства 2000 г. погибшие в результате ветровала насаждения занимают 1800 га. В большей степени подверглись вывалу хвойные породы — *Picea obovata* и *Abies sibirica* по сравнению с лиственными, поскольку на хвою налипали большие массы снега, а с крон березы (*Betula pubescens*, *B. pendula*) и осины (*Populus tremula*) снег стряхивался. Кроме того, ель, имея поверхностную корневую систему, больше подвержена вывалу, пихта, у которой рано развивается стволовая гниль — слому.

Кедрово-еловые хвощово-сфагновые леса, расположенные в заповеднике в междуречьелевой и Правой Медвежки и вдоль р. Сакальи и имеющие переувлажненные почвы, сильно пострадали от катастрофического ветровала. В подлеске изредка встречается шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), на кочках мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). В понижениях между кочками вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), сабельник болотный (*Comarum palustre*), калужница болотная (*Caltha palustris*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*). На буграх также встречаются кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), линнея северная (*Linnaea borealis*). На ППП-5 во время ветровала погибло 80 % деревьев, запас древостоя уменьшился на 65 % (табл. 1), сомкнутость с 56 до 6 %. Береза увеличила свое участие в составе древостоя по сравнению с хвойными породами, поскольку оказалась более устойчивой к воздействию ветра. До ветровала подрост (хвойные породы) располагался, в основном, на гниющем валеже и др угих микроповышениях, состав 72Е18К10П при общем количестве 6060 шт./га. Образование окон в верхнем пологе и сильное осветление способствовало появлению многочисленных всходов березы, и теперь она занимает доминирующее положение в составе возобновления (табл. 2). Но всходы березы обнаружены также под пологом древостоя поскольку, светолюбивые породы в первые годы жизни могут проявлять достаточно высокую теневыносливость (Мелехов, 1980). В данном типе леса тонкие подушки сфагнума представляют благоприятный субстрат для возобновления березы пушистой.

Бореальная тайга нижнего подпооя представлена пихто-ельником зеленомошным. Этот тип леса располагается на пологих, равнинных участках и поэтому был вырублен под пашни и покосы в первую очередь, еще в XVIII–XIX веках, первобытных зеленомошных лесов практически не сохранилось. Вырубки в таких лесах были обычно

обширными и впоследствии проходились пожарами. На их месте образовывались мелколиственные, как правило, березовые насаждения с примесью сосны, под пологом которых поселялась ель. Впоследствии она вытесняла березу и сейчас на территории заповедника широко представлены насаждения производных зеленомошных лесов со значительным преобладанием ели. Эти насаждения, прежде всего, распространены в средней и западных частях заповедника и находятся на различных стадиях восстановления. Травянистый покров в таких лесах, как правило, мелкотравно-вейниковый. На ППП-44 до ветровала в составе древостоя береза и ель участвовали примерно в равной мере (табл. 1). После ветровала к 2003 г. погибло 75 % деревьев, береза заняла доминирующее положение в древостое. Сомкнутость древесного полога снизилась с 72 до 24 %, образовались окна площадью до 1300 м<sup>2</sup>. В таких окнах обильно разрастается малина и вейники, препятствуя появлению подроста. В составе возобновления появилась береза пушистая (табл. 2). Для подроста характерно групповое размещение. Это связано с экологической гетерогенностью заселяемой территории и слабой конкуренцией на этапе возобновления между древесными растениями, чем с другими видами растений (Маслов, 1990).

Неглубокие почвы и поверхностное расположение корневой системы деревьев в пихто-ельнике крупнопоротниковом (ППП-1) стали причиной практически полного разрушения древостоя после ветровала 1995 г. (табл. 1). Уменьшилось количество подроста (1983 г. — 2581 шт./га, состав 59Е41П; 1995 г. — 1368 шт./га, состав 54П46Е). После сплошного ветровала образуется своеобразный экотоп, включающий почвенный ком с корневой системой и стволом вываленных деревьев, западины вывалов и нетронутая поверхность между ними. При выпадении дерева на месте вывернутых корней образуется углубление — ветровальная западина. В западинах создаются специфические условия, связанные с застойным увлажнением и сукцессионные процессы имеют свою особенность. Площадь отдельных западин колеблется от 1 до 15 кв. м и в сумме они могут покрывать до 10 % поверхности почвы, средняя их глубина составила на ППП-131,5 см. Их зарастание начинается в первый год после ветровала видами растений, составлявших травяной и кустарниковый яруса до вывала, дополнительно появился иван-чай узколистый, всего участвует 26 видов. На второй год после ветровала в западинах пихто-ельника крупнопоротникового преобладают хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium*) и фегоптерис связывающий (*Phegopteris connectilis*), достаточно постоянно присутствие звездчатки Бунге (*Stellaria bungeana*) и кислицы, общее про-

ективное покрытие 23 %. Дно западин в этом типе леса часто покрыто камнями различных размеров, занимающих до 85 % площади, вследствие маломощности почв и близкого залегания грубообломочного и щебнистого делювия. Пожар 1998 г. был очень сильный, вследствие наличия на земле большого количества горючего материала после ветровала и уничтожил деревья, подрост и травянистый ярус. Восстановление растительности началось в первый же год, всходы березы пушистой отмечены в 2000 г., в настоящее время количество подроста составляет 530 шт./га (табл. 2). В основном он располагается группами во влажных биотопах, где обильно разрастаются мхи — *Polytrichum juniperinum*, *Marchantia polymorpha* и *Pohlia nutans*. Подрост хвойных пород не обнаружен, он может появиться только у границы пожарища, где возможно обсеменение от деревьев стены леса. В дальнейшем разложившиеся стволы упавших деревьев будут служить хорошим субстратом для возобновления ели и пихты. Площадь боковой поверхности упавших деревьев на ППП-1 в пихто-ельнике крупнопоротниковом составляет 1232 м<sup>2</sup>/га.

Этап вторичной сукцессии пихто-ельника крупнопоротникового характеризует березово-еловое мелкотравно-вейниковое сообщество (ППП-29). До ветровала в древостое преобладали хвойные породы (табл. 1), состав подроста 87Е9П4К, количество 1165 шт./га. В травяно-кустарничковом ярусе при полном доминировании таежного мелкотравья и вейника тупочешуйного (*Calamagrostis obtusata*), присутствуют крупные папоротники *Dryopteris dilatata* и *Diplazium sibiricum*. Сукцессия в данном сообществе развивается в сторону исходного пихтово-елового крупнопоротникового леса. После ветровала погибло почти 60 % деревьев, изменилось соотношение пород в составе древостоя, доминирующее положение заняла береза, которая оказалась более устойчивой к данному нарушению (рис. 1). Перечет 2001 г. показал, что процесс гибели деревьев продолжался, и за 6 лет засохло еще 15 % деревьев. Это вызвано сильной раскачкой во время ветровала и обрывом корневых окончаний, что ослабляло деревья. Сомкнутость древостоя уменьшилась с 75 до 25 %. У поврежденных берез, особенно, оказавшихся в окнах, на стволе образуются вегетативные побеги из спящих почек. В пологе древостоя образовались окна площадью до 700 м<sup>2</sup>. В окнах изменяется световой режим, влажность и увеличивается амплитуда суточных и сезонных температур (Георгиевский, 1995). Вейник тупочешуйный становится абсолютным доминантом в травянистом ярусе, в подлеске преобладает малина. В подросте активное участие начинает принимать береза (табл. 2). Эти изменения замедляют процесс восстановления господства хвойных пород в древостое.

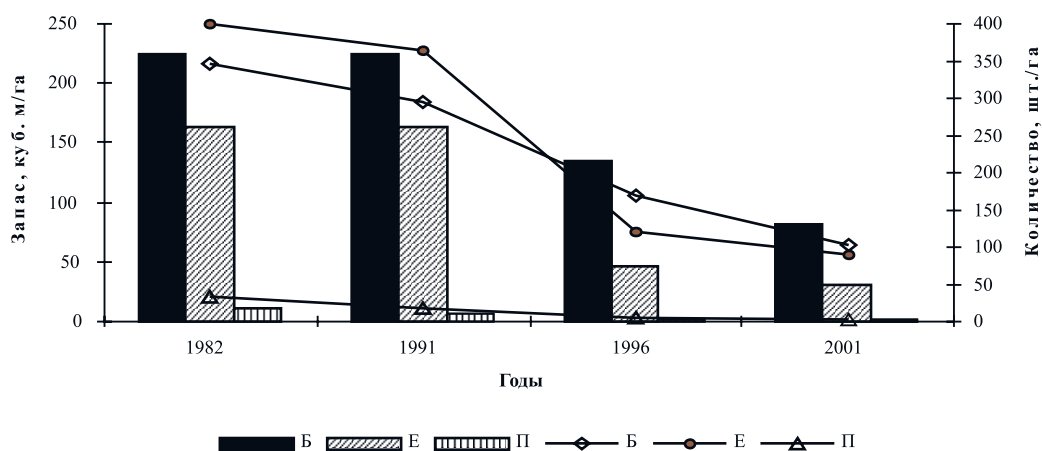


Рис. 1. Изменение количества деревьев (линии) и запаса (столбцы) на ППП-29 по годам.

Пихтово-еловые высокотравно-вейниковые леса, расположенные на северных склонах г. Малый и Большой Сутук, очень сильно пострадали от ветровала 1995 г., на ППП-6 вывалилось 90 % деревьев, запас снизился до 37 м<sup>3</sup> (табл. 1). Усыхание и вывал ослабленных деревьев после ветровала продолжались, и в 2003 г. на площади отмечены единичные сохранившиеся ели и пихты. В подлеске доминирует малина, в травостое вейник тупочешуйный и Лангсдорфа и хвощ лесной, папоротники практически отсутствуют, общее покрытие 65 %, в подросте пихта 982 шт./га и береза 715 шт./га (табл. 2). На первом этапе сукцессии здесь будет формироваться разреженный березово-хвойный с участием рябины древостой с высокотравным нижним ярусом. В пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом наиболее активно идет зарастание западин вывалов, где абсолютно преобладает *Stellaria nemorum* (25 %), а также малина и иван-чай узколистный, общее покрытие достигает 42 %, в отдельных западинах покрытие растений составляет 90–100 %. В этом типе леса почвенный ком вывала достигает наибольших размеров до 60–80 см толщины. В западинах единично встречаются всходы березы, также береза обнаружена на почвенном коме вывала (Сибгатуллин, Шлыкова, 2000).

Пожары оказывают прямое воздействие на лесные экосистемы — полное или частичное выгорание древостоя, травяно-кустарничкового яруса и подстилки, образование пирогенного горизонта, состоящего из обуглившегося материала. Косвенное влияние выражается в изменении водного и теплового баланса биогеоценозов, поднятии уровня грунтовых вод, застоя влаги на поверхности почвы вследствие уплотнения верхних горизонтов. Происходит изменение химических свойств почвенного профиля — повышение pH, увеличение содержания зольных элементов (Гончарук и др., 1999). Особенно сильно это проявляется при устойчивом верховом пожаре. Такой пожар произошел 16–21 июня 1998 г. в южной части Висимского заповедника. Этот год отмечен

как аномальный по многим метеорологическим показателям (Успин, 2001). В Свердловской области в конце весны и начале лета установилась жаркая, сухая погода и пятый класс горимости удерживался до 21–23 июня, пик возгораний пришелся на май-июнь. Высокая интенсивность пожара в заповеднике объяснялась также наличием большого количества горючего материала (высохшие кроны и стволы упавших деревьев), появившегося после катастрофического ветровала 1995 г. (Сибгатуллин, 1996).

Общая площадь выгоревшего леса составила 1610 га, пожарище протянулось полосой шириной от 1 до 1,5 км и длиной 10 км вдоль южной границы заповедника. С юга оно ограничено зарастающими осиной и березой вырубками, с севера березовыми и смешанными лесами, где огонь не получил распространения из-за меньшего количества ветровальных деревьев и наличия сырых участков поймы р. Сакальи. Кроме того, нетронутые участки остались внутри пожарища, также расположенные вблизи рек и ручьев. В западной части пожар был низовой устойчивый и обходил мало поврежденные ветровалом ельники. Восточная половина выгоревшей площади пройдена верховым пожаром со 100 % повреждением сохранившегося после ветровала леса. Сгорело около 800 га коренных лесов заповедника (40 % их общей площади). В зону пожара попало семь типов леса: пихто-ельник крупнопоротниковый, пихто-ельник большехвостосооково-липняковый, пихто-ельник мелкотравно-вейниковый, пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, пихто-ельник хвощово-высокотравный, ельник хвощово-вейниково-мелкотравный, кедрово-пихто-ельник хвощово-папоротниковый.

Последствия пожара для растительности различны и зависят от интенсивности горения. В местах скопления ветровальных деревьев, особенно хвойных пород, она достигала максимума, и здесь полностью выгорели подрост, кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы, подстилка. Гу-



мусовый слой поврежден с образованием «корки спекания». Кора у деревьев обгорела на большую высоту, часто вплоть до вершины, хвоя и листва погибли и большей частью осыпались. В промежутках между вывалами интенсивность горения была меньше, но растительность и подстилка, как правило, также выгорели, но без повреждения гумусового слоя. Деревья обгорали на меньшую высоту, примерно на треть. На периферии пожара, где он терял свою силу, травяно-кустарничковый ярус местами сохранился (до 50%), деревья обгорели только у комля, хвоя и листва большей частью сохранились.

На большей площади пожар был такой интенсивности, что растительность погибла полностью. Восстановление началось в год пожара, и в настоящее время сформировались различные типы послепожарных сообществ с доминированием малины обыкновенной и сахалинской (*Rubus matsumuranus*), иван-чая узколистного, вейников тупочешуйного и Лангсдорфа, хвоща лесного. В первый год погибшие деревья подверглись массовому нападению ксилофагов, особенно усачей. Кроме того, в процессе дополнительного питания они сильно повреждали кроны пихт в сохранившихся лесах по периметру пожара.

Восстановление растительности после пожара может происходить различными путями и зависит от состава исходного сообщества, интенсивности пожара и других факторов. В 1982 г. произошел пожар в охранной зоне по вырубке пихто-ельника крупнопоротникового. В первый год налет семян обеспечил заселение гари березой. Учет ее подростка в 1986 г., через четыре года после пожара показал, что его количество составляет 31000 шт./га. Таксационная характеристика древостоя на 2001 г. представлена в таблице 3. Под густым пологом березы (5300 шт./га) появился подрост хвойных пород в количестве 1350 шт./га, который может обеспечить доминирование ели и пихты в составе древостоя через 100-150 лет. Подлесок редкий и представлен малиной и шиповником. В травянистом ярусе доминируют хвощ лесной, майник двулистный, кислица, вейник тупочешуйный и щитовник расширенный.

Другая гарь возникла после пожара 1988 г., который прошел в охранной зоне по вырубке конца 70-х годов (условно-коренное сообщество пихто-ельника крупнопоротникового). На гари имеются небольшие группы по несколько штук деревьев ели, пихты и березы, сохранившихся после рубки и пожара, их диаметр 15–20 см, высота около 15 м. Эти деревья являются основными обсеменителями гари. Возобновление хвойных пород идет очень слабо, на тринадцатый год после пожара обнаружено только 130 шт./га подростка и расположен он в основном под пологом березы (табл. 2). Береза на гари при размерах учетных площадок 2x2 м и 5x5 м имеет случайное

распределение с тенденцией к контагиозному ( $t$ , соответственно, равно — 0,77 и — 0,85). Она образует куртины размером до 5–7 м, в то же время имеются «окна» до 7–9 м в диаметре. Средний диаметр березы 3,1 см, высота 3,5 м. На открытых местах в ярусе подлеска доминирует малина и шиповник, встречаются куртины черемухи (*Padus avium*) диаметром до 7 м. В травостое, общее проективное покрытие которого достигает 90–100%, преобладающими видами являются вейник тупочешуйный, иван-чай узколистный, диплозиум сибирский, щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), сныть (*Aegopodium podagraria*). Густой, высокорослый покров кустарников и травяного яруса препятствует сплошному расселению березы и вероятно определяет групповой характер ее размещения. Сходная картина наблюдается через 10 лет на сплошных вырубках в еловых лесах (Пегов, 1985). В куртинах березняка общее проективное покрытие и количество видов травостоя резко снижается до 30–40%, доминирующий вид — вейник тупочешуйный. В этом сообществе длительное время сохранится доминирование березы с разреженным вторым ярусом из хвойных пород. Смена березы елью будет происходить очень медленно и займет 200-250 лет.

В год пожара доминирующее положение на гари занимали три вида — малина, хвощ лесной и вейник тупочешуйный. На второй год к ним прибавился иван-чай узколистный — типичный и массовый вид первых стадий послепожарной сукцессии (рис. 2). Как отмечает Т.А. Комарова (1986), массовое появление всходов иван-чая наблюдается на лесных гаях на 2–3-й год после пожара. В дальнейшем он увеличивал свое участие в составе послепожарного сообщества. На гари доминирующее положение среди кустарников вместе с малиной обыкновенной занимает малина сахалинская. Она также обильно сейчас присутствует в ярусе подлеска на ветровальных участках. До ветровала и пожара этот вид встречался в заповеднике единично (Марина, 1987). Крупные папоротники — щитовник расширенный и диплозиум сибирский появились на гари в год пожара и присутствуют на гари все годы наблюдений, но встречаются единично и находятся в угнетенном состоянии. Фегоптерис связывающий и голокучник трехраздельный развиваются даже в густом травостое нормально и образуют полностью сформированные вайи. Они также встречаются единично, но постоянно и иногда образуют сгущения площадью до 1 м<sup>2</sup>. Появился в год пожара и остается в составе пирогенного сообщества адвентивный вид — бодяк полевой (*Cirsium setosum*) (Марина, 2001). Всего на гари отмечено 73 вида растений (табл. 4).

Последние пять лет положение доминирующих видов стабилизируется, при этом уменьшается доля хвоща лесного и малины, увеличивают

свое участие вейники (Рис. 2). Из древесных пород в зарастании гари на седьмой год после пожара участвуют осина, береза пушистая и липа (*Tilia cordata*). Подрост осины корнеотпрыскового и семенного происхождения, липы кондилоризомного происхождения (Чистякова, 1978). Эти породы концентрируются там, где они присутствовали в составе древостоя до пожара. На возобновление березы большое влияние оказывает травянистый и кустарниковый ярус послепожарного сообщества. При густом произрастании травяно-кустарниковый ярус (покрытие до 100 %) препятствует появлению всходов или подавляет их. Молодые деревца березы приурочены, в основном, к достаточ-

но открытым биотопам с повышенным увлажнением и тонким слоем мохового покрова. На таких участках береза через 6–7 после пожара образует сомкнутые группировки площадью 30–50 м<sup>2</sup> в которых травяно-кустарниковый ярус практически не выражен. Проростки березы появились на гари в год пожара, в дальнейшем количество этой породы и средняя высота нарастают (табл. 5). В настоящее время она представлена возрастными состояниями от проростков до иматурных особей. Из видов кустарников на гари постоянно присутствуют шиповник, ива козья (*Salix caprea*), бузина сибирская (*Sambucus sibirica*), рябина сибирская (*Sorbus sibirica*).

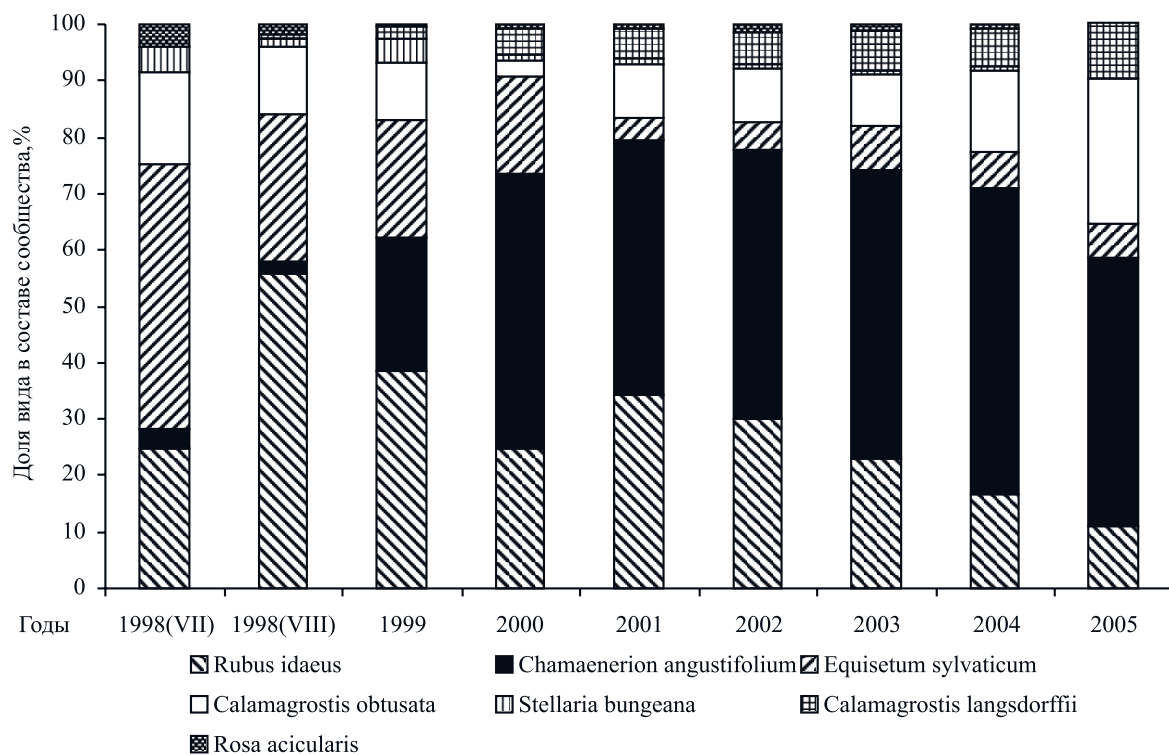


Рис. 2. Структура растительности на гари.

Подрост хвойных пород отсутствует и может появиться только у границы пожарища, где возможно обсеменение от деревьев стены леса. Очень густой травянистый и кустарниковый ярус препятствуют возобновлению древесных пород (Комарова, 2005) и возможно, что в первые 10–20 лет на гари появятся отдельные группы из березы, в промежутках между ними покров из злаков, высокотравья и кустарников — шиповника и малины. После образования сомкнутого древостоя березы под его пологом возможно вселение подроста хвойных пород.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Катастрофический вывал 1995 г. оказал сильное воздействие на леса заповедника, но в зави-

симости от положения в рельефе они пострадали в различной степени. На отдельных участках бурелом и ветровал древостоя составляет почти 100 %, в то же время леса, расположенные на вершинах гор и склонах южной экспозиции, практически остались нетронутыми. В целом, около 90 % древостоя лесов подверглись ветровалу и бурелому. Ветровал привел к коренной перестройке лесных сообществ: гибели части древостоя, привнесу в почву значительного количества органики, созданию ветровального микрорельефа, изменению состава и структуры травяно-кустарникового яруса. В ветровальных окнах доминирующее положение занимают малина и вейник. Ситуация, сложившаяся после ветровала, позволяет предположить, что восстановление древесного полога будет идти за счет оставшегося тон-

комера и подроста хвойных пород, появившегося до ветровала, с участием березы и осины. Образующийся в окнах древостоя очень плотный полог малины, папоротников и злаков может препятствовать появлению и развитию самосева хвойных пород. На гари на первых этапах послепожарной сукцессии пионерным древесным видом является береза, местами поросль осины и липы. В дальнейшем возможно образование листовенного древостоя с небольшой примесью хвойных пород. Восстановление исходного сообщества займет длительное время.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бизюкин В. В. Динамика растительности на горях в кедровниках Баргузинского государственного заповедника // Заповедное дело: Научно-методич. зап. Вып. 3. — М., 1998. С. 58–64.
- Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1–15.
- Георгиевский А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. т. 77. № 6. С. 52–62.
- Георгиевский А. Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 8–19.
- Гончарук Н. Ю., Казакевич А. А., Трофимов С. Я., Шапошников Е. С. Пирогенные сукцессии в еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. — СПб: РБО, 1999. С. 387–396.
- Зубарева Р. С., Михайлов В. В. Древесный отпад под пологом горных темнохвойных лесов стационара // Информационные материалы СУБС по итогам 1974 года. — Свердловск, 1975. С. 60–63.
- Иванова Г. А., Перевозникова В. Д., Иванов В. А. Трансформация нижних ярусов растительности после низовых пожаров // Лесоведение. 2002. № 2. С. 30–35.
- Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих горях (леса южного Сихотэ-Алиня). — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т. А. Изменение синузальной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 86–95.
- Комарова Т. А. Анализ состава и структуры популяций в ходе послепожарных демулационных сукцессий в лесах южного Сихотэ-Алиня // Биологическое разнообразие лесных экосистем. — М., 1995. С. 259–262.
- Комарова Т. А. Семенное возобновление древесных растений на горях в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Лесоведение. 2005. № 3. С. 27–36.
- Манько Ю. И. Ель аянская. — Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. (Оперативно-информационный материал). — М., 1987. 43 с.
- Марина Л. В. Мониторинг адвентивной флоры Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 346–349.
- Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. — М.: Наука, 1990. 160 с.
- Маслов А. А. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. 2002. № 2. С. 23–29.
- Мелехов И. С. Лесоведение. — М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Рожков А. А., Козак В. Т. Устойчивость лесов. — М.: Агропромиздат. 1989. 240 с.
- Сибгатуллин Р. З. Влияние буревала на первобытную тайгу Висимского заповедника // Человек и ландшафты: (Информационные материалы). — Свердловск, 1985. С. 8.
- Сибгатуллин Р. З. Состояние и динамика лесной растительности Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 373–394.
- Сибгатуллин Р. З., Шлыкова Н. А. Влияние катастрофического ветровала 1995 года на первобытные леса Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. С. 24–31.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесная промышленность. 1983. 192 с.
- Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. — Свердловск, 1979. С. 121–140.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). — СПб.: «Мир и семья», 1995. 992 с.
- Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1978. Т. 83, Вып. 2. С. 129–137.

Таблица 1

#### Таксационная характеристика древостоя пробных площадей

| № ППП | Год  | Состав древостоя |            | Кол-во деревьев, шт./га | Запас, м3/га |
|-------|------|------------------|------------|-------------------------|--------------|
|       |      | по числу         | по запасу  |                         |              |
| 5     | 1983 | 80Е11Б5П4К       | 74Е16Б9К1П | 1856                    | 244          |
|       | 2001 | 72Е21Б4К3П       | 56Е38Б5К1П | 360                     | 83           |
| 1     | 1983 | 51П49Е           | 61Е39П     | 618                     | 375          |
|       | 1995 | 60Е40П           | 69Е31П     | 89                      | 54           |

| № ППП | Год  | Состав древостоя |                | Кол-во деревьев, шт./га | Запас, м3/га |
|-------|------|------------------|----------------|-------------------------|--------------|
|       |      | по числу         | по запасу      |                         |              |
| 29    | 1991 | 53Е43Б3П1К       | 56Б41Е2К1П     | 683                     | 403          |
|       | 1996 | 58Б41Е1П         | 74Б25Е1П       | 295                     | 183          |
|       | 2001 | 53Б46Е1П         | 72Б27Е1П       | 196                     | 113          |
| 44    | 1993 | 45Б42Е10ПЗС      | 54Б32Е12С2П    | 1285                    | 438          |
|       | 1997 | 62Б27Е6П5С       | 68Б17С14Е1П    | 560                     | 267          |
|       | 2000 | 62Б26Е6С6П       | 70Б20С10Е+П    | 340                     | 195          |
|       | 2003 | 67Б23Е6С4П       | 69Б23С8Е+П     | 320                     | 151          |
| 6     | 1983 | 60П39Е1Р+К       | Б49Е49П2К+Р, Б | 700                     | 322          |
|       | 1995 | 56П44Е           | 64П36Е         | 92                      | 37           |

Таблица 2

## Количество подроста на ППП (шт./га) в 2003 г.

| № № ППП | Порода          | Высота подроста, м |       |       | Всего | Состав, % |
|---------|-----------------|--------------------|-------|-------|-------|-----------|
|         |                 | < 1                | 1–1.5 | > 1.5 |       |           |
| 5       | Ель             | 7671               | 411   | 411   | 8493  | 33,5      |
|         | Пихта           | 1918               | –     | 137   | 2055  | 8,1       |
|         | Кедр            | 1096               | –     | –     | 1096  | 4,3       |
|         | Береза пушистая | 13699              | –     | –     | 13699 | 54,1      |
|         | Итого:          | 24384              | 411   | 548   | 25343 | 100,0     |
| 44      | Ель             | 80                 | 45    | 340   | 465   | 35,6      |
|         | Пихта           | 100                | 90    | 270   | 460   | 35,2      |
|         | Береза пушистая | 380                | –     | –     | 380   | 29,2      |
|         | Итого:          | 560                | 135   | 610   | 1305  | 100,0     |
| 1       | Береза пушистая | 530                | –     | –     | 530   | 100,0     |
|         | Итого:          | 530                | –     | –     | 530   | 100,0     |
| 29      | Ель             | 400                | 600   | 2600  | 3600  | 39,1      |
|         | Пихта           | 600                | 400   | 2000  | 3000  | 32,6      |
|         | Береза пушистая | 2600               | –     | –     | 2600  | 28,3      |
|         | Итого:          | 3600               | 1000  | 4600  | 9200  | 100,0     |
| 6       | Пихта           | 357                | 89    | 536   | 982   | 57,8      |
|         | Береза пушистая | 536                | –     | 179   | 715   | 42,2      |
|         | Итого:          | 893                | 89    | 715   | 1697  | 100,0     |

Таблица 3

## Таксационная характеристика древостоя на гары

| Год пожара | Состав            | Кол-во шт./га | Средние |      | Абс. полнота, м2/га | Запас, м3/га | Подрост (состав, шт/га) |
|------------|-------------------|---------------|---------|------|---------------------|--------------|-------------------------|
|            |                   |               | Д, см   | Н, м |                     |              |                         |
| 1982 г.    | 10Б, ед. Ос       | 5300          | 8,0     | 9,0  | 26,7                | 115,7        | 8Е2П, 1350              |
| 1988 г.    | 10Б, ед. Е, П, Ос | 2400          | 3,1     | 3,5  | 1,8                 | 3,7          | 7Е2П1К, 130             |

Таблица 4

## Покрытие (П) и встречаемость (В) растений на гары

| Вид растения              | 1998 (VII) |      | 1998 (VIII) |      | 1999 |      | 2000 |      | 2001 |      | 2002 |      | 2003 |      | 2004 |      | 2005 |      |
|---------------------------|------------|------|-------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                           | П          | В    | П           | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    |
| <i>Lonicera pallasii</i>  | –          | –    | –           | –    | –    | –    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 0,6  | –    | –    | 0,00 | 2,3  | 0,00 | 2,9  | 0,01 | 5,6  |
| <i>Lonicera xylosteum</i> | –          | –    | 0,00        | 0,6  | –    | –    | –    | –    | 0,00 | 1,7  | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 1,1  | –    | –    | –    | –    |
| <i>Padus avium</i>        | 0,00       | 3,2  | 0,00        | 2,8  | 0,01 | 6,8  | –    | –    | –    | –    | –    | –    | 0,00 | 0,6  | 0,01 | 1,2  | –    | –    |
| <i>Ribes hispidulum</i>   | –          | –    | –           | –    | –    | –    | –    | –    | 0,00 | 0,6  | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    | –    |
| <i>Rosa acicularis</i>    | 0,02       | 15,9 | 0,28        | 23,2 | 0,19 | 19,3 | 0,30 | 24,0 | 0,41 | 25,8 | 0,92 | 27,5 | 0,51 | 32,0 | 0,58 | 31,4 | 0,28 | 28,1 |



| Вид растения                        | 1998 (VII) |      | 1998 (VIII) |      | 1999  |      | 2000  |      | 2001  |       | 2002  |       | 2003  |       | 2004  |       | 2005  |       |
|-------------------------------------|------------|------|-------------|------|-------|------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                     | П          | В    | П           | В    | П     | В    | П     | В    | П     | В     | П     | В     | П     | В     | П     | В     | П     | В     |
| <i>Rubus idaeus+R. matsumuranus</i> | 0,87       | 90,5 | 14,55       | 94,9 | 27,43 | 94,9 | 20,00 | 93,3 | 25,15 | 93,8  | 24,65 | 94,9  | 18,65 | 99,4  | 12,25 | 100,0 | 8,17  | 99,4  |
| <i>Salix caprea</i>                 | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 1,1  | 0,00  | 1,1   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 2,9   | 0,01  | 2,3   | 0,01  | 5,1   |
| <i>Salix phylicifolia</i>           | –          | –    | –           | –    | –     | –    | –     | –    | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | 0,00  | 0,6   |
| <i>Sambucus sibirica</i>            | –          | –    | 0,00        | 2,3  | 0,14  | 23,9 | 0,02  | 17,9 | 0,01  | 5,6   | 0,00  | 3,9   | 0,00  | 2,3   | 0,01  | 2,3   | 0,00  | 1,7   |
| <i>Sorbus sibirica</i>              | –          | –    | 0,00        | 1,1  | 0,00  | 2,3  | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 1,7   | 0,00  | 1,1   | 0,00  | 1,7   | 0,01  | 1,2   | 0,00  | 3,4   |
| <i>Aconitum septentrionale</i>      | 0,00       | 1,6  | 0,00        | 0,6  | 0,00  | 3,4  | 0,00  | 1,1  | –     | –     | –     | –     | 0,00  | 0,6   | –     | –     | 0,00  | 0,6   |
| <i>Aegopodium podagraria</i>        | –          | –    | –           | –    | 0,06  | 4,0  | 0,01  | 7,3  | 0,00  | 1,1   | 0,00  | 1,1   | 0,00  | 2,9   | 0,00  | 1,7   | 0,00  | 3,9   |
| <i>Agrostis tenuis</i>              | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 1,1  | 0,03  | 0,6  | 0,00  | 1,1   | –     | –     | 0,07  | 10,3  | –     | –     | 0,12  | 5,6   |
| <i>Allium victorialis</i>           | –          | –    | –           | –    | –     | –    | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 1,7   | 0,00  | 1,7   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 1,1   |
| <i>Angelica sylvestris</i>          | –          | –    | –           | –    | –     | –    | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 1,1   | 0,00  | 0,6   | –     | –     | –     | –     | 0,00  | 3,9   |
| <i>Athyrium filix-femina</i>        | 0,00       | 1,6  | 0,03        | 4,5  | 0,01  | 8,0  | 0,01  | 5,6  | 0,01  | 11,8  | 0,01  | 9,0   | 0,01  | 7,4   | 0,01  | 11,0  | 0,01  | 8,4   |
| <i>Atragene sibirica</i>            | –          | –    | –           | –    | –     | –    | –     | –    | –     | –     | –     | –     | 0,00  | 0,6   | –     | –     | –     | –     |
| <i>Bistorta major</i>               | –          | –    | –           | –    | –     | –    | 0,00  | 0,6  | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     |
| <i>Cacalia hastata</i>              | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 1,1  | –     | –    | –     | –     | –     | –     | 0,00  | 0,6   | –     | –     | –     | –     |
| <i>Calamagrostis langsdorffii</i>   | –          | –    | 0,23        | 0,6  | 1,35  | 24,4 | 3,78  | 27,4 | 3,74  | 24,7  | 4,60  | 23,6  | 5,62  | 33,1  | 4,64  | 37,2  | 6,87  | 70,8  |
| <i>Calamagrostis obtusata</i>       | 0,23       | 69,8 | 2,75        | 59,3 | 7,15  | 77,8 | 2,37  | 69,8 | 6,49  | 87,1  | 7,32  | 90,4  | 7,06  | 98,9  | 9,99  | 99,4  | 19,04 | 93,8  |
| <i>Carex rostrata</i>               | –          | –    | –           | –    | –     | –    | –     | –    | –     | –     | –     | –     | 0,06  | 1,7   | 0,00  | 1,2   | 0,11  | 1,1   |
| <i>Cerastium pauciflorum</i>        | 0,00       | 3,2  | 0,36        | 28,2 | 0,45  | 28,4 | 1,94  | 60,3 | 0,02  | 15,2  | 0,02  | 24,7  | 0,17  | 52,6  | 0,01  | 12,8  | 0,02  | 21,3  |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i>   | 0,01       | 14,3 | 0,26        | 35,0 | 16,82 | 90,9 | 39,75 | 97,2 | 33,46 | 100,0 | 38,98 | 100,0 | 41,86 | 100,0 | 37,86 | 100,0 | 35,43 | 100,0 |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> | 0,00       | 3,2  | –           | –    | –     | –    | 0,00  | 0,6  | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     |
| <i>Cicerbita uralensis</i>          | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 1,1  | –     | –    | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 1,1   |
| <i>Circaea alpina</i>               | –          | –    | 0,00        | 1,1  | –     | –    | –     | –    | 0,00  | 1,7   | –     | –     | 0,00  | 0,6   | –     | –     | –     | –     |
| <i>Cirsium geterophyllum</i>        | –          | –    | –           | –    | 0,06  | 2,8  | 0,00  | 2,8  | 0,00  | 1,1   | 0,03  | 1,1   | 0,01  | 5,7   | 0,00  | 4,1   | 0,01  | 8,4   |
| <i>Cirsium palustre</i>             | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 1,7  | 0,00  | 0,6  | 0,02  | 15,7  | 0,01  | 5,6   | 0,07  | 37,1  | 0,02  | 21,5  | 0,02  | 24,7  |
| <i>Cirsium setosum</i>              | –          | –    | 0,00        | 1,7  | 0,01  | 11,9 | 0,02  | 19,6 | 0,00  | 2,8   | 0,01  | 14,6  | 0,01  | 9,7   | 0,00  | 1,7   | 0,01  | 7,3   |
| <i>Deschampsia cespitosa</i>        | –          | –    | –           | –    | –     | –    | –     | –    | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | 0,06  | 1,7   |
| <i>Diplazium sibiricum</i>          | 0,00       | 3,2  | 0,00        | 0,6  | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 1,7  | 0,00  | 3,9   | 0,00  | 2,2   | 0,01  | 6,9   | 0,00  | 4,1   | 0,00  | 4,5   |
| <i>Dryopteris dilatata</i>          | 0,03       | 27,0 | 0,01        | 10,7 | 0,00  | 3,4  | 0,06  | 3,9  | 0,05  | 20,8  | 0,07  | 14,6  | 0,01  | 13,7  | 0,01  | 9,9   | 0,02  | 21,9  |
| <i>Epilobium palustre</i>           | –          | –    | 0,01        | 6,2  | 0,25  | 28,4 | 0,00  | 2,2  | 0,01  | 7,9   | 0,04  | 10,7  | –     | –     | 0,00  | 1,2   | 0,00  | 1,1   |
| <i>Equisetum sylvaticum</i>         | 2,52       | 85,7 | 6,62        | 77,4 | 14,57 | 86,4 | 13,83 | 82,7 | 2,33  | 73,6  | 3,62  | 80,9  | 5,85  | 86,9  | 4,55  | 76,2  | 4,49  | 84,8  |
| <i>Filipendula ulmaria</i>          | –          | –    | 0,00        | 0,6  | 0,00  | 1,7  | 0,31  | 1,7  | 0,26  | 3,9   | 0,34  | 3,4   | 0,00  | 3,4   | 0,00  | 2,9   | 0,03  | 3,9   |
| <i>Fragaria vesca</i>               | –          | –    | –           | –    | –     | –    | –     | –    | 0,01  | 5,6   | 0,01  | 6,7   | 0,01  | 5,7   | 0,00  | 1,7   | 0,00  | 2,2   |
| <i>Galeopsis speciosa</i>           | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 0,6  | –     | –    | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     |
| <i>Galium boreale</i>               | –          | –    | 0,00        | 0,6  | –     | –    | –     | –    | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     | –     |
| <i>Geranium sylvaticum</i>          | –          | –    | –           | –    | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 0,6  | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | 0,00  | 0,6   | –     | –     | 0,00  | 2,8   |

| Вид растения                     | 1998 (VII) |      | 1998 (VIII) |      | 1999 |      | 2000 |      | 2001 |      | 2002 |      | 2003 |      | 2004 |      | 2005 |      |
|----------------------------------|------------|------|-------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                  | П          | В    | П           | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    | П    | В    |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i>   | 0,02       | 17,5 | 0,01        | 7,3  | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,22 | 20,2 | 0,11 | 14,6 | 0,02 | 20,0 | 0,01 | 14,5 | 0,06 | 28,7 |
| <i>Impatiens noli-tangere</i>    | —          | —    | 0,06        | 4,0  | 0,00 | 1,1  | —    | —    | 0,00 | 2,2  | 0,00 | 2,2  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 2,2  |
| <i>Lamium album</i>              | —          | —    | —           | —    | 0,00 | 1,7  | 0,00 | 1,1  | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    |
| <i>Linnaea borealis</i>          | —          | —    | —           | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,7  | 0,00 | 1,7  |
| <i>Luzula pilosa</i>             | —          | —    | 0,00        | 0,6  | 0,00 | 0,6  | —    | —    | 0,01 | 12,9 | 0,01 | 11,2 | 0,06 | 31,4 | 0,02 | 15,7 | 0,02 | 20,2 |
| <i>Majanthemum bifolium</i>      | —          | —    | —           | —    | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 3,4  | 0,00 | 2,2  | 0,02 | 18,3 | 0,01 | 12,2 | 0,03 | 27,0 |
| <i>Matteuccia struthiopteris</i> | —          | —    | 0,03        | 1,1  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,1  | —    | —    | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 0,6  |
| <i>Melica nutans</i>             | —          | —    | —           | —    | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 2,8  | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 1,1  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,1  |
| <i>Milium effusum</i>            | —          | —    | —           | —    | 0,01 | 5,7  | 0,34 | 9,5  | 0,00 | 0,6  | 0,03 | 0,6  | 0,01 | 5,1  | 0,00 | 4,1  | 0,00 | 3,9  |
| <i>Myosotis sylvatica</i>        | —          | —    | 0,00        | 2,8  | 0,21 | 14,2 | 0,04 | 14,5 | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,7  | —    | —    | 0,00 | 2,8  |
| <i>Oxalis acetosella</i>         | —          | —    | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,7  | 0,00 | 1,7  | 0,01 | 6,3  | 0,00 | 2,3  | 0,01 | 9,0  |
| <i>Paris quadrifolia</i>         | —          | —    | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 2,2  |
| <i>Phegopteris connectilis</i>   | 0,01       | 6,3  | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,01 | 11,8 | 0,01 | 9,0  | 0,04 | 15,4 | 0,01 | 10,5 | 0,01 | 11,2 |
| <i>Pulmonaria mollis</i>         | —          | —    | 0,00        | 1,1  | 0,00 | 0,6  | —    | —    | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,2  | 0,00 | 1,7  |
| <i>Pulmonaria obscura</i>        | —          | —    | 0,00        | 1,1  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,7  | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 2,9  | 0,00 | 2,3  | 0,03 | 2,2  |
| <i>Ranunculus repens</i>         | —          | —    | 0,00        | 0,6  | 0,00 | 0,6  | 0,14 | 5,0  | 0,23 | 2,8  | 0,45 | 2,8  | 0,14 | 2,9  | 0,09 | 2,9  | 0,09 | 2,2  |
| <i>Rubus arcticus</i>            | —          | —    | —           | —    | —    | —    | 0,00 | 2,8  | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    | —    | —    | 0,01 | 7,3  |
| <i>Rubus humilifolius</i>        | 0,02       | 15,9 | 0,00        | 3,4  | —    | —    | 0,00 | 3,4  | 0,06 | 2,8  | 0,00 | 3,4  | 0,12 | 8,6  | 0,09 | 7,0  | 0,31 | 7,3  |
| <i>Rubus saxatilis</i>           | —          | —    | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    | 0,00 | 1,7  | —    | —    | 0,00 | 2,2  |
| <i>Senecio nemorensis</i>        | —          | —    | 0,00        | 0,6  | 0,00 | 0,6  | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  |
| <i>Solidago virgaurea</i>        | —          | —    | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    |
| <i>Stachis sylvatica</i>         | —          | —    | 0,06        | 0,6  | 0,06 | 0,6  | 0,00 | 2,2  | —    | —    | 0,00 | 1,7  | —    | —    | —    | —    | —    | —    |
| <i>Stellaria bungeana</i>        | 0,04       | 39,7 | 0,16        | 24,3 | 2,67 | 43,2 | 0,35 | 48,6 | 0,28 | 57,3 | 0,25 | 36,5 | 0,10 | 69,7 | 0,03 | 33,7 | 0,06 | 36,5 |
| <i>Thalictrum minus</i>          | —          | —    | 0,00        | 0,6  | —    | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,2  | 0,00 | 0,6  |
| <i>Trientalis europaea</i>       | 0,00       | 1,6  | —           | —    | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    | 0,00 | 2,3  | 0,00 | 1,2  | 0,01 | 6,7  |
| <i>Urtica dioica</i>             | —          | —    | —           | —    | 0,11 | 1,1  | 0,00 | 0,6  | 0,00 | 0,6  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 0,6  | —    | —    |
| <i>Veratrum lobelianum</i>       | —          | —    | —           | —    | 0,00 | 4,0  | 0,00 | 0,6  | —    | —    | —    | —    | 0,00 | 1,1  | 0,00 | 1,2  | 0,00 | 1,1  |
| <i>Viola selkirkii</i>           | 0,00       | 4,8  | 0,01        | 6,2  | 0,00 | 1,1  | —    | —    | 0,01 | 5,6  | 0,00 | 4,5  | 0,02 | 20,6 | 0,01 | 14,0 | 0,01 | 10,1 |

Примечание: 0.00– покрытие менее 0,01 %; прочерк — отсутствие вида.

Таблица 5

### Количество (N, шт./га) и средняя высота (H, см) подроста на гари

| Год  | Береза |      | Липа |       | Осина |
|------|--------|------|------|-------|-------|
|      | N      | H    | N    | H     | N     |
| 2001 | 1341   | 42,1 | 89   | 68,7  | 615   |
| 2002 | 1463   | 55,7 | 45   | 185,0 | 547   |
| 2003 | 2134   | 69,0 | 34   | 150,0 | 592   |
| 2004 | 2525   | 91,1 | 56   | 174,2 | 648   |
| 2005 | 2704   | 91,5 | 56   | 170,0 | 648   |

## Ксилотрофные грибы Висимского заповедника

И. В. Ставищенко

Институт экологии растений и животных УрО РАН

В работе приводятся сведения о видовом разнообразии и таксономической структуре ксилотрофных грибов темнохвойных и производных лесов Висимского государственного природного биосферного заповедника. В представленном аннотированном списке описано 168 видов дереворазрушающих грибов, относящихся к 19 порядкам, 31 семейству, 85 родам. Большинство выявленных видов (153 видов) относится к группе афиллофороидных грибов, 10 видов — к агарикоидным. В наиболее изученной группе полипоровых или трутовых грибов описано 105 видов из 10 порядков, 15 семейств, 45 родов.

Изучение видового разнообразия дереворазрушающих грибов на территории Висимского природного государственного заповедника проводится с 1994 г. (Мухин, Ушакова, 2001; Ставищенко, 2000 а; 2000 б; 2001). Однако подробного аннотированного списка всех выявленных видов до настоящего времени представлено не было.

Целью данной работы являлось описание таксономической структуры и трофической специализации ксилотрофных макромицетов, известных на охраняемой территории на современном этапе исследований, а также обобщение и оценка сведений о всех выявленных видах. Кроме того, в процессе ревизии собранного за многие годы материала были уточнены видовые определения некоторых образцов.

**Объекты и методы.** Объектами исследований были ксилотрофные базидиальные грибы. При определении видов использовались работы отечественных и зарубежных микологов (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998; Ryvardeen, Gilbertson, 1993, 1994; Hansen, Knudsen, 1992, 1997). Таксономической структура сообществ ксилотрофных грибов Висимского заповедника описана по классификационной системе высших грибов, принятой в работе «Nordic Macromycetes» (1992, 1997).

Ксилотрофные грибы рассматривались в качестве консортов лесообразующих видов или элементов леса, современных и прошлых, т.е. присутствующих в растительном покрове в настоящее время только в виде отпада. За счетную единицу вида гриба принимали единицу древесного субстрата с развившимися базидиомами (Мухин, 1993). Описание трофической специализации видов была дополнена оценкой состояния деструкции древесного субстрата, предложенной П. В. Гордиенко (Бурова, 1986).

Сбор видов дереворазрушающих грибов проводился в основных растительных ассоциациях темнохвойных и производных лесов Висимского заповедника (в границах до 2002 г.) маршрутным методом вблизи троп и просек, а также на постоянных пробных площадях (кв.: 9, 12, 45, 52, 72, 112, 140) в летне-осенний период с 1996 по 2005 гг. Пер-

воначально изучались, главным образом, полипоровые или трутовые грибы, в последний год описывались также и непороидные виды. Собранные образцы гербаризировались в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Бондарцев, 1953; Ryvardeen, Gilbertson, 1993). Коллекция образцов ксилотрофных грибов, найденных на территории Висимского заповедника, хранится в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН.

**Результаты работы.** В результате микологических исследований в темнохвойных и производных лесах горных и депрессионно-равнинных районов заповедной территории было выявлено 168 видов дереворазрушающих грибов, относящихся к 19 порядкам, 31 семейству, 85 родам. 16 видов описаны по литературным данным (Мухин, Ушакова, 2001). Большинство видов (153 вида) относится к группе афиллофороидных грибов — непластинчатых базидиальных грибов, ранее относимых к порядку *Aphyllphorales* (Donk, 1964), а в современных классификационных системах входящих в состав многих порядков. 10 видов ксилотрофных грибов относятся к агарикоидным базидиомицетам (р. *Armillaria*, *Lentinus*, *Merismoides*, *Panellus*, *Pholiota*, *Pleurotus*). К гетеробазидиомицетам (или фрагмобазидиомицетам) относится 5 видов (р. *Dacryomyces*, *Exidia*, *Tremella*).

Среди афиллофороидных грибов можно выделить следующие группы: непороидные ( в т.ч. кортициоидные, кониофоровые, стереумовые, лахнокладиевые и гименохетовые): р. *Amphinema*, *Conferticum*, *Corticium*, *Crystoderma*, *Cylindrobasidium*, *Gloeocystidiellum*, *Hyphodontia*, *Hyphoderma*, *Hypochnicium*, *Intextomyces*, *Laxitextum*, *Peniophora*, *Phanerochaete*, *Phlebia*, *Phlebiopsis*, *Plicatura*, *Punctularia*, *Radulomyces*, *Resinicium*, *Shizophyllum*, *Trechispora*, *Vesiculomyces*, *Vuelleminia*, *Coniophora*, *Chondrostereum*, *Cystostereum*, *Stereum*, *Dichostereum*, *Hymenochaete* (44 вида); ежовиковые: р. *Climacodon*, *Creolophus*, *Hericium*, *Steccherinum* (4 вида), а также полипоровые (или трутовые) грибы, к которым принадлежит большинство описанных в исследуемом районе видов ксилотрофных макромицетов (105 видов).

В приведенном ниже аннотированном списке показана трофическая специализация всех выявленных видов ксилотрофных грибов и некоторые особенности их распространения в лесных экосистемах заповедной территории.

#### Аннотированный список видов

Отдел **Basidiomycota**

Класс **Hymenomycetes**

Пор. **Tremellales**

Сем. **Tremellaceae** Fr.

\*) *Tremella mesenterica* Fr.

Пор. **Dacryomycetales**

Сем. **Dacryomycetaceae** Bref.

*Dacryomyces chrysospermus* Berk. & M. A. Curtis — часто встречается на валеже хвойных пород (Е, К, П, С: в ств. II, III, IV) в темнохвойных и производных лесах.

Пор. **Auriculales**

Сем. **Exidiaceae** R. T. Moore

*Exidia glandulosa* (Bull.: Fr.) Fr. — часто встречается на валежных стволах и ветвях лиственных деревьев (Б, Ол, Ос: в ств. II, III; в ветвь III, сух. III) в темнохвойных и производных лесах.

*E. sacharina* (Alb. & Schwein.: Fr.) Fr. — часто встречается на валежных стволах и ветвях хвойных деревьев (Е, К, П, С: в ств. II, III, IV; в ветвь II, III) в темнохвойных и производных лесах.

\*) *E. repanda* Fr.

Пор. **Xenasmatales**

Сем. **Sistotremataceae** Jülich

\*) *Trechispora farinaceae* (Pers.: Fr.) Liberta

Пор. **Schizophyllales**

Сем. **Schizophyllaceae** Quél

*Chondrostereum purpureum* (Pers.: Fr.) Pouzar — встречается на лиственном отпаде (Б, Ос: в ств. II, III) в пойменных биотопах и в производных лесах. Описан на Ол\*).

*Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres. — найден в единичных экземплярах на отпаде лиственных деревьев (Ив, Б: сух. ветвь III ж. д., в ств. II, III, пень II) в пойме р. Сулем, в ельнике крупнопоротниковом и в производных березово-еловых лесах (кв. 12, 45, 115). Описан на Ол\*).

*G. taxicola* (Pers.: Fr.) Gilb. & Ryvarden — найден в единичных экземплярах на Е (в ств. IV) в ельнике высокотравном крупно- папоротниковом (кв. 139).

*Phlebia centrifuga* P. Carst. — часто встречается в темнохвойных и производных лесах на валежной древесине хвойных пород (Е, К, С: в ств. II, III).

*P. radiata* Fr. — встречается на (Б, Ив, Ол, Р, Ч: в ств. III, сух. III, сухая ветвь ж. д. II, в ветвь II, III) в пойменных биотопах, а также в темнохвойных (в т. ч. и в ельнике высокогорном) и производных лесах.

*P. tremellosa* (Schrad.: Fr.) Burds. & Nakasone — изредка встречается в припойменных биотопах

и в производных лесах на Б, Ос (в ств. III, сух. III, пень IV).

*Plicatura crispa* (Pers.: Fr.) Rea — регулярно встречается на Б (в ств. II, III, в ветвь III) в темнохвойных лесах подножий гор и депрессионно-равнинной части территории, реже — в производных лесах. Был описан на Ол\*).

*Resinicium bicolor* (Alb. & Schwein.: Fr.) Parmasto — найден П (в ств. IV) в ельнике крупно-папоротниковом (кв. 115). Описан на Ол\*).

*Shizophyllum commune* Fr.: Fr. — встречается в лесах горных и депрессионно-равнинных районов на хвойном и лиственном отпаде преимущественно ранних стадий разложения (Е, К, П, С, Б, Ив, Ос, Ол, Р, Ч: в ств. I, II, III, сух. II, III, в ветвь II, III). На пройденных пожаром участках леса отмечалось значительное увеличение активности вида.

Пор. **Phanerochaetales**

Сем. **Phanerochaetaceae** Jülich

\*) *Phanerochaete velutina* (DC. ex Pers.) P. Karst

*Phlebiopsis gigantea* (Fr.: Fr.) Jülich — часто встречается в темнохвойных лесах на отпаде хвойных пород (Е, К, П, С: в ств. II, III, сух. II, III).

Сем. **Rigidoporaceae** Jülich

*Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouzar — регулярно встречается в темнохвойных лесах на корнях, в комлевой части стволов живых деревьев и на крупномерном отпаде хвойных пород (Е, К, П: ж. д., сух. II, III, в ств. III, IV, пень II, III), чаще — в гонных районах. Найден также на валеже Б (в ств. III, пень III) (кв. 97).

*Climacodon pulcherrimus* (Berk. & M. A. Curtis) M. I. Nikol. — найден в единичном экземпляре на Б (в ств. III) в ельнике мелкотравно-зеленомошном (кв. 45).

*Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden — ресупинатные и шляпочные образцы найдены в единичных экземплярах на Е (в ств. III, сух. II), Ос (в ств. III), П (в ств. IV), Р (ж. д.) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 101) и в ельнике высокотравном (кв. 34).

*O. obducens* (Pers.) Donk — найден в единичном экземпляре на Б (в ств. III) в ельнике зеленомошно-мелкотравном (кв. 45).

*O. populinus* (Schumach.: Fr.) Donk — найден в единичных экземплярах в пойменном биотопе на стволах живых деревьев Б и Ол; а также в ельнике мелкотравном на Б (в ств. III, IV) (кв. 45, 46).

*Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden — найден в единичном экземпляре на Б (в ств. IV) в ельнике высокотравном (кв. 41).

Пор. **Aleurodiscales**

Сем. **Corticaceae** Herter nom. cons.

*Corticium roseum* Pers. — регулярно встречается на Ив (в ств. III, сух. II, III, в ветвь II, III) в при-



пойменных биотопах и в горных темнохвойных лесах.

*Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P. ж. д. albot — найден на Ос (в. ств. III) в елово-березовых с примесью осины лесах (кв. 9, 12).

\*) *Vuellerminia comedens* (Nees: Fr.) Maire

#### Пор. **Stereales**

##### Сем. **Cylindrobasidiaceae** Jülich

*Cylindrobasidium laeve* (Pers.: Fr.) Chamuris — найден на валеже Б (в. ств. II) в ельниках мелкотравном, крупнопоротниковом и высокоотравно-крупнопоротниковом. Описан на Ол\*).

##### Сем. **Peniophoraceae** Lotsy

\*) *Peniophora cinereus* (Pers.: Fr.) Cooke

\*) *P. erikssonii* Boidin

*P. rufa* (Fr.) Boidin — часто встречается на Ос (в ств. II, III, в. ветвь II, III) в депрессионно-равнинных биотопах..

*Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Gray — часто встречается на валеже лиственных пород (Б, Ив, Ол, Ос: в. ств. I, II, III; в. ветвь II, III) в темнохвойных и производных лесах.

*S. sanguinolentum* (Alb. & Schwein. Fr.) Fr. — часто встречается на валеже хвойных деревьев ранних стадий разложения (Е, К, П, С: в. ств. II, III, в. ветвь II, III) в темнохвойных и производных лесах.

*S. subtomentosum* Pouzar — найден в единичных экземплярах на Б (в. ств. III) в ельниках мелкотравном и мелкотравно-зеленомошном (кв. 46, 53). Описан на Ол\*).

##### Сем. **Chaetodermataceae** Jülich

*Crustoderma dryinum* (Berk. & M. A. Curtis) Parmasto — найден на Е (в. ств. V) в ельнике высокогорном (кв. 140).

#### Пор. **Hypodermatales**

##### Сем. **Hypodermataceae** Jülich

\*) *Hypoderma puberum* (Fr.) Wallr.

\*) *H. setigerum* (Fr.) Donk.

\*) *Hypochnicium bombicinum* (Sommerf.: Fr.) J Erikss.  
*H. geogenium* (Bres.) J Erikss. — найден на валеже П (в. ств. II) в ельнике крупнопоротниковом (кв. 115).

\*) *H. lundelii* J Erikss.

\*) *Intextomyces contiguus* (P Karst.) J Erikss.

*Radulomyces hiemalis* (Laurila) Parmasto — найден на П (сух. IV) в ельнике высокогорном (кв. 140).

##### Сем. **Cystostereaceae** Jülich

*Cystostereum murray* (Berk. & M. A. Curtis) Pouzar — встречается на валеже хвойных пород (Е, П: в. ств. III, IV) в темнохвойных лесах.

##### Сем. **Chaetoporellaceae** Jülich

\*) *Amphinema bissoides* (Pers.: Fr.) J Erikss.

*Antrodiella hoehnelii* (Bres. ex Höhn.) Niemelá — найден в единичных экземплярах на Б (в. ветвь III) и Р (в. ств. III, старая базидиома *Inonotus* sp.) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 113, 114).

*A. semisupina* (Berk. & M. A. Curtis) Ryvarden — найден в единичном экземпляре на Б (в. ств. III) в ельнике крупнопоротниковом (кв. 115).

*Diplomitoporus flavescens* (Bress.) Ryvarden — изредка встречается на сосновом валеже ранних стадий разложения (С: в. ств. II, III) в ельниках мелкотравном и мелкотравно-зеленомошном (кв. 45, 46, 51, 52).

*D. lindbladii* (Berk.) Gilb. & Ryvarden — найден в единичных экземплярах на Е, П (в. ств. III), Б (в. ветвь IV) на участках ельника высокоотравно-крупнопоротникового, ельника хвощево-зеленомошного, ельника мелкотравно-зеленомошного (кв. 45, 72, 140).

\*) *Huiphodontia aspera* (Fr.) J Erikss.

*H. breviseta* (P Karst.) J Erikss. — найден на К (в. ств. II) в ельнике мелкотравно-хвощево-зеленомошном (кв. 72).

*H. crustosa* (Pers.; Fr.) J Erikss. — найден на найден на Б (сух. III) в ельнике высокогорном (кв. 140); отмечен также на Ол\*).

*Skeletocutis amorpha* (Fr.: Fr.) Kotl. & Pouzar — встречается на валеже хвойных пород, чаще — ранних стадий деструкции (Е, К, П, С: в. ств. II, III, IV), преимущественно — в предгорных районах. Найден также на Ол\*).

*S. nivea* (Jungh.) Keller — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. III), Б (пень IV) и Р (сух. III) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 97, 112, 125).

*S. odora* (Sacc.) Ginns — регулярно встречается в темнохвойных лесах горного массива Большой и Малый Сутук, преимущественно на Е (в. ств. II, III, IV), изредка — на П (в. ств. IV) (кв. 72, 97, 112, 113, 115, 123, 140).

*S. stella* (Pilát) Domanski — встречается на Е (в. ств. III, IV) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 112, 139, 140).

*S. uralensis* (Pilát) Kotl. & Pouzar — изредка встречается на Е в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (в. ств. II, III) (кв. 101, 112).

##### Сем. **Steccherinaceae** Parmasto

*Irpelex lacteus* (Fr.: Fr.) — встречается, главным образом, на древесине лиственных пород (Б, Ив, Ос, Р: в. ств. II, III, сух. II, III, в. ветвь II, III), изредка — на отпаде хвойных (Е, П: в. ств. II, III) (кв. 41, 97) в темнохвойных и производных лесах. Описан на Ол\*).

*Steccherinum collabens* (Fr.) Vesterholt — найден в единичном экземпляре на П (в. ств. III) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 112).

*S. nitidum* (Pers.: Fr.) Vesterholt — найден в единичных экземплярах на валеже хвойных пород (Е,

- П: в. ств. IV) в ельнике высокотравно-крупнопоропотно-крупнопоропотно (кв. 112). Был найден на Ол\*).
- S. ochraceum* (Fr.) Gray — изредка встречается на валеже лиственных пород (Б, Ос: в. ств. II, III, в. ветвь III) в темнохвойных и производных лесах. Описан на Ол\*).
- Trichaptum abietinum* (Pers.: Fr.) Ryvarden — часто встречается на хвойном отпаде (Е, П, К, С: в. ств. II, III, IV, в. ветвь II, III, пень II, III, сух. II, III), чаще — на Е, в темнохвойных и производных лесах.
- T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden — часто встречается на хвойном отпаде (Е, П, К, С: в. ств. I, II, III, IV, в. ветвь II, III, пень II, III, IV, сух. I, II, III) в темнохвойных и производных лесах.
- T. pargamentum* G Gunn. — встречается на листовном отпаде (Б, Ос: в. ств. III, IV, в. ветвь II, III, пень II, III, IV, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах. Описан на Ол\*).
- Сем. Bjerkanderaceae** Jülich
- Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P Karst. — часто встречается на листовном отпаде (Б, Ив, Лп, Ос, Р, Ч: в. ств. I, II, III, IV, в. ветвь II, III, пень II, III, IV, сух. II, III, IV), изредка — на хвойном (Е: в. ств. II) в темнохвойных и производных лесах.
- Ceriporiopsis aneirina* (Sommerf.: Fr.) Domanski — единичная находка на Ос (сух. III) в ельнике высокотравно-крупнопоропотно-крупнопоропотно (кв. 140).
- C. mucida* (Pers.: Fr.) Gilb. & Ryvarden — изредка встречается на Б (в. ств. III, IV, в. ветвь II, III, IV) в ельниках мелкотравном, мелкотравно-зеленомошном (кв. 12, 45, 53, 72).
- C. resinascens* (Romell) Domanski — найден в единичных экземплярах на ветвях сухостойной Ив (сух. III) и на сухих ветвях (II) растущего дерева Ив в пойменных биотопах (кв. 22, 123).
- Hapalopilus rutilans* (Pers.: Fr.) P Karst. — регулярно, в единичных экземплярах встречается на Б, Ос, П (в. ств. III, в. ветвь III, IV) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов. Найден на Ол\*).
- Ischnoderma benzoinum* (Wahlenb.: Fr.) P Karst. — регулярно, в единичных экземплярах встречается в темнохвойных и производных лесах на крупномерном отпаде хвойных пород (Е, К, П, С: в. ств. II, III, IV, пень III, IV), чаще — в горных районах.
- Tyromyces chioneus* (Fr.: Fr.) P Karst. — встречается единичными экземплярами на Б (в. ств. II, III, в. ветвь III, IV), Е (в. ств. III), К (корни, пень III), Р (сух. ветвь ж. д., в. ств. III) в лесах депрессионно-равнинных и горных районов (кв. 45, 72, 98, 112, 140).

### Пор. Polyporales

#### Сем. Polyporaceae Fr.

- Dichomitus squalens* (P Karst.) D. A. Reid — часто встречается на валеже и сухостое деревьев хвойных пород (Е, К, П, С: в. ств. II, III, IV, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах.
- Lentinus strigosus* (Schw.) Fr. — часто встречается на валеже и сухостое Б, Ив, Ч (в. ств. II, III, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах.
- Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Quél — найден на Ив, Р (сух. II, III) в ельнике высокотравно-крупнопоропотно-крупнопоропотно (кв. 125, 140).
- P. pulmonarius* (Fr.) Quél — довольно часто встречается на стволах живых деревьев и отпаде Б, Ив, Ос, Р, Ч (в. ств. I, II, III, сух. I, II, III, в. ветвь II, III), развивается также и на древесине хвойных пород (Е, П, К: в. ств. I, II, III, сух. I, II, III) как в темнохвойных, так и в производных лесах.
- Polyporus arcularius* Rostk. — встречается в единичных экземплярах на древесине лиственных пород (Б, Р, Ол, Ч: в. ств. I, III, IV, в. ветвь III), чаще — в горных темнохвойных лесах (кв. 45, 46, 72, 112, 113, 123, 139, 140).
- P. brumalis* (Pers.: Fr.) Fr. — найден на Б (в. ств. III, в. ветвь IV) в открытых и хорошо прогреваемых биотопах (кв. 12, 97). Описан на Ол\*).
- P. ciliatus* Fr.: Fr. — найден на Б (в. ветвь IV) и на П (в. ветвь V) в лесах депрессионно-равнинных и горных районов (кв. 9, 34, 112). Описан на Ол\*).
- P. varius* (Pers.) Fr. — найден в единичных экземплярах на П (в. ств. III), Ч (в. ветвь III) в пойме р. Сулем и на участке ельника мелкотравно-зеленомошного (кв. 45, 46).

### Пор. Coriolales

#### Сем. Coriolaceae (Imazeki) Singer

- Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill — довольно часто встречается на древесине лиственных пород (Б, Ив, Ос: в. ств. II, III, сух. II, III, IV, в. ветвь II, III) в производных и темнохвойных лесах. Отмечен на Ол\*).
- Daedaleopsis confragosa* (Bolton.: Fr.) Schroet. — часто встречается на Ив (на сухобочине ж. д., в. ств. II, III, в. ветвь II, III, сух. II, III), изредка — на Р (сух. II, III, на сухобочине ствола ж. д.) в темнохвойных и производных лесах.
- D. septentrionalis* (P Karst.) Niemelä — найден на Б (в. ств. II, в. ветвь III) в лесах низкогорной части территории (кв. 9, 45, 46). Описан на Ол\*).
- D. tricolor* (Pers.) Bond. & Sing. — встречается на Б, Ив, Р (в. ств. II, III, в. ветвь II, III, IV, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах.
- Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk — встречается на отпаде лиственных пород (Б, Ив, Ос, Р, Ч: в. ств. II, III, в. ветвь II, III, сух. II, III, IV) в темнохвойных и производных лесах.
- \*) *D. stereoides* (Fr.: Fr.) Ryvarden

*Lenzites betulinus* (L.: Fr.) Fr. — встречается на отпаде Б, главным образом, ранних этапов деструкции (в. ств. II, III, в. ветвь II, III, пень II, III) преимущественно в лесах низкогорной части территории.

*Rusapororus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P Karst. — встречается на отпаде лиственных пород (Б, Ив: в. ств. II, III, в. ветвь III, сух. III), чаще — в темнохвойных лесах низкогорной части территории (кв. 45, 51, 52, 72, 125, 140). На пройденных пожаром участках леса (кв. 97, 98) отмечено увеличение численности вида.

*Trametes gibbosa* (Pers.: Fr.) Fr. — найден в единичных экземплярах на Б (в. ств. II) в производных лесах (кв. 9, 46).

*T. hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilát — регулярно в единичных экземплярах встречается на лиственном отпаде (Б, Ив, Лп, Ол, Р, Ч: в. ств. II, III, сух. II, III, в. ветвь II) в темнохвойных и производных лесах.

*Trametes ochraceae* (Pers.) Gilb. & Ryvarde — часто встречается на лиственном отпаде (Б, Ив, Ос, Р, Ч: в. ств. II, III, IV, в. ветвь II, III, IV, пень II, III, IV, сух. II, III), изредка — на хвойной древесине ранних этапов деструкции (Е: в. ств. I, II) в темнохвойных и производных лесах.

*T. pubescens* (Schumach.: Fr.) Pilát — встречается на Б (в. ств. II, III, в. ветвь II, III, сух. III), в темнохвойных и производных лесах низкогорной части территории. Описан на Ол\*).

*T. trogii* Berk. — регулярно встречается на лиственном отпаде (Б, Ив, Лп, Ос, Р, Ч: в. ств. II, III, IV, в. ветвь II, III, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах.

*T. versicolor* (L.: Fr.) Pilát — встречается на лиственном отпаде (Б, Ив, Лп, Ол, Ос, Р, Ч: в. ств. II, III, IV, в. ветвь II, III, IV, пень II, III, IV, сух. II, III), изредка — на хвойной древесине ранних этапов деструкции (Е, П: в. ств. I, II) в темнохвойных и производных лесах. Описан на Ол\*).

#### Сем. **Fomitaceae** Jülich

*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. — встречается в темнохвойных и производных лесах повсеместно, главным образом, в качестве сапротрофа на отпаде Б (в. ств. II, III, IV, V, в. ветвь I, II, III, IV, сух. II, III, IV, пень II, III, IV). Найден на отпаде Ив, Лп, Ол, Ос, Р (в. ств. II, III, сух. III). Развивается также на стволах живых деревьев (Б, Ив, Р).

#### Пор. **Fomitopsidales**

##### Сем. **Phaeolaceae** Jülich

*Amylocystis lapponica* (Romell) Singer — регулярно в единичных экземплярах встречается в темнохвойных лесах заповедной территории на крупномерном валеже хвойных пород (Е, К, П, С: в. ств. III, IV, V}.

*Anotorporia myceliosa* (Peck) Pouzar — найден в единичном экземпляре на валеже Е (в. ств. III) в ельнике мелкотравно-зеленомошном (кв. 53).

*Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill — найден в единичном экземпляре на Е (пень III) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 112).

*Leptoporus mollis* (Pers.: Fr.) Pilát — найден в единичном экземпляре на стволе Е (ж. д.) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 140).

*Postia balsamea* (Peck) Jülich — найден в единичных экземплярах на П (в. ств. V, пень V) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 140).

*P. caesia* (Schrad.: Fr.) P Karst — регулярно встречается на отпаде хвойных, реже — лиственных пород (Е, К, П, С, Ив, Р: в. ств. II, III, IV, в. ветвь III, IV, сух. III, IV) как в темнохвойных, так и в производных лесах.

*P. floriformis* (Qué) Jülich — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. III, IV, комель сух. II) в ельниках мелкотравном и мелкотравно-хвощево-зеленомошном (кв. 47, 72).

*P. fragilis* (Fr.) Jülich — найден в единичных экземплярах на крупномерном валеже Е (в. ств. III, IV), П (сук. IV), С (пень III) в ельниках мелкотравно-зеленомошном и высокотравно-крупнопоротниковом (112, 139, 140).

*P. guttulata* (Peck) Jülich — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. III, сух. II) и в основании ствола растущего К в ельниках мелкотравном, мелкотравно-зеленомошном, мелкотравно-хвощево-зеленомошном и крупнопоротниковом (кв. 45, 52, 72).

*P. leucomallella* (Murrill) Jülich — в единичных экземплярах найден на Е (в. ств. IV, в. ветвь IV), С (в. ств. III) в ельниках мелкотравно-зеленомошном и мелкотравно-хвощево-зеленомошном (кв. 45, 47, 72).

*P. lowei* Pilát Jülich — в единичных экземплярах найден на Е (в. ств. II, III) в ельниках мелкотравно-хвощево-зеленомошном, высокотравно-крупнопоротниковом и крупнопоротниковом (кв. 72, 112, 115).

*P. placenta* (Fr.) M. J. Larsen & Lombard — в единичном экземпляре найден на Е (в. ств. III) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 139).

*P. septentrionalis* (Vampola) Renvall — найден в единичном экземпляре на Е (в. ств. II) в елово-березовом участке леса в охранной зоне заповедной территории (вблизи кв. 46).

*P. sericeomollis* (Rommell) Jülich — найден в единичных экземплярах на П (в. ств. III, пень IV) в ельниках мелкотравно-хвощево-зеленомошном и крупнопоротниковом (кв. 115).

*P. stiptica* (Pers.: Fr.) Jülich — встречается в единичных экземплярах на Е (в. ств. III, IV, V, пень III, сух. II), Б (в. ств. III, IV), Ч (сук. III) в лесах горных и депрессионно-равнинных райнов (кв. 12, 41, 45, 46, 51, 52, 72, 74, 112, 115, 123).

*P. subcaesia* (David) Jülich — описан по единичным экземплярам, собранным с Е (в. ств. III, IV),

- Ив (в. ветвь IV) в темнохвойных лесах (кв. 112, 139, 140).
- P. tephroleuca* (Fr.) Jülich — встречается не часто, в единичных экземплярах найден на Б (в. ств. III), Р (сух. III) и Е (в. ств. III, IV) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов (кв. 12, 45, 114, 125, 140).
- P. undosa* (Peck) Jülich — развивается в единичных экземплярах на валеже хвойных пород: Е (в. ств. II, III) и П (в. ств. III, IV), найден также на Б (пень IV) в темнохвойных лесах (кв. 53, 72, 97, 112, 113, 123, 125, 140).
- Rychnoporellus alboluteus* (Ellis & Everhart) Kotl. & Pouzar — найден в единичном экземпляре на крупномерном валежном стволе Е (в. ств. III) в ельнике мелкотравно-зеленомошном (кв. 51).
- P. fulgens* (Fr.) Donk. — регулярно в единичных экземплярах встречается на крупномерном хвойном отпаде хвойных (Е, К, П: в. ств. III, IV, пень III) в темнохвойных лесах. Найден также на валежном стволе Б (III) в ельнике мелкотравно-зеленомошном (кв. 45).
- Сем. *Fomitopsidaceae* Jülich**
- Antrodia crassa* (P Karst.) Ryvar den — найден в единичном экземпляре на Е (в. ств. IV) в ельнике мелкотравно- хвощево-зеленомошном (кв. 72).
- A. serialis* (Fr.) Donk. — встречается часто, развивается преимущественно на древесине хвойных пород (Е, К, П, С) разных этапов деструкции (II, III, IV, V) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов; найден также на листовном отпаде (Б, Ив: в. ств. III, IV).
- A. sinuosa* (Fr.) P Karst. — встречается часто на отпаде хвойных пород (Е, К, П, С) разных этапов деструкции (II, III, IV, V) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.
- A. variiformis* (Peck) Donk — регулярно в единичных экземплярах встречается на хвойном отпаде поздних этапов деструкции (Е, П, К: в. ств. III, IV, V) в темнохвойных лесах кв. (112, 123, 124, 138, 139).
- A. xantha* (Fr.: Fr.) Ryvar den — встречается в единичных экземплярах на отпаде хвойных пород (Е, К, П, С: в. ств. III, IV, V, в. ветвь III, IV) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.
- Fomitopsis cajanderi* (Karst.) Kotl. et Pouzar — довольно часто встречается в темнохвойных лесах на Е (в. ств. II, III, IV), а также на К, П, С (в. ств. II, III, IV), чаще — в горных районах.
- F. pinicola* (Sw.: Fr.) P Karst. — часто встречается на отпаде хвойных и листовных пород (Е, К, П, С, Б, Ол, ОС: в. ств. II, III, IV, пень II, III, IV, сух. I, II, III) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов. Развивается также на стволах живых поврежденных или перестойных деревьев (Е, К, П).
- F. rosea* (Alb. & Schwein.: Fr.) P Karst. — регулярно встречается на отпаде хвойных пород (Е, К, П, С: в. ств. II, III, IV), чаще — на Е в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.
- Gloeophyllum abietinum* (Bull.: Fr.) P Karst. — встречается в единичных экземплярах на крупномерном валеже хвойных пород (Е, К, П: в. ств. II, III, IV), чаще — в горных темнохвойных лесах; преимущественно развивается на Е. При исследовании послепожарных сукцессий деструкции вывала на участках леса, пройденных пожаром (кв. 98, 99), в 2004-2005 гг. наблюдалось значительное увеличение активности вида.
- G. odoratum* (Wulfen.: Fr.) Imaz. — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. II, III, пень V) в ельниках мелкотравно-зеленомошном, мелкотравно-хвощево-зеленомошном и высокотравно-крупнопаротниковом (кв. 46, 72, 112).
- G. sepiarium* (Wulfen: Fr.) P Karst. — часто встречается на отпаде хвойных пород (Е, К, П, С) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов. Является одним из первичных колонизаторов древесины.
- Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P Karst. — встречается на Б (в. ств. I, II, III, сух. I, II, III, в. ветвь II, III) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.
- Пор. *Perenniporales***  
**Сем. *Perenniporaceae* Jülich**
- Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. III, IV, V) и К (корни ж. д) в темнохвойных и производных лесах (кв. 27, 112, 113, 140).
- Perenniporia medulla-panis* (Jacq.: Fr.) Donk — найден в единичном экземпляре на Б (в. ств. III) в ельнике мелкотравно-зеленомошном (кв. 45).
- P. subacida* (Peck) Donk — найден на Е (в. ств. III, IV, V, пень V) и П (в. ств. IV) в ельнике высокотравно-крупнопаротниковом (кв. 112, 115, 140).
- Пор. *Ganodermatales***  
**Сем. *Ganodermataceae* (Donk) Donk**
- Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk. — встречается не часто, найден на Б и Ив (в. ств. II, III, сух. III, IV) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.
- G. lucidum* (M. A. Curtis: Fr.) P Karst. — в единичном экземпляре найден на Б (пень V) в припойменном ельнике высокотравно-крупнопаротниковом (кв. 140).
- Пор. *Hericiales***  
**Сем. *Gloeocystidiellaceae* (Parmasto) Jülich**
- Conferticum ochraceum* (Fr.: Fr.) Hallenb. — найден на Е (в. ств. III) в ельнике мелкотравном (кв. 52).
- \*) *Gloeocystidiellum leucoxantum* (Bres.) Boidin



\*) *G. luridum* (Bres.) Boidin

*Laxitextum bicolor* (Pers.: Fr.) Lentz — встречается не часто, найден на листовном отпаде (Б, Ив, Р: в. ств. III) в темнохвойных и производных лесах (кв. 9, 113, 123).

*Vesiculomyces citrinus* (Pers.) Hagström — часто встречается на валеже хвойных пород (Е, П: в. ств. III, IV, V) в ельниках мелкотравном, высокоотравно-крупнопоротниковом и высокогорном (кв. кв. 52, 112, 140).

#### Сем. *Hericiaceae* Donk

*Creolophus cirratus* (Pers.: Fr.) P Kart — найден в единичных экземплярах на Б (в. ветвь III, IV) в ельнике мелкотравном и мелкотравно-зеленомошном (кв. 34, 45).

*Hericium coralloides* (Scop.: Fr.) Pers. — найден в единичных экземплярах на Ос (в. ств. III) в лесах депрессионно-равнинной части территории (кв.68).

#### Пор. *Boletales*

##### Сем. *Coniophoraceae* Ulbr.

*Coniophora arida* (Fr.) P Karst. — найден на Е (в. ств. III) в ельнике мелкотравно-хвошево-зеленомошном (кв. 72).

*C. olivaceae* (Pers.: Fr.) P Karst. — найден на Е (в. ств. III, IV) в ельниках высокогорном и высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 112, 115, 140). Описан на Ол\*).

*Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar — найден в единичном экземпляре на Е (в. ств. IV) в ельнике крупнопоротниковом (кв. 100).

#### Пор. *Lachocladales* Jülich

##### Сем. *Lachnocladiaceae*

*Dichostereum boreale* Pouzar — в единичном экземпляре найден на Е (в. ств. V) в ельнике крупнопоротниковом (кв. 104).

#### Пор. *Hymenochaetales*

##### Сем. *Hymenochaetaceae* Donk

*Hymenochaete fuliginosa* (Pers.) — в единичном экземпляре найден на П (в. ств. III) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 112).

*H. mougeottii* (Fr.) Cooke — регулярно в единичных экземплярах встречается в темнохвойных и производных лесах на отпаде П.

*H. tabacina* (Fr.) Lév. — встречается на валеже и сухостое Ив, Ол, Р, Ч, а нередко — и на стволах растущих деревьев (Ив, Р) в пойменных биотопах, производных и темнохвойных лесах. Найден также на отпаде П (в. ств III) (кв. 97).

##### Сем. *Inonotaceae* Fiasson & Niemelä

*Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson & Niemelä — найден в единичных экземплярах на Ос (в. ств. III) в лесах депрессионно-равнинной части территории (кв. 59). Описан на Ол\*).

*Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát — в вегетативной стадии (чага) встречается на растущих стволах Б регулярно, в единичных экземплярах в темнохвойных и производных лесах. Описан на Ол\*).

*I. radiatus* (Sowerby: Fr.) P Karst. — встречается на отпаде и живых деревьях листовных пород (Б, Ив, Ол, Р, Ч: ж. д., в. ств. II, III, сух. II, III, IV) в пойменных биотопах, производных и темнохвойных лесах.

*Onnia leporina* (Fr.) H Jahn — изредка, в единичных экземплярах встречается на Е (сух. I, II, III, в. ств. I) в лесах горных и депрессионно-равнинных районов (кв. 13, 21, 112, 113, 123).

##### Сем. *Phellinaceae* Jülich

*Fomitiporia punctata* (P Karst.) Pilát — довольно часто встречается на отпаде и растущих деревьях Ив, Ол, Р, Ч (ж. д., в. ств. II, III, сух. I, II, III) в пойменных биотопах, в лесах горных и депрессионно-равнинных районов; в единичных экземплярах найден на Б (в. ств. III).

*Phellinidium ferrugineofuscus* (P Karst.) Fiasson & Niemelä — в единичных экземплярах найден на Е (в. ств. II, III, IV), К (в. ств. III) в ельниках мелкотравном и высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 53, 112, 113).

\*) *Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto

*P. cinereus* (Niemelä) M. Fisch. — довольно часто встречается на отпаде Б в лесах горных и депрессионно-равнинных районов. Развивается также на стволах перестойных или поврежденных растущих деревьев.

*P. hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat. — изредка встречается на растущих деревьях и отпаде П (в. ств. II, III, пень II, III) в темнохвойных лесах (кв. 45, 112, 113, 123, 140).

*P. igniarius* (L.: Fr.) Quéf. — встречается на отпаде и растущих деревьях Ив, Р (ж. д., в. ств. II, III, сух. II, III), в пойменных биотопах, в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.

*P. laevigatus* (P Karst.) Bourdot & Galzin — изредка встречается в единичных экземплярах на отпаде Б (в. ств. I, II, III, в. ветвь II, III, сух. II, III) в темнохвойных и производных лесах горных.

*P. lundellii* Niemelä — найден в единичных экземплярах на Б (в. ств. II, III, сух. II) в ельниках мелкотравно-зеленомошном и высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 45, 125).

*P. nigrolimitatus* (Romell) Bourdot & Galzin — найден в единичных экземплярах на Е (в. ств. IV) в ельнике высокоотравно-крупнопоротниковом (кв. 112).

*P. tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & Borisov — часто встречается на стволах растущих деревьев и сухостое Ос в лесах горных и депрессионно-равнинных районов.

*P. weirii* (Murrill) Gilb. — найден в единичном экземпляре на Е (в. ств. V) в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 99).

*Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson & Niemelä — регулярно в единичных экземплярах встречается на отпаде Е, К (в. ств. II, III, пень II, III) в темнохвойных и производных лесах.

*P. conchata* (Pers.: Fr.) Fiasson & Niemelä — найден в единичных экземплярах на Ив и Ч (в. ств. III, сух. II, III) в пойме р. Медвежка и в ельнике высокотравно-крупнопоротниковом (кв. 51, 52, 123, 125).

*P. pini* (Brot.: Fr.) Murrill — изредка встречается на стволах растущих деревьев (С, К) и отпаде (С, К: сух. II, в. ств. II, III, пень II, III) в лесах низкогорных и депрессионно-равнинных районов.

#### Пор. Agaricales

Сем. *Tricholomataceae* Heim ex Pouz. nom. cons. prop.

*Armillaria borealis* Marxmüller & K Korhonen — часто встречается на отпаде Б, Е, П (в. ств. II, III, IV). Развивается также на корнях и в комлевой части живых деревьев (Б, Е, П).

\*) *Merismoides anomalus* (Pers.: Fr.) Sing.

*Panellus mitis* (Pers.: Fr.) Sing. — часто встречается на отпаде П, Е, К (в. ств. II, III) ранних этапов деструкции в темнохвойных лесах.

*P. serotinus* (Schrab.: Fr.) Kühn. — встречается на П, Р (в. ств. II, III) на ранних этапах деструкции древесины в темнохвойных лесах. Описан на Ол\*).

*P. stypticus* (Bull.: Fr.) Karst. — встречается на Б (в. ств. II, III, IV) в темнохвойных и производных лесах.

#### Сем. *Strophariaceae* Sing. & Smith

\*) *Pholiota aurivellus* (Batsch.: Fr.) Kumm.

*P. squarrosa* (Weig.: Fr.) Kumm. — встречается на Б, Ив, Р, Ч (ж. д., сух. II, III, в. ств. III) в пойменных биотопах, темнохвойных и производных лесах.

#### Примечания.

1. Вид субстрата: ж. д. — живое дерево, в. ств. — валежная ветвь, в. ств. — валежный ствол, сух. — сухостой.
2. Стадии деструкции древесного субстрата — I, II, III, IV, V.
3. Виды древесных растений: Б — береза (*Betula pubescens*), Е — ель (*Picea obovata*), И — *Salix* sp., К — кедр (*Pinus sibirica*), Ол — ольха (*Alnus incana*); Ос — осина (*Populus tremulae*), П — пихта (*Abies sibirica*), С — сосна (*Pinus silvestris*), Р — рябина (*Sorbus aucuparia*), Ч — черемуха (*Padus avium*).
4. \*) Сведения приводятся по данным В. А. Мухина и Н. В. Ушаковой (2001).

Таким образом, в представленной наибольшим количеством видов и, следовательно, наиболее изученной группе ксилотрофных полипоровых (или трутовых) грибов, найденных в лесах охраняемой территории Висимского заповедника, к настоящему времени насчитывается 105 видов из 10 порядков, 15 семейств, 45 родов (табл. 1).

Таблица 1

### Систематическая структура биоты трутовых грибов лесных экосистем Висимского государственного природного биосферного заповедника

| Семейство, род           | Количество видов | Семейство, род         | Количество видов |
|--------------------------|------------------|------------------------|------------------|
| <b>Rigidopora</b>        |                  | Fomitopsidaceae        |                  |
| <i>Climacocystis</i>     | 1                | <i>Antrodia</i>        | 5                |
| <i>Oxyporus</i>          | 3                | <i>Fomitopsis</i>      | 3                |
| <i>Rigidoporus</i>       | 1                | <i>Gloeophyllum</i>    | 3                |
| <b>Chaetoporellaceae</b> |                  | <i>Piptoporus</i>      | 1                |
| <i>Antrodiella</i>       | 2                | <b>Perenniporaceae</b> |                  |
| <i>Diplomitoporus</i>    | 2                | <i>Heterobasidium</i>  | 1                |
| <i>Skeletocutis</i>      | 5                | <i>Perenniporia</i>    | 2                |
| <b>Steccherinaceae</b>   |                  | Ganodermataceae        |                  |
| <i>Irpex</i>             | 1                | <i>Ganoderma</i>       | 2                |
| <i>Steccherinum</i>      | 2                | <b>Coniophoraceae</b>  |                  |
| <i>Trichaptum</i>        | 3                | <i>Parmastomyces</i>   | 1                |
| <b>Bjerkanderaceae</b>   |                  | Inonotaceae            |                  |
| <i>Bjerkandera</i>       | 1                | <i>Inocutis</i>        | 1                |
| <i>Ceriporiopsis</i>     | 3                | <i>Inonotus</i>        | 2                |
| <i>Hapalopilus</i>       | 1                | <i>Onnia</i>           | 1                |
| <i>Ishnoderma</i>        | 1                | <b>Phellinaceae</b>    |                  |
| <i>Tyromyces</i>         | 1                | <i>Fomitiporia</i>     | 1                |
| <b>Polyporaceae</b>      |                  | <i>Phellinidium</i>    | 1                |
| <i>Dichomitus</i>        | 1                | <i>Phellinus</i>       | 9                |

| Семейство, род          | Количество видов | Семейство, род       | Количество видов |
|-------------------------|------------------|----------------------|------------------|
| Polyporus               | 4                | <i>Porodaedalea</i>  | 3                |
| <b>Coriolaceae</b>      |                  | Phaeolaceae          |                  |
| <i>Cerrena</i>          | 1                | <i>Amylocystis</i>   | 1                |
| <i>Daedaleopsis</i>     | 3                | <i>Anomoporia</i>    | 1                |
| <i>Datronia</i>         | 2                | <i>Laetiporus</i>    | 1                |
| <i>Lenzites</i>         | 1                | <i>Leptoporus</i>    | 1                |
| <i>Pycnoporus</i>       | 1                | <i>Postia</i>        | 14               |
| <i>Trametes</i>         | 6                | <i>Pycnoporellus</i> | 2                |
| <b>Schizophyllaceae</b> |                  | Fomitaceae           |                  |
| <i>Gloeoporus</i>       | 2                | <i>Fomes</i>         | 1                |

Пропорции биоты трутовых грибов исследуемой территории (отношение сем.: род: вид) составляют 1: 3: 2,3. Ведущими семействами являются *Phaeolaceae* (20 видов), *Coriolaceae* (14 видов), *Phellinaceae* (14 видов), *Fomitopsidaceae* (12 видов). В них входит около 60 % всех выявленных видов. К наиболее крупным родам относятся *Postia* (14 видов), *Phellinus* (9 видов), *Trametes* (6 видов), *Antrodia* (5 видов).

В темнохвойных лесах охраняемой территории регулярно встречаются виды, характерные для естественных/девственных темнохвойных лесов, которые могут служить индикаторными при экологической оценке состояния древостоев: *Amylocystis lapponica*, *Fomitopsis cajanderi*, *Ishnoderma benzoinum*, *Perenniporia subacida*, *Postia fragilis*, *Pycnoporellus fulgens*, *Skeletocutis odora* (Мухин, 1993; Mukhin, 1993; Бондарцева, 1998).

Уникальность микобиоты темнохвойных лесов Висимского государственного природного биосферного заповедника определяется и другими реликтовыми, а также редкими во многих известных местообитаниях в России видами, найденными в исследуемом районе в единичных экземплярах: *Anomoporia myceliosa*, *Antrodia variiformis*, *Antrodiella hoehnelii*, *Ceriporiopsis aneirina*, *C. mucida*, *C. resinascens*, *Climacodon pulcherrimus*, *Diplomitoporus linbladii*, *Laetiporus sulphureus*, *Leptoporus mollis*, *Parmastomyces mollissimus*, *Phellinidium ferrugineofuscum*, *Phellinus nigrolimitatus*, *P. weirii*, *Postia balsamea*, *P. floriformis*, *P. guttulata*, *P. lowei*, *P. placenta*, *Pycnoporellus alboluteus*, *Rigidoporus crocatus*, *Steccherinum collabens*, *S. nitidum*.

Некоторые из вышеперечисленных видов впервые описаны

— на Урале: *Antrodia variiformis*, *Climacodon pulcherrimus*;

— на территории Свердловской области: *Anomoporia myceliosa*, *Pycnoporellus alboluteus*, *Postia guttulata* (Николаева, 1961; Степанова-Картавенко, 1967; Бондацева, 1998; Ушакова, 2000; Ставишенко, 2001; 2002; 2003; Косолапов, 2003, 2005).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В лесных сообществах ксилотрофных грибов Висимского государственного природного био-

сферного заповедника к настоящему времени описано 168 видов дереворазрушающих грибов, относящихся к 19 порядкам, 31 семейству, 85 родам. Большинство видов (158 видов) относится к группе афиллофороидных грибов, 10 видов — к агарикоидным.

В наиболее изученной группе полипоровых или трутовых грибов выявлено 105 видов из 10 порядков, 15 семейств, 45 родов. Почти треть из них — реликтовые или редкие во многих известных местообитаниях в России. Многие реликтовые виды, характерные для темнохвойных лесных формаций, регулярно встречаются в районе исследований.

В лесных формациях Висимского заповедника найдены виды грибов, которые впервые описаны на Урале: *Antrodia variiformis*, *Climacodon pulcherrimus*.

Непороидные и дрожалковые ксилотрофные грибы в пределах исследуемой территории изучены весьма слабо. Их видовое богатство, несомненно, намного больше, чем в представленном аннотированном списке, где приведены, главным образом, достаточно распространенные виды.

*Материалы подготовлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 04-04-96107; № 04-04-96104).*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М.А. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, регидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 392 с. (Определитель грибов СССР, Порядок афиллофоровые, Вып. 2).
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. Л.: Наука, 1986. 192 с. (Определитель грибов СССР, Порядок афиллофоровые, Вып. 1).
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Косолапов Д.А. Новые находки афиллофороидных макромицетов на территории Печоро-Ильчского биосферного

- заповедника // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. Десятой молодеж. науч. конф. (15–17 апреля 2003 г.). — Сыктывкар, 2003. — С. 113–115.
- Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы окрестностей кордона Шежим-Дикост (Печоро-Ильчский заповедник) // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 14. — Сыктывкар, 2005. — С. 89–94.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232 с.
- Мухин В. А., Ушакова Н. В. Ксилотрофные базидиомицеты, развивающиеся на древесине ольхи серой в Висимском заповеднике // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Матер. науч. конф. — Екатеринбург, 2001. — С. 165–169.
- Николаева Т. А. Флора споровых растений СССР. Т. IV. Грибы (2): Ежовиковые грибы. М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1961. 434 с.
- Ставищенко И. В. Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург, 2000 а. — С. 16–30.
- Ставищенко И. В. Ксилотрофные макромицеты Висимского заповедника и колонизация ими ветровала // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000 б. — С. 94–102.
- Ставищенко И. В. Редкие афиллофоровые грибы Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Матер. науч. конф. — Екатеринбург, 2001. — С. 190–200.
- Ставищенко И. В. Редкие виды ксилотрофных грибов Вишерского заповедника // Современная микология в России: Тез. докл. первого съезда микологов России. — М., 2002. — С. 98–99.
- Ставищенко И. В. Видовой состав ксилотрофных макромицетов заповедника «Денежкин Камень» // Труды государственного заповедника «Денежкин Камень» — Екатеринбург, 2003. Вып. 2. — С. 146–155.
- Степанова-Катавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск, 1967. (Труды // УФАИ СССР, вып. 50). 296 с.
- Ушакова Н. В. Грибы — индикаторы коренных темнохвойных лесов Урала // Экология процессов биологического разложения древесины. — Екатеринбург, 2000. — С. 6–15.
- Donk M. A. A conspectus of the families of *Aphylophorales* // Persoonia. 1964. Vol. 3, part 2. P. 199–324.
- Mukchin V. A. Rare species of wood-decaying fungi from the West Siberian Plain // Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation / Royal Botanic Gardens. Kew, 1993. P. 139–145.
- Nordic Macromycetes / Editors L. Hansen & H. Knudsen. Vol. 2. (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). Copenhagen: Nordsvamp, 1992. 474 p.
- Nordic Macromycetes / Editors L. Hansen & H. Knudsen. Vol. 3. (Heterobasidioid, Aphylophoroid and Gasteromycetoid Basidiomycetes). Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European Polypores. Oslo: Fungiflora, 1993. P. 1: Abortiporus — Lindtneria. 387 p.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European Polypores. Oslo: Fungiflora, 1994. P. 2: Meruliopsis — Tyromyces. P. 388–743.

### Сравнительный анализ морфометрической и репродуктивной структуры популяций жужелицы *Pterostichus Melanarius* ill. в условиях Висимского и Волжско-Камского заповедников

Р. А. Суходольская<sup>1</sup>, Н. Л. Ухова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Институт экологии природных систем АН Респ. Татарстан, [sukhodol@ineps.antat.ru](mailto:sukhodol@ineps.antat.ru)

<sup>2</sup> — Висимский государственный природный заповедник, [visim@krv.ekt.usi.ru](mailto:visim@krv.ekt.usi.ru)

Каждая популяция обладает уникальным генотипом и оригинальной структурой, которые определяют особенности ее функционирования и динамики. Как известно (Яблоков, 1980), для изучения популяционной структуры используются разные методы. Основными среди них являются генетический и биохимический, которые, к сожалению, оказываются длительными, трудоемкими и дорогими, вследствие чего, несмотря на свою надежность, продолжают оставаться недоступными для большинства видов. Чаще всего для предварительного анализа популяций с успехом применяются более доступные частные методы — эколого-географический, включающий самые общие сведения о пространственной и структурно-функциональной организации вида

(Зуев, Чесалин, 2005), а также анализ фенотипических признаков в популяции, динамика которых отражает ее адаптивную стратегию (Бельская, 2005). Использование фенотипических и, в частности, морфометрических признаков позволяет оценить степень антропогенного воздействия на популяцию (Савинов, 1990, 1994; Бутовский, Гонгалский, 1998; Гринько, 2002).

Целью наших исследований был анализ морфометрической и половой структуры популяций жужелицы *Pterostichus melanarius* (Птеростих обыкновенный). Жужелицы относительно давно являются излюбленным объектом биоиндикационных исследований, поскольку, являясь, в основном, хищниками занимают верхние трофические ярусы и влияние кормовой базы на динамику их популя-



ции сводится к минимуму. К тому же в популяциях карабидов часто четко представлен полиморфизм окраски и скульптуры, что позволяет использовать эти признаки в ходе оценки стабильности развития той или иной выборки жуков (Савинов, Кюгерян, 2000; Захаров, Чубанишвили, 2001; Емец, 1984, 1985). Птеростих обыкновенный — массовый, широко распространенный вид, зоофаг, обитатель поверхностного слоя почвы (аккумулирующего поллютанты в загрязняемых ценозах), участвует в важнейших для наземных экосистем процессах трансформации, миграции веществ. Это позволяет использовать его в качестве биоиндикатора, способного в значительной степени интегрально характеризовать биотопы. Место сбора жуков в нашем случае — два биотопа в одинаковой растительной формации (лиственный лес), не подвергающиеся явному антропогенному воздействию, но расположенные в разных частях ареала *P. melanarius*: выборки были отловлены в Раифском участке Волжско-Камского государственного заповедника (Республика Татарстан) и в Висимском заповеднике (Свердловская область).

Методика работы. Жуков ловушками Барбера в течение вегетационного сезона, дифференцировали по полу и проводили индивидуальный обмер 6 мерных признаков — длина надкрыльев — расстояние по шву от середины бортика до вершины, ширина надкрыльев — расстояние между плечевыми углами, длина переднеспинки — расстояние по средней линии от основания до вершины, ширина переднеспинки — ширина основания, длина головы — расстояние от шеи до верхней губы, расстояние между глазами. Далее в тексте все анализируемые признаки кодируются своими символами: соответственно по тексту — А, Б, В, Г, Д, Е (А — длина надкрыльев, Б — ширина надкрыльев, В — длина переднеспинки, Г — ширина переднеспинки, Д — длина головы, Е — расстояние между глазами). В выборке из Висимского заповедника определяли отдельно ширину правого и левого надкрыльев для анализа флуктуирующей асимметрии. В этой же выборке подсчитывали количество продольных борозд (этот признак кодируется далее в тексте буквой Ж) на каждом надкрылье в тех же целях. Следующие признаки вычислялись как индексы, характеризующие габитус отдельных органов жука (А/Б — габитус

надкрыльев, В/Г — габитус переднеспинки, Д/Е — габитус головы); общую длину тела (О) — вычисляли путем сложения значений длин надкрыльев, переднеспинки и головы. Результаты обработаны в стандартных программах, отдельно для самок и самцов каждой из популяций. При сравнении статистических параметров пользовались коэффициентом Стьюдента. В общей сложности проанализировано около 500 особей.

Были получены следующие результаты.

Сравнение метрических признаков у самок. В таблице 1 даны значения коэффициента Стьюдента при сравнении соответствующих признаков у самок и самцов в отдельности, отловленных в Раифском участке ВКГЗ и Висимском заповеднике. Видно, что практически по всем мерным значениям самки *P. melanarius* из популяции ВКГЗ больше, чем самки из Висимского заповедника. По величине изменчивости мерных признаков статистически достоверные различия между ними регистрируются только по двум признакам. Этого нельзя сказать, если провести подобное сравнение между самцами исследованных популяций. В данном случае достоверные различия наблюдаются только по размерам надкрылий, и, соответственно, по общей длине тела. Достоверны также различия по индексу, характеризующему отношение длины надкрыльев к их ширине, он больше в Висимской популяции, то есть самцы здесь имеют расширенный габитус элитр, что имеет (по литературным данным) приспособительное значение (Гринько, 2002). Изменчивость мерных признаков в популяции ВКГЗ статистически достоверно больше практически по всем проанализированным признакам. Таким образом, анализ метрической изменчивости в сравниваемых популяциях показывает, что по размерам самки, обитающие в ВКГЗ гораздо крупнее, а самцы из Висимского заповедника имеют повышенную изменчивость мерных признаков.

Обратимся к анализу репродуктивной структуры в этих популяциях. Соотношение полов в ВКГЗ явно сдвинуто в пользу самцов и составляет 93/180 (1/2), в Висимском заповеднике этот показатель в популяции *P. melanarius* составил 96/106, то есть соотношение полов практически оптимально — равновесно.

Таблица 1

**Значение коэффициентов Стьюдента при сравнении разных выборок из популяций *P. melanarius***

| Признаки   | А    | Б    | В    | Г    | Д     | Е    | А/Б  | В/Г  | Д/Е   | О     | Ж    |
|--|------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|-------|------|
| <b>ВКГЗ сравнение самки/ самцы</b>                 |      |      |      |      |       |      |      |      |       |       |      |
| по средним   | 9,35 | 8,34 | 3,45 | 7,17 | 17,70 | 2,20 | 1,85 | 3,26 | 14,41 | 12,84 |      |
| по Cv  | 1,67 | 0,87 | 0,61 | 1,16 | 10,48 | 2,45 | 4,57 | 3,80 | 10,92 | 1,45  |      |
| <b>Висимский заповедник сравнение самки/ самцы</b> |      |      |      |      |       |      |      |      |       |       |      |
| по средним   | 6,02 | 4,49 | 4,77 | 1,90 | 4,48  | 3,48 | 7,13 | 0,30 | 0,06  | 0,20  | 2,16 |
| по Cv  | 1,62 | 1,25 | 1,49 | 1,21 | 0,60  | 1,73 | 1,78 | 0,57 | 0,65  | 2,66  | 1,82 |

| Признаки   | А     | Б     | В    | Г     | Д     | Е    | А/Б   | В/Г  | Д/Е   | О     | Ж |
|--|-------|-------|------|-------|-------|------|-------|------|-------|-------|---|
| <b>Самцы сравнение ВКГЗ / Висимский заповедник</b> |       |       |      |       |       |      |       |      |       |       |   |
| по средним   | 3,40  | 3,50  | 0,63 | 0,69  | 0,09  | 0,20 | 2,95  | 0,09 | 0,59  | 3,39  |   |
| по Cv  | 3,59  | 1,55  | 0,24 | 1,94  | 15,00 | 3,73 | 5,47  | 1,83 | 11,60 | 3,03  |   |
| <b>Самки сравнение ВКГЗ / Висим</b>                |       |       |      |       |       |      |       |      |       |       |   |
| по средним   | 11,60 | 20,69 | 8,52 | 10,90 | 15,10 | 0,29 | 14,74 | 2,22 | 15,77 | 13,31 |   |
| по Cv  | 0,16  | 1,82  | 0,93 | 1,15  | 1,34  | 0,69 | 3,14  | 6,17 | 0,41  | 0,42  |   |

По литературным данным сдвиг полового индекса в пользу самцов говорит о напряженной экологической ситуации в месте обитания популяции. Об этом свидетельствует и значение полового диморфизма в сравниваемых популяциях. Вообще половой диморфизм определяется как разность средних значений соответствующих признаков между самками и самцами. Из приведенного выше анализа видно (табл.1), что практически по всем мерным признакам самки в ВКГЗ статистически достоверно больше самцов, чего не наблюдается в Висимском заповеднике. Обобщенное значение полового диморфизма, вычисленное как среднее по всем исследованным признакам, представлено в табл. 2. Видно, что и оно в популяции ВКГЗ больше, чем в висимской популяции.

Таблица 2

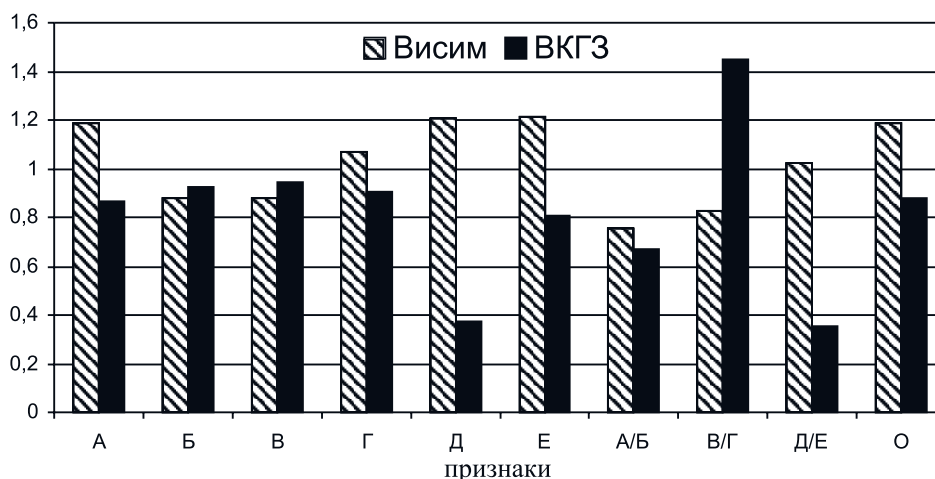
#### Обобщенные значения полового диморфизма и дисперсии полов в исследованных популяциях *P. melanarius*

| Местообитания        | Половой диморфизм | Дисперсия полов |
|----------------------|-------------------|-----------------|
| Висимский заповедник | 0.16              | 1.04            |
| ВКГЗ                 | 0.40              | 0.81            |

В табл. 2 представлены также данные по дисперсии полов, вычисляемой как отношение объема изменчивости по исследуемым признакам у самок к таковому — у самцов. Чисто математически эта величина будет меньше, если увеличен объем

изменчивости у самцов по сравнению с самками той же популяции. Усредненные значения по всем исследованным признакам показывают, что дисперсия полов в популяции ВКГЗ меньше, по сравнению с висимской, то есть если сравнивать самок и самцов внутри биотопа, мы получаем, что самцы, обитающие в ВКГЗ гораздо более изменчивы по отношению к тем же самкам, чем это наблюдается в Висиме. На рис. 1 представлены конкретные данные по дисперсии полов в исследованных популяциях. Видно, что значения этого параметра в популяции ВКГЗ, как правило, ниже соответствующих в висимской популяции.

Таким образом, сравнительный анализ репродуктивной структуры в популяциях *P. melanarius*, обитающей в ВКГЗ и Висимском заповеднике дал результат: в популяции ВКГЗ больше значения полового диморфизма, меньше значения дисперсии полов и соотношение полов сдвинуто в пользу самцов. По литературным данным превалирование по численности самцов в популяции говорит об экологическом неблагополучии. Еще больше этот тезис усиливается, если принять к сведению работы В. А. Геодакяна (Геодакян, 1974, 1991, 1998а, 1998б): в суровых условиях среды, когда усиливается необходимость в экологической пластичности растет разница между самками и самцами (увеличивается половой диморфизм), растет изменчивость в «самцовой» части популяции. Ориентируясь на эти работы, можно, по-видимому, предположить, что условия обитания в Висимском заповеднике более благоприятны для жуелицы *P. melanarius*, чем в Волжско-Камском запо-

Рис. 1. Дисперсия полов по мерным признакам в популяциях *P. melanarius*.

веднике. Естественно, в идеале следует повторить анализ в следующие вегетационные сезоны, так как выборка в 500 особей не является абсолютно репрезентативной, то есть следует учитывать сборы нескольких сезонов. Однако уже сейчас можно выдвинуть несколько факторов экологического неблагополучия в ВКГЗ: участок, где обитает исследованная популяция, пересекает достаточно широкое шоссе с интенсивным автомобильным движением; рядом с этим участком заповедника расположено крупное производственное объединение по производству полиэтилена; микроклимат в этом участке холоднее, по сравнению в остальными прилегающими участками. Насколько верны наши предположения, покажут дальнейшие исследования. Однако сам факт того, что в татарстанской популяции существует гораздо большая разница между самками и самцами, наводит на мысли об ее экологическом неблагополучии. Рост морфологической изменчивости в целом по популяции при усиленном антропогенном воздействии отмечают ряд авторов, которых мы цитировали в начале статьи. Причем с усилением пресса эта изменчивость начинает суживаться, что объясняется ужесточением стабилизирующего отбора и еще и тем, что не все особи могут выживать и приспособливаться к данному загрязнению (Сапунов, 1984; Ковылина, 1999). В нашем случае интересны работы, где на других объектах, помимо жужелиц, показано увеличение значений именно полового диморфизма в популяциях беспозвоночных, находящихся в экологически неблагополучной ситуации. Так, Е.Ю. Захарова (2003) на примере двух видов бархатниц показала, что в зоне влияния медеплавильного комбината размер пятен на крыльях у самок увеличивается, а у самцов, наоборот уменьшается, по сравнению с буферной зоной и контролем, причем самцы в импактной зоне гораздо мельче самок, по сравнению с популяцией контроля. Стоит также упомянуть работы, где объектом исследования была жужелица *Pterostichus oblongopunctatus* F. Методика исследования включала анализ фенотипического разнообразия судя по числу морф надкрыльев. В одном исследовании (Бельская, 2005) показано, что в не характерных для этой жужелицы биотопах возрастает фенотипическое разнообразие именно у самцов; в то же время Р.О. Бутовский с соавторами показали, что в течение двух сезонов именно самцы отличались повышенным фенотипическим разнообразием (повышенное среднее число морф на одну особь), которое не было связано с уровнем рекреационной нагрузки (Бутовский, Гонгальский, 1998).

И еще одно дополнение по поводу стабильности популяции *P. melanarius*, обитающей в Висимском заповеднике. В последнее время принято оценивать популяции по стабильности развития особей (Захаров, 1987). Анализ, проведенный отдельно для самок и самцов, по таким параметрам,

как ширина левого и правого надкрыльев и число бороздок на каждом надкрылье, дал результат, представленный в табл. 3.

Данные таблицы показывают, что асимметричных особей в выборке самок, по сравнению с выборкой самцов больше, причем по признаку ширины надкрыльев эта разница статистически достоверна.

Таблица 3

#### Число асимметричных особей (%) в популяции *P. melanarius*

|                       | По ширине надкрылий | По количеству бороздок |
|-----------------------|---------------------|------------------------|
| самки                 | 24.36±4.1           | 8.97±2.8               |
| самцы                 | 10.28±2.8           | 4.67±2.1               |
| Коэффициент Стьюдента | 2.77                | 1.25                   |

Проведенное исследование можно назвать первым шагом в выборе биоиндикаторов состояния среды. Судя по морфометрической и половой структуре популяций можно предполагать, что условия обитания *P. melanarius* в Висимском заповеднике более благоприятны, чем в Волжско-Камском. Чтобы выяснить, насколько это определяется антропогенным прессом и загрязнением среды, следует, естественно провести сравнительный анализ популяций других видов карабид, доминирующих в исследованных нами биотопах.

А если дополнить исследования на популяционном уровне анализом структуры сообществ жужелиц (и не только их), можно выделить биотический компонент в их динамике (конкуренция, мутуализм и т.д.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бельская Е. А. Половая и фенотипическая структура популяции *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) в окрестностях среднеуральского медеплавильного завода // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара (Н. Новгород, 11–15 апреля 2005 г.). – Н. Новгород, 2005. С. 35.
- Бутовский Р. О., Гонгальский К. Б. Использование морфометрических параметров популяции для оценки уровня антропогенного воздействия // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. – М.: Наука, 1998. С. 308–313.
- Геодакян В. А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журнал общей биологии. Т. XXXV, № 3. 1974. С. 376–385.
- Геодакян В. А. Об эволюционной близорукости экологических концепций // Теория эволюции: наука или идеология? Труды XXV Люблинских чтений. Ценологические исследования. Седьмой выпуск. МОИП Центр системных исследований, – Москва-Абакан, 1998 б. С. 244–249.

- Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом // Генетика. 1998 а. Т.34. № 8. С. 1171–1184.
- Геодакян В. А. Эволюционная теория пола // Природа. № 8. 1991. С. 60–69.
- Гринько Р. А. Экологическая структура популяций жужелиц (Coleoptera, Carabidae) зональных и интразональных экосистем при разной степени их изоляции // Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. — Нижний Новгород, 2002. 189 с.
- Емец В. М. Динамика фенотипического состава и уровня асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго в популяции *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) на рекреационной территории // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 2. С. 218–221.
- Емец В. М. Многолетняя динамика показателей изменчивости группировок имаго жужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera, Carabidae) по полиморфному признаку (число ямок на надкрыльях) на рекреационном и малопосещенном участках дубравы // Энтомологическое обозрение. 1985. Т. 64, № 1. С. 85–88.
- Захаров В. М. Асимметрия животных. — М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В. М., Чубиншвили А. Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. — М.: Центр экологической политики России, 2001. С. 148.
- Захарова Е. Ю. Популяционная изменчивость *Coenonympha arcania* и *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) в условиях выбросов медеплавильного завода // Матер. II Международной конференции «Разнообразии беспозвоночных животных на Севере», 17–22 марта 2003 г., Сыктывкар, Республика Коми. — Сыктывкар, 2003. С. 28.
- Зуев Г. В., Чесалин М. В. Популяционный подход к изучению черноморского шпрота как основа развития его устойчивого промысла // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара (Н. Новгород, 11–15 апреля 2005 г.). — Н. Новгород, 2005. С. 123.
- Ковылина Н. В. Использование озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) для оперативной индикации техногенного загрязнения водоемов // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. — Волгоград, 1999. 16 с.
- Савинов А. Б. Внутрипопуляционная изменчивость *Cicadella viridis* L. (Homoptera, Cicadellidae) в условиях антропогенной трансформации наземных экосистем // Эколого-генетические исследования устойчивости и продуктивности популяций. — Нижний Новгород, 1990. С. 13–21.
- Савинов А. Б. Анализ фенотипической изменчивости в группировках *Chorthippus Fieb.* (Orthoptera) (с целью биоиндикации наземных экосистем) // Животные в природных экосистемах. — Нижний Новгород, 1994. С. 75–83.
- Савинов А. Б., Кюгерян К. К. Биомониторинг наземных экосистем по состоянию популяций жужелицы *Pterostichus niger* Schall. Чтения памяти профессора В. В. Стачинского. Вып. 3. — Смоленск, 2000. С. 248–251.
- Салунов В. Б. Влияние аналога ювенильного гормона на изменчивость у тлей // Энтомологическое обозрение. — Л., 1984. Т. LXIII, № 2. С. 231–235.
- Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. — М., 1980. 135 с.

## Численность и структура населения почвенной мезофауны на начальных стадиях ветровальных и послепожарных сукцессий в пихто-ельниках Висимского заповедника

Н. Л. Ухова

Висимский государственный природный заповедник, [visim@krv.ekt.usi.ru](mailto:visim@krv.ekt.usi.ru)

В Висимском заповеднике в результате катастрофического ветровала 6 июня 1995 г. и пожара 16–21 июня 1998 г. возникли ветровальные и гаревые биогеоценозы, представляющие интерес с точки зрения изучения сукцессионных процессов в заповеднике. С биогеоценологической точки зрения при массовом ветровале гибель древостоя ведет к формированию особых сообществ — буреломов и буревалов. Микроклимат таких участков близок к сообществам вырубков. После уничтожения древесного яруса на участках ветровалов, как и на вырубках, резко увеличивается доступ солнечной радиации, возрастает прогреваемость воздушного приземного слоя и почвы, усиливается воздействие ветра. Сильному воздействию подвергается почвенный компонент биогеоценозов. В почву поступает значительно больше влаги, т.к. не задерживается кронами падающая на почву влага и перестает дей-

ствовать мощный «насос» транспирации древостоя (Скворцова, Уланова, Басевич, 1983). Лесной пожар оказывает на почвенных беспозвоночных и прямое, и опосредованное влияние. Первое связано с выгоранием подстилки и гумусового горизонта почвы, уничтожением почвенных обитателей и наземной растительности. Второй, более длительный эффект, обусловлен, как и на ветровалах, изменившимися гидротермическими, почвенными условиями, которые по мере развития растительности и накопления подстилки восстанавливаются (Потапова, 1981; Гончарук и др., 1999).

Нами через месяц после ветровала и пожара было начато изучение почвенной мезофауны на ветровале и гари по ветровалу пихто-ельника высокоотравно-папоротникового (Ухова, 1999; Ухова и др., 1999). Осенний аспект структуры населения мезофауны подстилки в первые два постветровальных года



и первичнопирогенное сообщество герпетобионтных беспозвоночных в Висимском заповеднике описан С. Л. Есюниным с соавторами (2000, 2001а, 2001б). В последующие годы наблюдения за изменениями комплексов почвенной мезофауны нами были продолжены и некоторые результаты были изложены в коротких публикациях (Беляева и др., 2002; Ухова, 2005 и др.). В данной статье продолжается рассмотрение послеветровальных и послепожарных сукцессий комплексов почвенной мезофауны пихто-ельника высокотравно-папоротникового.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществлялся в ветровальном (ПЗП-2), сторевшем (гарь, ПЗП-20) и сохранившемся (пихто-ельник контрольный, ПЗП-19) участках пихто-ельника высокотравно-папоротникового, коренного. Все пробные площади расположены в выделе 1 в 101 кв. Висимского заповедника (по лесоустройству 1986 г.).

Состав древостоя в пихто-ельнике 4Е1ПЗЕ2П+К+Б, почвы бурые горно-лесные типично слабокаменистые средне- и тяжелосуглинистые. В подлеске господствует малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), единично встречается бузина сибирская (*Sambucus sibirica* Nakai). Доминантами кустарничково-травяного яруса являются щитовник расширенный (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A Gray), вейник тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata* Trin), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) и звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum* L.). Площадь сохранившегося участка около 1000 га, окружен гарью, ветровальными участками пихто-ельников и разновозрастными березняками.

На ветровальном участке и в пихто-ельнике почвы идентичны. Ветровал и бурелом на выделенной нами пробной площади составляет 100 %, подрост хорошо выражен и образован пихтой высотой до 3 м, в подлеске обычны бузина сибирская, малина обыкновенная, жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.). В год катастрофы структура травянистой растительности не менялась, с 1996 г. началось уменьшение доли участия лесных видов: щитовника расширенного, звездчатки дубравной, кислицы обыкновенной, увеличилось обилие вейников тупочешуйного и Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.), с 1998 г. доля участия вейников превысила 50 % (Беляева, в настоящем сборнике).

На гарь разреженный ветровалом древесный ярус, а также подлесок были полностью уничтожены огнем. Нижние ярусы характеризовались двумя типами послепожарных биотопов (по классификации Т. А. Комаровой (1993)): 1) с сильной интенсивностью выгорания — уничтожены растения и подстилка, но не поврежден гумусовый горизонт; 2) с очень сильной интенсивностью выгорания — полностью уничтожены растительность

и подстилка, поврежден гумусовый слой с образованием «корки спекания». Несмотря на это уже в год пожара на гарь наблюдалось активное семенное и вегетативное возобновление малины обыкновенной, шиповника иглистого (*Rosa acicularis* Lindl.) недотроги обыкновенной (*Impatiens noli-tangere* L.). В 1999 г. растительность изучаемой гарь была еще относительно разреженной. В 2000 г. сформировался густой растительный покров, где доминировали иван-чай узколистый (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), вейники тупочешуйный и Лангсдорфа, малина обыкновенная и сахалинская (*Rubus sachalinensis* Levl.). В последующие годы эта структура растительности сохранялась.

Почвенно-зоологические пробы размером 15x15 см брали на глубину 20 см, разбирали на месте за переносным лабораторным столиком. Жужелиц дополнительно отлавливали с помощью почвенных ловушек с конца мая по середину сентября ежегодно. Ловушки представляли собой полулитровые стеклянные банки на треть наполненные фиксатором. За период работ было разобрано около 2000 почвенно-зоологических проб, обработано 15876 экз. беспозвоночных. Почвенными ловушками отработано 26620 ловушко-суток, обработано 16750 экз. жужелиц. При разделении собранных видов жужелиц на экологические группы по предпочитаемому биотопу, отношению к влажности, фенологическим группам и жизненным формам мы руководствовались литературными источниками и собственными наблюдениями (Шарова, 1971, 1981, 1982; Грюнталь, 1987; Воронин, 1999). Автор выражает искреннюю признательность Р. Ю. Дудко и Д. Е. Ломакину за помощь в определении жужелиц.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В разные годы и сезоны изучаемого периода в коренном пихто-ельнике плотность почвенной мезофауны колебалась от 238 до 552 экз./кв. м и определялась, по-видимому, естественными причинами. Из двух рассмотренных нами факторов, температура и осадки, ход кривой динамики плотности максимально соответствует ходу кривой суммы эффективных температур, где за условный порог развития мы приняли +10°C (рис. 1).

Диапазон изменения плотности в нарушенном ветровалом пихто-ельнике близок к контрольному: от 244 до 578 экз./кв. м. Ход ее динамики также мало отличается от контрольного пихто-ельника, только на ветровале амплитуды колебаний более значимы, при этом сезонные колебания более выражены. В год ветровала в июле месяце плотность мезофауны была в два раза ниже, чем в пихто-ельнике (критерий Стьюдента — 6,25), осенью того же года эти показатели уже были очень близки (критерий Стьюдента — 0,70). В 1996 г. суммарная плотность почвенных беспозвоночных была еще не-

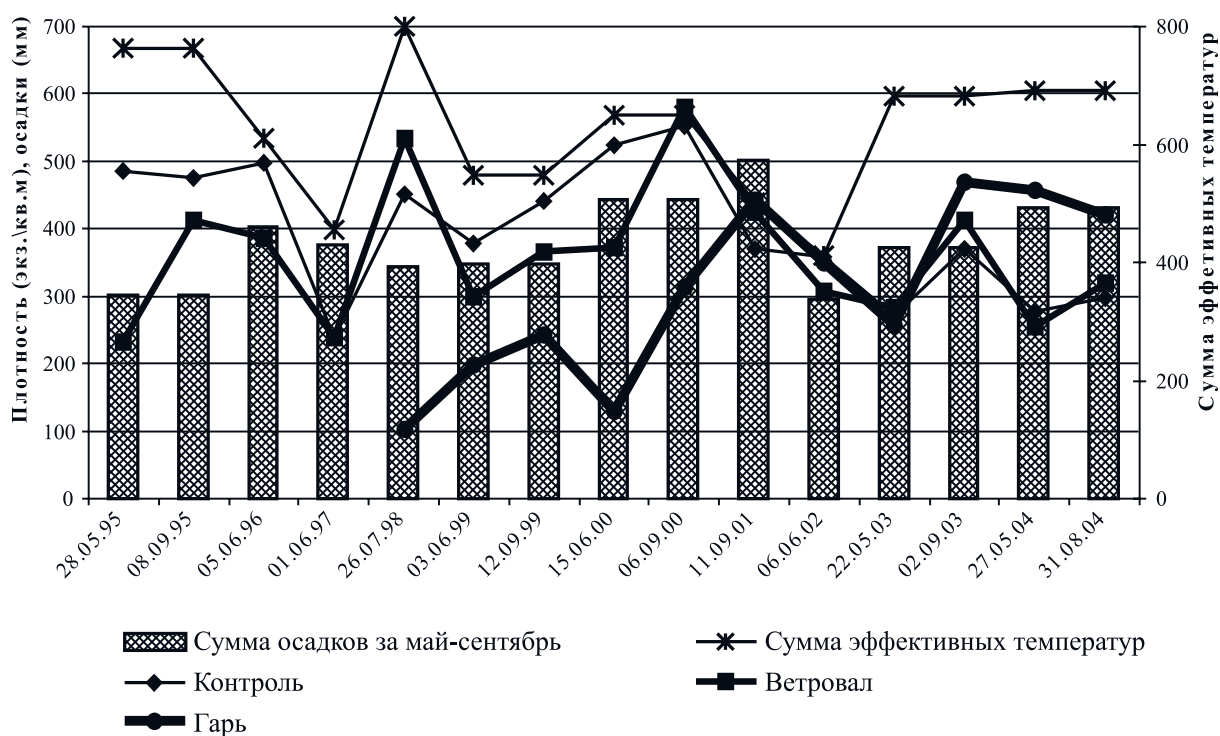


Рис. 1. Динамика показателей плотности почвенной мезофауны в пихто-ельнике, на ветровале и гари и погодных факторов по данным метеостанции «Висим»

сколько ниже, чем в пихто-ельнике, а с 2000 г. они различались незначительно. На выгоревшем участке через месяц после пожара мы обнаружили, что плотность почвенного населения в целом в 4,5 раза ниже, чем в контроле и более 5 раз, чем на ветровале. Ход ее динамики резко отличается от таковых в контрольном пихто-ельнике и его ветровальном участке. На гари с первого же года после пожара происходило повышение численности (с резкими сезонными колебаниями), а в 2001 г., на третий послепожарный год, общая численность почвенной мезофауны на гари была даже выше, чем в коренном пихто-ельнике. Весной четвертого года произошло незначительное ее снижение, гарь и контроль по этому показателю почти выровнялись. С 2001 г. по весну 2003 г. показатели общей плотности этих беспозвоночных на гари и пихто-ельнике по критерию Стьюдента достоверно не различались ( $t_{st}$  от 0,25 до 1,51) с осени 2003 г. плотность на гари была достоверно выше.

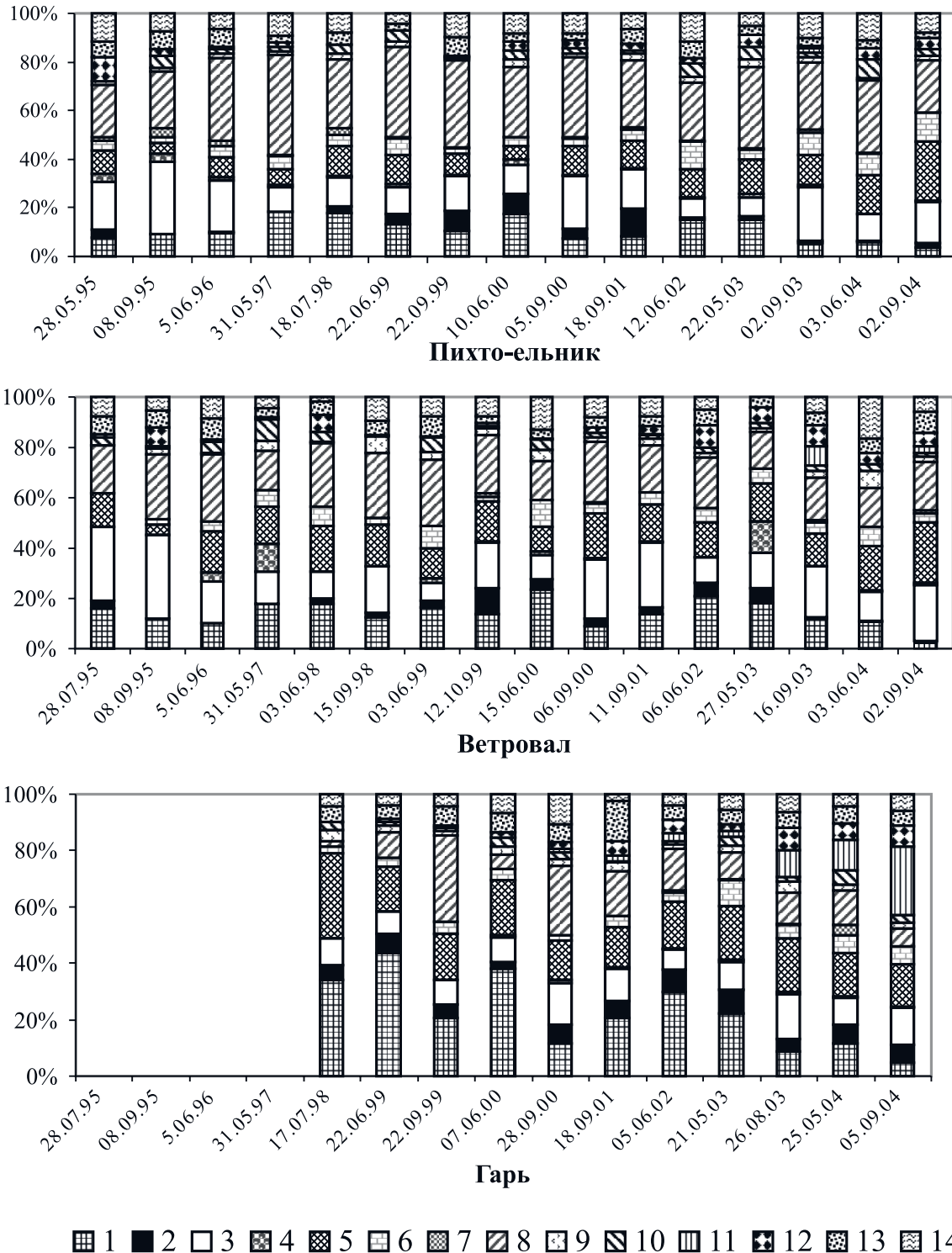
Численность почвенной мезофауны гари с одной стороны и пихто-ельника и ветровала с другой проявляют противоположную зависимость от количества тепла и влаги. Для последних двух биотопов мы обнаружили положительную корреляцию ( $r = +0,46; +0,60$ ) с суммой эффективных температур и для пихто-ельника слабую отрицательную с суммой осадков за май-сентябрь ( $r = -0,03$ ). На гари наоборот суммарная плотность почвенной мезофауны имеет положительную связь с суммой выпавших осадков за май-сентябрь ( $r = +0,46$ ) и отрицательную с суммой эффективных температур ( $r = -0,36$ ). Коренные темнохвойные

леса Висимского заповедника характеризуются своим гидротермическим режимом по сравнению с открытыми ландшафтами: им свойственно общее снижение количества тепла в вегетационные сезоны и повышенная влажность воздуха (Зубарева, Горячев, 1981а, 1981б). Мы и ранее отмечали, что в условиях отсутствия длительных засух, каковые на Урале происходят редко, в горно-таежных лесах Висимского заповедника почвенные беспозвоночные испытывают большую недостаточность тепла, чем влаги (Ухова, 2001). Однако, в последние два года несмотря на достаточное количество тепла и осадков численность почвенной мезофауны в коренном пихто-ельнике была относительно низкой. Возможно, причиной этому являются длительные засушливые периоды в вегетационные сезоны этих годов. По данным метеостанции «Висим» в 2003 г. количество выпавших за год осадков имело минимальное за последние 16 лет значение — 551,0 мм, а в 2005 г. — минимальное за последние 23 года значение — 463,7 мм. Летние сезоны 2003 и 2004 гг., характеризуются, относительно других лет, повышенной неравномерностью распределения осадков и высокими значениями максимальных температур. Например, в 2003 г. с 26 июня по 20 августа выпало всего 47,7 мм осадков, а в период с 25 июля по 14 августа максимальные температуры за исключением трех дней, были от +25°C до +32°C, т.е. наблюдался довольно продолжительный засушливый период при высоких среднесуточных и максимальных температурах. Весной следующего года засушливый период продолжился, в мае сумма выпавших осадков была

ниже среднемноголетних почти в два раза (1976–2004 гг.). С другой стороны, возможно, сохранившиеся после ветровала небольшие по площади участки коренных пихто-ельников, местами разреженные ветровалом и усыханием отдельных деревьев, уже не в состоянии поддерживать тот микроклимат, свойственный бывшему массиву

горно-таежных лесов Среднего Урала, представленных ранее в Висимском заповеднике.

Показатели плотности отдельных таксонов за период исследований в пихто-ельнике колебались в значительных пределах, удельное же обилие их остается относительно стабильным, межгодовые и межсезонные флуктуации менее выражены (рис. 2).



**Рис. 2.** Изменение доминантной структуры комплексов почвенной мезофауны в пихто-ельнике, на ветровале и гарь: 1–*Lumbricidae*, 2–*Enchitreidae*, 3–*Aranei*, 4–*Opiliones*, 5–*Lithobiidae*, 6–*Geophilidae*, 7–*Diplopoda*, 8–*Staphylinidae*, 9–*Carabidae*, 10–*Elateridae*, 11–*Eumolpinae*, 12– прочие жуки, 13–*Diptera*, 14– прочие беспозвоночные/

Доминантный комплекс (макротаксоны, достигающие 10% и более от плотности) составляют жуки семейства стафилинид (*Coleoptera, Staphylinidae*), пауки (*Arachnida, Aranei*), дождевые черви (*Oligochaeta, Lumbricidae*), губоногие многоножки костянки (*Chilopoda, Lithobiidae*) и землянки (*Chilopoda, Geophilidae*), (последние в доминантную группу входили весной 2002 г. и осенью 2004 г.). При этом постоянными доминантами во все годы и сезоны являлись только стафилиниды, плотность их колебалась от 64 до 183 экз./ кв. м, удельное обилие — от 22 до 41%. Плотность пауков колебалась от 20 до 118 экз./ кв. м, удельное обилие — от 8 до 22%, пауки не входили в состав доминантов весной 2002 и 2003 г. Обилие дождевых червей составило от 12 до 92 экз./ кв. м и от 4 до 18%. Из 13 учетов люмбрициды не вошли в число доминантов в 5 учетах. При этом и плотность, и доленое участие этих беспозвоночных заметно снизились с осени 2003 г., что, видимо, объясняется засушливыми периодами в летние сезоны этих годов, о чем мы уже упоминали выше. В этот период наблюдалось понижение численности люмбрицид во всех трех изучаемых биотопах. Для костянок неблагоприятные условия складывались весной 1996 и 1997 г. и осенью 1999 г. — весной 2000 г., их плотность колебалась от 16 до 72 экз./ кв. м, удельное обилие от 6 до 24%. При этом максимальные значения обилия отмечены осенью 2004 г. Плотность землянок составила от 10 до 41 экз./ кв. м, удельное обилие от 2 до 12%. В населении почвенной мезофауны коренного пихто-ельника около 60% составляли обитатели подстилки и верхнего слоя почвы: это стратобионтные формы беспозвоночных, основную массу которых представляли пауки, костянки, стафилиниды.

На ветровальном участке, как по суммарной плотности, так и по структуре доминирования, почвенная мезофауна отличается от пихто-ельника незначительно. За изучаемый период здесь, как и в пихто-ельнике, доминировали дождевые черви, костянки, пауки, стафилиниды, землянки. Дождевые черви входили в число доминантов во все годы и сезоны, кроме осени 2004 г., когда здесь, как и на других пробных площадях, наблюдалось резкое снижение плотности и удельного обилия люмбрицид. За исследуемый период плотность дождевых червей составила от 7 до 89 экз./ кв. м, удельное обилие колебалось от 2 до 27%, при этом по 1999 г. оба показателя обилия люмбрицид были выше в пихто-ельнике, а в следующий период времени — на ветровале. Повышение численности дождевых червей на ветровале, скорее всего, объясняется возросшей долей участия в травостое злаков, что сближает ветровал с луговыми биотопами. Из всех изученных биотопов в Висимском заповеднике именно на лугах наблюдается наибольшая численность дождевых червей (Ухова, 2001). Костянки на ветровале доминировали во все

учеты (10–25%), их удельное обилие всегда было выше, чем в пихто-ельнике, плотность, за исключением нескольких лет, также была выше. Плотность и удельное обилие стафилинид на ветровале все годы и сезоны были ниже, чем в пихто-ельнике и колебались соответственно от 21 до 145 экз./ кв. м и от 8 до 27%, не вошли они в доминирующий состав только весной 2003 г. Плотность пауков составила 18 до 119 экз./ кв. м, удельное обилие — от 7 до 33%. Неблагоприятным годом для пауков был, также как и в пихто-ельнике, 2002 г., кроме того, пауки не входили в число доминантов весной 1999 и 2000 годов. Землянки на ветровале доминировали только в учетах весной 2000 года. В ветровальных комплексах почвенной мезофауны в первые годы не были обнаружены сенокосцы (*Arachnida, Opiliones*), двупарноногие многоножки (*Diplopoda*), личинки двукрылых из семейств *Tipulidae, Bibionidae*, в 1996–1997 г. были несколько выше чем в пихто-ельнике плотность и удельное обилие щелкунов (*Coleoptera, Elateridae*), во все годы повышенная численность жуков *Catopidae, Iridae*.

В связи с тем, что микроклиматические условия в нарушенных ветровалом и вырубках сообщества близки, можно предположить, что почвенная мезофауна в буреломах и ветровалах испытывает воздействие аналогичное воздействию вырубки. Исследования, проведенные в сложных ельниках и рубках Марийской республики (Матвеев, 1975) показали, что численность почвенной мезофауны на рубках ниже в 1,5–2,3 раза, чем на контрольном участке. Максимум численности мезофауны лесосек на рубке 6 лет и на зарастающей лесосеке 11 лет. После рубки в ельниках Финляндии (Huhta Veikko, 1976) численность почвенных животных растет, достигая максимума в южной Финляндии на 3 год, а в северной — на 6-й. Рост численности обусловлен главным образом энхитреидами, а в южной Финляндии также дождевыми червями. На 9–13 год численность возвращается к начальному уровню. Противоречивость данных по изменению численности почвенной мезофауны в первые годы после рубки, возможно, объясняется разной степенью разрушения подстилки и верхнего почвенного горизонта в различных исследованиях. В условиях Финляндии, где технологические процессы более экологичны чем у нас, максимальное сохранение этого комплекса в первые годы после рубки не вызывает резкого снижения численности беспозвоночных обитателей подстилки (стафилиниды, пауки, литобииды). На ветровальном участке пихто-ельника в Висимском заповеднике наблюдаются аналогичные процессы. Снижение численности стафилинид по причине, видимо, разложения подстилки и уменьшения ее мощности, изменения микроклиматических условий компенсируется возрастанием численности сапрофитов почвенно-подстилочного комплекса: дождевых червей и энхитреид, возросшей численностью ли-



тобиид. Поэтому снижения численности в целом мезофауны не наблюдается, но менее благоприятные микроклиматические условия ветровала вызывают более резкие сезонные колебания численности почвенных беспозвоночных.

Весьма показательны динамические процессы изменения структуры населения беспозвоночных на гари. Контрольной точкой отсчета явилось сообщество педобионтов года пожара. Из него выпали отдельные таксоны, регистрируемые в контрольном пихто-ельнике, в оставшихся наблюдалось понижение плотности от 1,5 до 5 раз. От непосредственного влияния пожара здесь менее всего пострадали дождевые черви, энхитреиды (*Oligochaeta*, *Enchitreidae*), косянки, личинки шелкоунов и жужилиц (*Coleoptera*, *Carabidae*), хищные формы личинок двукрылых (*Diptera*). Это геобионты и стратобионты, имеющие связь с верхними слоями почвы. Суммарное относительное обилие этих групп составило более 70 % населения беспозвоночных. Из них высокую численность сохранили дождевые черви (36 экз./ кв. м) и косянки (32 экз./ кв. м), удельное обилие которых составило 34 % и 30 % соответственно. Более всего пострадали от пожара герпетобионты и подстилочные стратобионты. На гари резко снизилась численность стафилинид, пауков, не были обнаружены сенокосцы, двупарноногие многоножки, личинки двукрылых из семейств *Tipulidae*, *Bibionidae*, которые являясь сапрофагами подстилочного яруса, активно перерабатывают растительный опад.

В весенний период первого после пожара года доминантами являлись, так же как в год пожара, дождевые черви и губоногие многоножки косянки, их удельное обилие и весной, и осенью оставалось в два раза выше, чем в контроле (рис.2). Плотность косянок изменилась мало, в последующие годы у этой группы наблюдаются наиболее стабильные численность и удельное обилие (плотность колебалась от 25 до 89 экз./ кв. м, удельное обилие — от 14 % до 19 %). У дождевых червей в следующий же после пожара год плотность повысилась более чем в два раза. Этот факт объясняется повышенным участием ранних ювенильных форм червей, только что вышедших из коконов (35 %), которые в последствии значительно снижают численность по различным причинам. В последующие годы обилие лямбрицид как по плотности (от 20 до 104 экз./ кв. м), так и по процентному составу (от 5 до 44 %) испытывало значительные колебания, но всегда оставалось выше, чем в пихто-ельнике. Дождевые черви не входили в доминирующие группы только осенью 2003 и 2004 гг. Это объяснялось не только повышением численности других макротаксонов, но и снижением численности лямбрицид в эти годы из-за погодных факторов. Третьей доминантной группой осенью первого послепожарного года на гари стали стафилиниды. Наблюдалось резкое повышение плот-

ности, значение их удельного обилия выровнялось с контролем, но уже весной следующего года плотность на порядок снизилась и отличалась от пихто-ельника почти в 10 раз. Повышение численности этой группы могло происходить за счет остаточного комплекса и, скорее всего, в большей степени за счет мигрантов из соседних участков пихто-ельника, где плотность стафилинид была в этот год особенно высокой. Открытая, хорошо прогреваемая гарь могла привлечь хорошо летающих жуков, которые отличаются термо- и гигрофильностью (Тихомирова, 1973), но условия зимовки оказались крайне неблагоприятными. В послепожарные годы плотность стафилинид колебалась от 7 до 77 экз./ кв. м, доля участия в населении мезофауны — от 5 до 30 %. В течение всей своей жизни, или большую ее часть, они тесно связаны с подстилкой, поэтому численность жуков этого семейства зависит от свойств и мощности подстилки. В последующие годы развитие подстилки способствовало некоторой стабилизации численности и стафилинид, но все послепожарные годы значения плотности этих жуков на гари оставались гораздо ниже, чем в пихто-ельнике. С 2000 г. наметилась тенденция к восстановлению исходного соотношения групп в населении мезофауны: на гари вновь появились сенокосцы, личинки типулид и бибионид, а пауки стали третьей доминантной группой. С 2001 г. плотность населения пауков гари и пихто-ельника отличались незначительно, на гари значения их плотности флуктуировали от 10 до 74 экз./ кв. м, удельного обилия — от 7 до 16 %. С 2002 г. снова стали регистрироваться двупарноногие многоножки. На гари в изучаемый период в целом наблюдали однонаправленные изменения плотности, происходило повышение численности животных почти во всех таксонах. Исключение составили моллюски, эта группа по данным ряда авторов (Матвеев, 1995; Потапова, 2002) на гарях сосновых лесов совсем исчезает. На гари пихто-ельника высокотравнопапоротникового с 1998 по 2001 годы их обилие уменьшалось от 4 до 1 экз./ кв. м, и только в 2002 г. их численность повысилась.

За изучаемый период с 2000 по 2002 гг. население почвенной мезофауны гари по структуре было максимально близко с пихто-ельником, хотя с другой стороны, значительного обилия на гари к пятому году сукцессии достигали дождевые черви и косянки. В отдельные годы здесь наблюдались выше, чем в контроле, плотность и удельное обилие редких в контроле групп, либо вовсе отсутствующих там. К примеру, в почвенных раскопках 1999 г. зарегистрированы прямокрылые (*Orthoptera*), личинки листоеда падучки (*Adoxus obscurus* L.), которые в коренном пихто-ельнике нами не встречались, последний трофически связан с типичным для молодых гарей иван-чаем узколистным. В 2000 г. наблюдалась повышенная плот-

ность личинок пилильщиков, личинок и куколок чешуекрылых (*Lepidoptera*), жуков листоедов-блошек (*Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae*), мелких жуков катопид (*Coleoptera, Catopidae*), повышалось обилие *Adoscus obscurus* L. В 2001 и 2002 гг. плотность листоедов подсемейства *Alticinae*, почвенного листоеда *Adoscus obscurus* L., жуков семейства *Catopidae* еще повысилась, их общее удельное обилие достигло 7%. С осени 2003 г. на гари резко возросла численность почвенных листоедов (*Eumolpinae*), в этот период плотность *Adoscus obscurus* L. возросла от 44 до 103 экз./ кв. м, удельное обилие — от 10 до 25%. В основном за счет возросшей численности *Adoscus obscurus* L., суммарная плотность почвенной мезофауны в 2004 г. на гари стала выше, чем в пихто-ельнике.

Особенностью ранних стадий развития гари пихто-ельника высокотравно-папоротникового в Висимском заповеднике явилось раннее восстановление численности основных групп почвенной мезофауны и незначительное участие групп нехарактерных для контроля. К примеру, на гари сосновых лесов Окского заповедника общая численность почвенной мезофауны к пятому после пожара году равнялась таковой в контрольном сосняке и даже была чуть выше. Но причиной этому служило резкое повышение нехарактерных для контрольных сосняков видов: жуков пилильщиков (*Coleoptera, Byrrhidae*) и листоеда *Adoscus obscurus* L., личинки которого составляли почти половину населения (Потапова, 2002). В субарктических березовых лесах в Финляндии на 4-ый год общая плотность мезофауны на гари была

выше, чем в контроле за счет высокой численности тлей (*Homoptera, Aphidinea*) (Koronen, 1995). На гари пихто-ельников в условиях Среднего Урала на седьмой год естественной сукцессии остается выше, чем в пихто-ельнике, численность дождевых червей и котянок, значительно ниже численность, типичных наиболее представленных в ненарушенных пихто-ельниках заповедника, стафилинид. Пилильщики хотя и регистрируются на гари, но в незначительном количестве, численность *Adoscus obscurus* L. в последний год резко возросла, и, видимо, пока обилие кормового растения не сократится, будет держаться на высоком уровне.

Разные группы беспозвоночных проявляют свою специфику реагирования на изменения условий обитания в почвенно-подстилочном ярусе в ходе сукцессии. Жужелицы — одна из групп с ярко выраженной реакцией такого рода, — рассмотрены здесь в виде примера. Количество жужелиц и их качественный состав в сравниваемые годы в контроле и на гари значительно различаются. В контрольном пихто-ельнике число видов составило от 11 до 17 в разные годы (рис. 3), всего за период исследований здесь зарегистрировано 24 вида, относящихся к 15 родам. Среднесезонное значение уловистости в след за сокращением количества осадков, выпавших за вегетационный период, понижалось с 1996 по 1999 гг. от 104,05 до 50,18 экз./100 лов. — сут. и повышалось с 1999 по 2002 гг. до 128,33 экз./100 лов. — сут., в последующие годы снова понизилось до минимального значения уловистости (41,8 экз./100 лов. — сут. — 2004 г.).

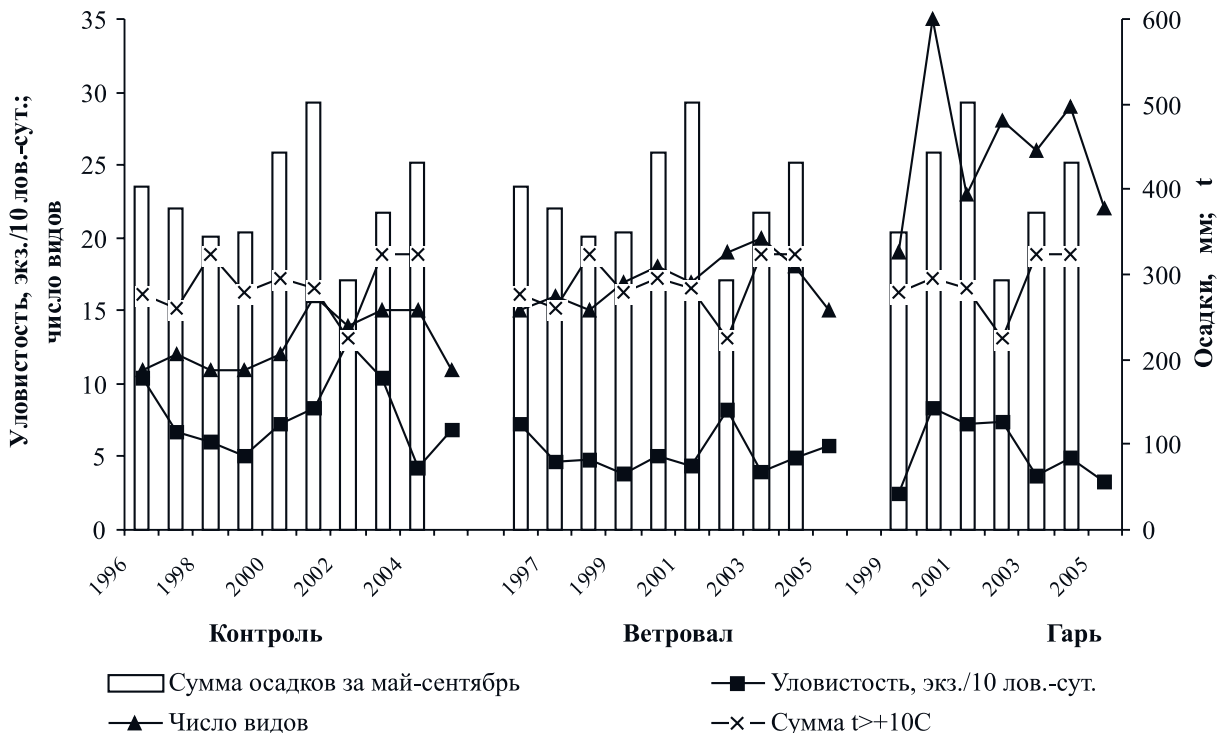


Рис. 3. Динамика показателей уловистости жужелиц в пихто-ельнике, на ветровале и гари в 1996–2005 гг. и погодных факторов в этот же период времени.

Для понимания происходящих смен населения жужелиц при изменении лесных биотопов важно знать отношение этих насекомых к теплу, влаге, свету; комбинации этих факторов в первую очередь определяют выбор местобитаний жужелицами. Для равнинных райо-

нов Среднего Урала классификация жужелиц по отношению к экологическим факторам разработана А. Г. Ворониным (1999). Согласно этой схеме во все годы исследований в коренном пихто-ельнике господствует лесная надгруппа видов (рис.4).

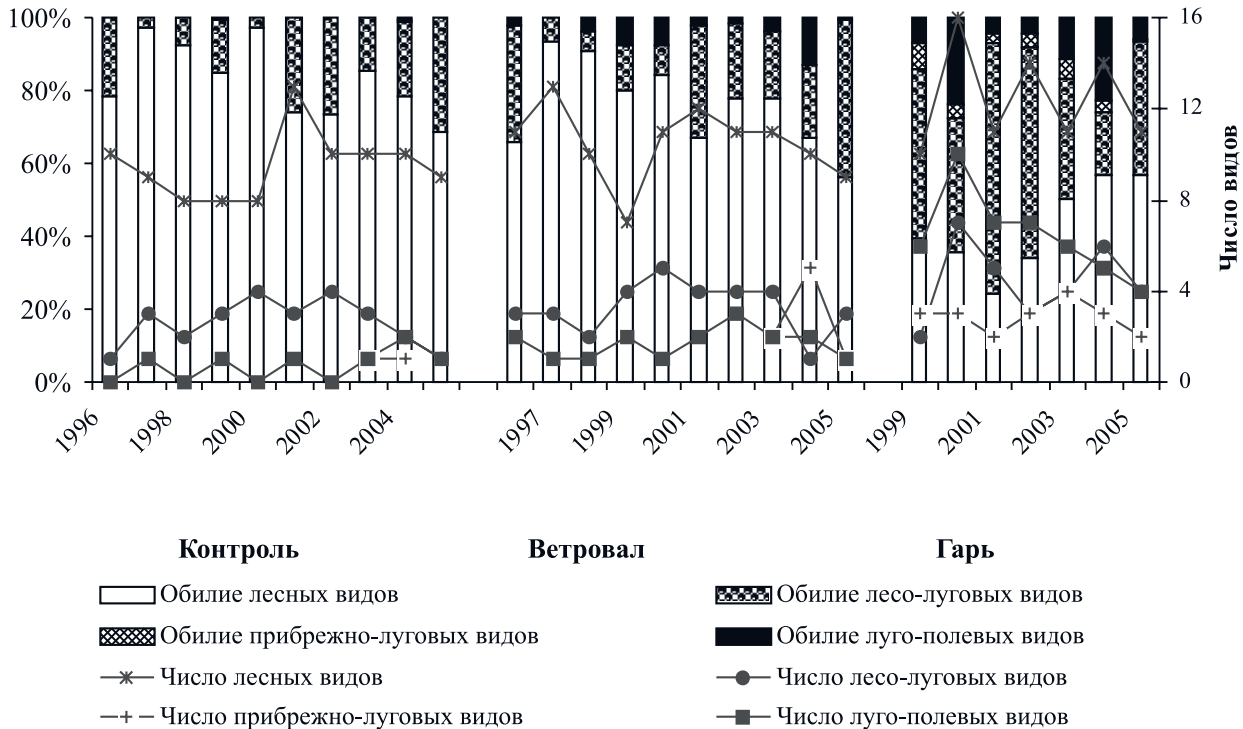


Рис. 4. Изменение экологической структуры населения жужелиц пихто-ельника, ветровала и гари по биотопической приуроченности (по надгруппам).

Среди них участие лесных видов по обилию колебалось от 66,57 до 96,11%. Из одиннадцати видов этой группы основную массу населения составляют *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Calathus micropterus* (Duft.), *Notiophilus biguttatus* (F.). Первые два из них К. В. Арнольди, В. А. Матвеев (1973) относят к количественным индикаторам еловых лесов южной тайги европейской части России. Наши исследования показывают, что в горных южнотаежных пихто-ельниках Среднего Урала эти виды в населении жужелиц также являются первоочередными доминантами (Ухова, Ломакин, 2001). Лесо-болотная группа видов в контрольном пихто-ельнике представлена незначительно: *Agonum fuliginosum* (Pz.), *Loricera pilicornis* (F.), *Pterostichus diligens* (Sturm), суммарная доля их участия в разные годы была от 0,28 до 7,70%. Надгруппа лесо-луговых видов составила от 2,67 до 31,35%. Столь высокое участие в населении жужелиц этой надгруппы определяется численностью *Eraphius secalis* (Pk.), остальные два вида *Notiophilus palustris* (Duft.), *Harpalus latus* (L.) составляют менее 1%. *Eraphius secalis* (Pk.), в лесах Висимского заповедника является многочисленным видом, но и вполне обычен на послелесных лугах, поэтому придерживаясь классификации

А. Г. Воронина (1999), мы его отнесли к лесо-луговой группе видов, хотя рядом авторов он выделяется как лесной (Шарова, 1971; Грюнталь, 1983). В отдельные годы в пихто-ельнике единично регистрировались прибрежные и прибрежно-луговые гигрофильные виды *Bembidion mannerheimi* C Sahlb., *Bembidion grapei* Gyll., а также два луго-полевых вида *Synuchus vivalis* (Ill.) и *Amara lunicollis* Schioedte, суммарная доля которых не превышала 0,48% во все годы. В коренных пихто-ельниках Висимского заповедника виды этих групп как очень редкие всегда обитали (Ухова, Ломакин, 2001). Эти виды находят благоприятные условия в рассеянных в пихто-ельниках маленьких участках редины, окон в пологе леса и нарушенных участках почвенного покрова, образующихся в результате естественного отпада единичных деревьев, зачастую с выворачиванием корневых систем

Соотношение экологических групп во многом определяется составом доминантов. Господство лесных видов в коренном пихто-ельнике связано в первую очередь с доминированием (виды, достигающие 5% и более от уловистости) *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Calathus micropterus* (Duft.), *Notiophilus biguttatus* (F.), четвертым доминантом был лесо-луговой *Eraphius secalis* (Pk.), пятым —

*Agonum fuliginosum* (Pz.) (рис. 5). Из них постоянными доминантами являются первые два вида, до-

минирование *Notiophilus biguttatus* (F.) и *Eraphius secalis* (Pk.) не постоянно.

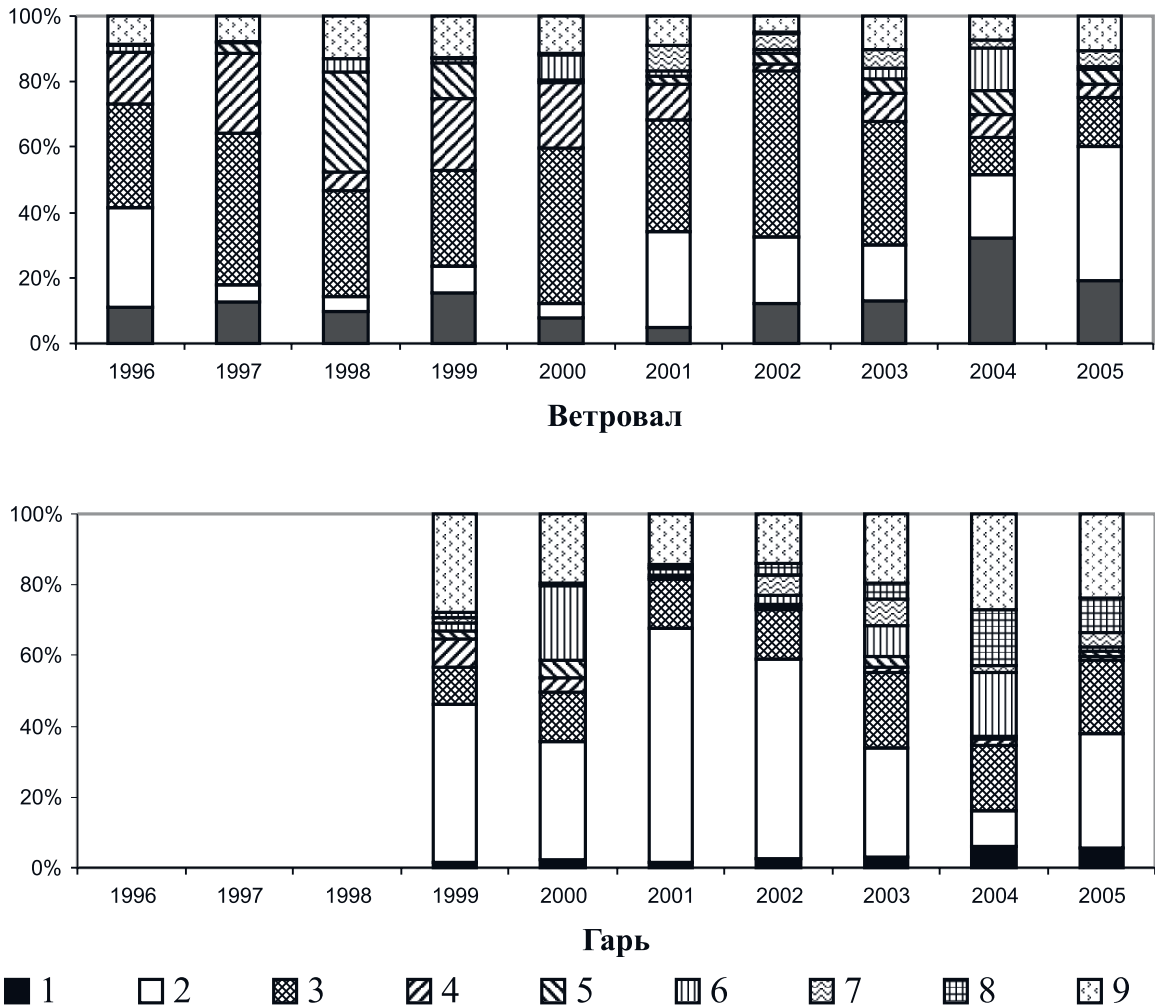


Рис. 5. Изменение доминантной структуры населения жужелиц в пихто-ельнике, на ветровале и гарь: 1 — *Calathus micropterus* (Duft.), 2 — *Eraphius secalis* (Pk.), 3 — *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), 4 — *Notiophilus biguttatus* (F.), 5 — *Agonum fuliginosum* (Pz.), 6 — *Amara lunicollis* Schioedte, 7 — *Leistus terminatus*, 8 — *Pterostichus urengaicus* Jur., 9 — Прочие жужелицы.

Численность этих видов во многом определяется количеством выпавших осадков в вегетационный сезон предыдущего года ( $r = +0,69$  для гигрофильного *Eraphius secalis* (Pk.),  $r = -0,54$  для ксерофильного *Notiophilus biguttatus* (F.)), между видами обнаруживается отрицательная связь ( $r = -0,41$ ). В пихто-ельнике эти два вида проявляют противоположные требования к условиям влажности: в годы с повышенным количеством осадков в населении жужелиц коренного пихто-ельника возрастает участие гигрофильного *Eraphius secalis* (Pk.), а в сухие годы — ксерофильного *Notiophilus biguttatus* (F.). Численность гигрофильного вида *Agonum fuliginosum* (Pz.) в пихто-ельнике повышалась в 1998, 2003, 2004 гг. и составила максимум 6,01%. Соответственно росту численности гигрофильных доминантов наблюдалось и повышение суммарного удельного обилия гигрофильных видов, а с понижением численности ксерофильного доминанта *Notiophilus biguttatus* (F.) доля ксерофи-

лов падала (рис. 6). По фенологическому аспекту во все годы исследований в пихто-ельнике господствовали «весенние» виды. Участие жужелиц, относящихся к этой фенологической группе, в разные годы колебалось от 50,60 до 87,24%. К «осенним» видам относится доминант *Calathus micropterus* (Duft.), участие этой группы видов составило от 10,53 до 29,5%. Летне-осенний аспект населения представлен одним видом *Eraphius secalis* (Pk.), доля которого колебалась от 2,23 до 31,35%.

В контрольном пихто-ельнике более 99% населения жужелиц по типу питания являются зоофагами. Миксофитофаги представлены только тремя видами: *Harpalus quadripunctatus* Dej., *Harpalus latus* (L.), *Amara lunicollis* Schioedte, последний встречен в 2004 г. в единственном экземпляре. Среди зоофагов доминировали стратобионты зарывающиеся почвенно-подстилочные, скважники подстилочные и поверхностно-подстилочные. Роль скважников поверхностно-подстилочных с 1999 года за че-



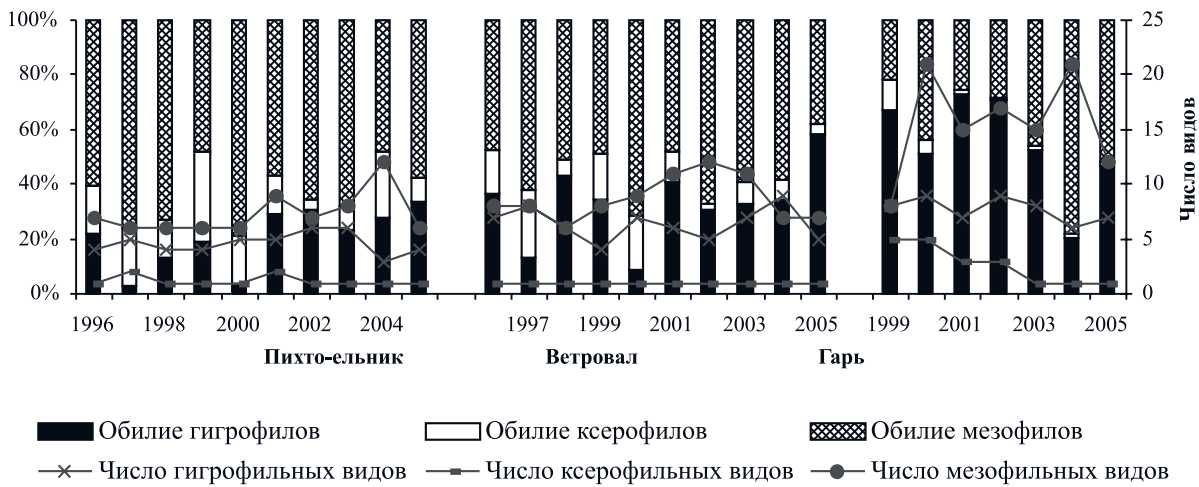


Рис. 6. Изменение структуры населения жуужелиц пихто-ельника, ветровала и гарь по гигропреферендуму.

тыре года постепенно снизилась от 33,66 до 3,64% и снова восстановилась до 24,60%, что связано с колебаниями численности *Notiophilus biguttatus* (F.).

На ветровале и гарь видовое разнообразие жуужелиц во все годы было выше, чем в пихто-ельнике. Всего за изучаемый период на ветровале встречено 32 вида из 17 родов. На ветровале, в первый же год после катастрофы, число видов уже было выше, чем в контроле (рис. 3). Суммарное значение уловистости всех видов жуужелиц колебалось от 30,80 до 81,10 экз./100 лов. — сут. и во все годы было чуть ниже, чем в пихто-ельнике, ход ее динамики повторял таковую в пихто-ельнике. Доля участия лесных видов была несколько ниже и колебалась от 44,83 до 86,61% (рис. 4). Здесь полностью сохранился лесной комплекс видов, характерный для пихто-ельника, кроме них добавились *Pterostichus melanarius* (Ill.) и *Amara brunnea* (Gyll.). Оба вида мезофилы, на ветровале встречались единично первые два года. Доминантный комплекс составили 8 видов: *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Calathus micropterus* (Duft.), *Notiophilus biguttatus* (F.), *Eraphius secalis* (Pk.), *Agonum fuliginosum* (Pz.), *Amara lunicollis* Schioedte, *Pterostichus diligens* (Sturm), *Leistus terminatus* (Hellw. in Pz.) (рис. 5). Из них первый был постоянным доминантом, *Calathus micropterus* (Duft.), *Notiophilus biguttatus* (F.) и *Eraphius secalis* (Pk.) в единичные годы выпадали из этого состава, остальные виды доминировали в отдельные годы. Добавившиеся новые доминанты — лесо-болотный гигрофил *Pterostichus diligens* (Sturm), лесной гигрофил *Leistus terminatus* (Hellw. in Pz.), луговой мезофил *Amara lunicollis* Schioedte. Таким образом, в состав доминантной группы кроме характерных для пихто-еловых лесов видов добавились гигро- и фотофильные виды. Суммарное относительное обилие лесо-болотных видов все годы на ветровале было выше, чем в пихто-ельнике. Надгруппа лесо-луговых видов составила от 6,05 до 42,72% и определялась в основном численностью гигрофиль-

ного лесо-лугового вида *Eraphius secalis* (Pk.). В то же время здесь появились луговые, луго-полевые и полевые виды жуужелиц, в частности, фотофильные виды рода *Amara*. Например: *Amara eurynota* (Pz.), ранее в лесах заповедника не встречавшаяся; мезофильный вид *Amara lunicollis* Schioedte, который стал постоянным видом и доминировал на ветровале в 2004 г.; *Amara nitida* Sturm. На ветровале возросло обилие прибрежно-луговых видов, их суммарное удельное обилие колебалось от 0,22 до 4,12%, из них с 1997 г. стали постоянно регистрироваться гигрофильные *Bembidion mannerheimi* C Sahlb. и *Bembidion grapei* Gyll., были единичные встречи *Agonum sexpunctatum* (L.), *Amara plebeja* (Gyll.). В целом на ветровале, также как и в пихто-ельнике, и по числу видов, и по численности преобладали мезофильные виды (рис. 6), но гигрофилов по обоим показателям на ветровале было больше, чем в пихто-ельнике (от 8,61 до 57,66%).

Сукцессия ветровальных комплексов на начальных этапах имеет очень много схожего с вырубками. По данным ряда авторов (Перель, 1965; Арнольди, Матвеев, 1973) на молодых вырубках происходит смена всех доминантов и большинства субдоминантов, смена происходит за счет свойств этой же зоны лесных и луговых более фотофильных мезофилов и некоторых эврибионтов. Ряд видов при этом, по мнению авторов, указывает на повышение влажности почвы. В послеветровальных пихто-ельниках Висимского заповедника происходят аналогичные процессы, но в отличие от вырубков в структуре комплексов жуужелиц происходят не столь кардинальные перестройки. На ветровале сохраняется весь комплекс лесных и лесо-болотных видов, сокращение их численности не столь значительно как на вырубках, поэтому первоочередными доминантами остаются виды коренного пихто-ельника, только два года в состав доминантов входил луговой вид *Amara lunicollis* Schioedte. Кроме этого вида на ветровале так же как на вырубках происходит внедрение целого ряда фотофильных мезо-

филов и гиروفиллов, в нашем случае это мезофиллы *Amara eurynota* (Pz.), *Amara nitida* Sturm, *Amara communis* (Pz.), гиروفиллы *Bembidion mannerheimi* C Sahlb., *Bembidion grapei* Gyll., *Agonum sexpunctatum* (L.), *Amara plebeja* (Gyll.). Повышенные по сравнению с контрольным пихто-ельником уловистость и удельное обилие гиروفиллов также является показателем повышения влажности почв.

На сгоревшем участке ветровального пихто-ельника произошли более значимые перестройки. На гари мы наблюдали более разнообразные комплексы жуужелиц, число видов колебалось от 21 до 36 (рис. 3), всего выявлено 54 вида из 21 рода. Среднесезонная уловистость составила от 24,8 до 83,3 экз./100 лов. — сут. Обилие карабид в целом на гари было ниже, чем в пихто-ельнике. Максимальное число видов и уловистость наблюдались на второй год после пожара, в следующие годы значения этих показателей снижались, в то время как в пихто-ельнике численность жуужелиц, вслед за динамикой количества выпавших осадков, претерпевала значительные колебания. Обилие надгруппы лесных видов было приблизительно в 2-3 раза ниже, чем в контроле до 2003 г., с этого года этот показатель составил 50-57% (рис. 4). При этом доля лесной группы видов снизилась значительно, хотя число их видов во все годы было выше, чем в контроле. Среди жуужелиц этой экологической группы появились виды, ранее не регистрировавшийся в коренных пихто-ельниках заповедника *Carabus schoenherri* F. — W. (2002 г.) и впервые отмеченный для заповедника и прилегающих территорий *Pterostichus quadrifoveolatus* Letz. (2000 г.) (Ухова, Ломакин, 2001). С 2002 г. суммарное удельное обилие лесной надгруппы видов стало повышаться. Суммарные уловистость и удельное обилие лесо-болотных видов на гари во все годы были выше, чем в пихто-ельнике, но за годы наблюдений доля их участия снижается. Обилие и число лесо-луговой надгруппы видов на гари по сравнению с пихто-ельником было выше от 2 до 14 раз в разные годы. Отмечены также новые виды: *Carabus stscheglovi* Mnnh. (в 2000 г.), *Carabus cancellatus* Ill. (с 2000 г.), *Amara communis* (Pz.) (с 2000 г.), *Curtonotus gebleri* (Dej.) (с 2001 г.), *Pterostichus melanarius* Ill. (в 2002г.), из них последние два являются обычными видами в послепожарном приспевающем березняке вейниково-высокотравном производном от пихто-ельника высокотравно-папоротникового. На гари появились экологические группы видов, не характерные для коренных пихто-ельников: луговые и полевые, возросло число видов и обилие луго-полевой группы видов. Суммарное относительное обилие их по уловистости составило от 4,10 до 23,58%, общее число видов — 16. Максимальную долю в населении жуужелиц гари эти группы занимали в 2000 г., что было связано с повышением численности, в первую очередь, лугового вида *Amara lunicollis* Schioedte. Среди жуужелиц этих групп были виды, регистрировав-

шиеся на молодых вырубках вновь прирезанной в 2001 г. территории заповедника *Cicindela campestris* L., *Bradycellus caucasicus* (Chd.), и, не встреченные ни в заповеднике, ни на прилегающих территориях, *Calosoma auro-punctatum* Hbst. (2001 г.), *Harpalus xanthopus* Gemm. et. Har. (с 2002 г.).

Доминантный комплекс жуужелиц гари каждый год был специфичен. В первый год здесь сохранили высокую численность доминанты коренного пихто-ельника *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Epaphius secalis* (Pk.), *Notiophilus biguttatus* (F.) (рис. 5). Из этого комплекса выпал лесной мезофил *Calathus micropterus* (Duft.). Появились новые доминанты *Bembidion mannerheimi* C Sahlb., *Loricera pilicornis* (F.), *Pterostichus diligens* (Sturm), первые два входили в доминирующую группу только в этот год. На второй год после пожара доминанты *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Epaphius secalis* (Pk.) сохранили свои позиции, *Notiophilus biguttatus* (F.) снизил численность и не вошел в число доминантов. В последующие годы его численность также падала. Это явление мы связываем в первую очередь с общими многолетними циклами колебания численности вида, связанные, как уже отмечали выше, с количеством осадков, так как снижение численности *Notiophilus biguttatus* (F.) в эти годы происходило и в контроле. Уловистость и удельное обилие *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) на второй год после пожара повысились и в последующие годы были относительно стабильны, но были ниже, чем в контроле в 4-6 раз. В контроле в этот период вид повышал свою численность с небольшим снижением в 2001 г. Гиروفильный лесо-луговой вид *Epaphius secalis* (Pk.) на гари на третий и четвертый годы после пожара стал массовым, но в последующие годы его уловистость и доленое участие снизились. В пихто-ельнике уловистость этого вида по годам менялась аналогичным образом, но была значительно ниже, чем на гари. Третьим доминантом на второй год после пожара стала *Amara lunicollis* Schioedte, именно в этот год жуужелицы рода *Amara* были наиболее представлены на гари как по числу видов, так и по уловистости. В 2000 г. повышалась численность лесо-болотного гиروفила *Agonum fuliginosum* (Pz.) (4,61%), в последующие годы на гари его численность снизилась и этот вид составлял от 0,68 до 2,90% от населения жуужелиц.

На третий после пожара год значительно снизилась уловистость видов, предпочитающих открытые участки, что, видимо, связано с формированием здесь густой кипрейно-вейниково-малиновой растительности. На этом этапе развития гари новые виды и доминанты не были зарегистрированы. Стал массовым *Epaphius secalis* (Pk.), вторым доминантом остался *Pterostichus oblongopunctatus* (F.). На четвертый год развития гари добавился еще один доминант: *Leistus terminatus* (Hellw. in Pz.). 2003 г. (пятый год сукцессии) характеризовался наименьшим количеством выпавших осадков, что, видимо, явилось

причиной снижения численности наиболее значимого в биотопе вида *Eraphius secalis* (Pk.), поэтому в последующие годы возросло относительное обилие ряда видов, хотя их численность менялась незначительно. Это *Pterostichus diligens* (Sturm), *Leistus terminatus* (Hellw. in Pz.), *Amara lunicollis* Schioedte. С 2004 г. на гари в состав доминантов вошли *Calathus micropterus* (Duft.), *Pterostichus urengaicus* Jur., виды многочисленные в лесных биотопах.

По гидропреферендуму на изучаемой гари число гидрофильных видов и их обилие были выше, чем в контроле во все годы, кроме 2004 (рис. 6). Численность и удельное обилие ксерофилов падали, число видов сократилось от пяти до одного вида: *Notiophilus biguttatus* (F.). Наблюдается с 2003 г. некоторая тенденция к сокращению относительного обилия гидрофильных видов, что может быть связано не только с общими сукцессионными процессами, но и погодными условиями этих лет, о чем мы уже упоминали выше. По фенологии размножения в последние годы были наиболее обильны виды с летне-осенним типом размножения, а по жизненной форме — стратобионты-скважники подстилочные. С уменьшением мощности подстилки в ряду пихто-ельник — ветровал — гарь происходит сокращение относительного обилия стратобионтов зарывающихся подстилично-почвенных и увеличение доли участия стратобионтов-скважников подстилочных. Этот факт, кроме того, может еще объясняться уплотнением верхних слоев почвы гаревых и ветровальных участков (Гончарук и др., 1999; Потапова, 2002). По типу питания на гари возросла доля и число видов миксофитофагов.

На начальных стадиях послепожарных сукцессий лесной комплекс видов жужелиц пихто-ельника сохраняется, при этом большая их часть резко сокращают численность, часть малочисленных в пихто-ельнике видов повышают обилие. Происходит обогащение видового состава за счет прибрежно-луговых, луговых, луго-полевых, полевых видов; уловистость за изученный период времени была ниже, чем в пихто-ельнике. Изучение послепожарных сукцессий в сосновых лесах Окского заповедника (Потапова, 1983), Марийской республики (Матвеев, 1995) показало аналогичные процессы, но на гарях сосновых лесов при сохранении лесных видов происходит полная перестройка доминантного комплекса, который составляют только полевые виды. Обилие жужелиц на гарях было выше, чем в спелых сосновых лесах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, численность и структура населения почвенной мезофауны ветровала и гари (ветровал на 10-ый год, гарь на 7-ой год сукцессии) сохраняют существенные отличия от коренного сообщества. Ветровальное сообщество претерпело наименьшие изменения, в гаревых сообществах пе-

добиионтов происходят более значительные структурные перестройки, в то же время ход сукцессий имеет однонаправленный характер. Первые два года после пожара и ветровала характеризуются наибольшей неустойчивостью сообществ, как по составу, так и по обилию беспозвоночных. В эти годы в макротаксономической структуре педобиионтов наиболее показательна реакция на изменившиеся условия энхитреид, сенокосцев и диплопод, а также жуков стафилинид. Беспозвоночные первых трех таксонов не регистрировались в первый год в обоих нарушенных сообществах, а численность стафилинид и на гари, и на ветровале колебалась в наиболее значимых пределах. В обоих нарушенных сообществах в отличие от коренного произошло уменьшение доли участия подстилочных и увеличение роли почвенно-подстилочных форм беспозвоночных, что более характерно для луговых сообществ.

Комплексы жужелиц гари (в большей степени) и ветровала (в меньшей степени) характеризуется увеличением видового разнообразия и снижением общей численности. Изменились и на ветровале, и на гари, только в разной степени, соотношение численности, видовое разнообразие жужелиц разных экологических групп. Уменьшилось количество типично лесных форм с параллельным увеличением лесо-луговых, луговых и полевых групп видов. Наблюдалось увеличение доли гидрофилов, возросли число видов, суммарное удельное обилие миксофитофагов, по жизненной форме — стратобионтов-скважников подстилочных. Также мы наблюдаем функционирование на ранних этапах специфических групп и видов беспозвоночных, отсутствующих в коренном сообществе. Среди жужелиц это *Cicindela campestris* L., *Calosoma auropunctatum* Hbst., *Carabus stscheglovi* Mnnh., *Dischiriodes politus* Dej., *Poecilus cupreus* (L.), *Poecilus versicolor* (Sturm), *Agonum sexpunctatum* (L.), *Amara convexicor* Steph., *Amara plebeja* (Gyll.), *Harpalus xanthopus* Gemm. et. Nar.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В., Матвеев В. А. Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение его на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. — М.: Наука, 1973. С. 131-143.
- Беляева Н. В. Некоторые компоненты лесных растительных сообществ Висимского заповедника на начальных этапах послеветровальных и послепожарных сукцессий // В наст. сборнике.
- Беляева Н. В., Ларин Е. В., Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е., Марина Л. В., Сибгатуллин Р. З., Ухова Н. Л. Начальные стадии послепожарных сукцессий в природных комплексах Висимского заповедника // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. — М.: ВНИИприроды, 2002. С. 108-119.
- Воронин А. Г. Фауна и комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). — Пермь: Изд. ПГУ, 1999. 244 с.
- Гончарук Н. Ю., Казакевич А. Л., Трофимов С. Я., Шапошников



- Е. С. Пирогенные сукцессии в еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. — СПб, РБО, 1999. С. 387-395.
- Грюнталь С. Ю. Комплексы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. — М.: Наука, 1983. С. 85-98 /
- Грюнталь С. Ю. Комплексы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах Европейской части СССР // Почвенная фауна Северной Европы. — М., 1987. С. 51-59.
- Есюнин С. Л., Ефимик В. Е., Мазура Н. С. Структура населения мезофауны подстилки пихто-ельников Висимского заповедника после ветровала // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. — Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 69-85.
- Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Ухова Н. Л. Структура и разнообразие первичнопирогенных сообществ на месте коренных пихто-ельников Среднего Урала. 2. Герпетобионтные членистоногие // Вестник Пермского университета. Биология. Выпуск 4. 2001а. С. 144-153.
- Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Фарзалиева Г. Ш., Шумиловских Л. С., Ухова Н. Л. Динамика изменения структуры и разнообразия герпетобионтных беспозвоночных на травяно-кустарниковой стадии развития гарей пихто-ельников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы научной конференции, посвященной 30-летию Висимского заповедника). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001б. С. 284-293.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М. Термический режим темнохвойных лесов Среднего Урала как лесообразующий фактор // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981а. С. 3-16.
- Зубарева Р. С., Горячев В. М. Динамика влажности приземных слоев воздуха в южнотаежных ельниках Среднего Урала // Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981б. С. 17-31.
- Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 224 с.
- Матвеев В. А. Почвенная мезофауна сложных ельников и вырубков в Марийской АССР // Проблемы почвенной зоологии (Материалы V Всесоюзного совещания). — Вильнюс: изд. АН Лит. ССР, 1975. С. 223-225.
- Матвеев В. А. Почвенная мезофауна в сосновых насаждениях на гарях 1972 г. Республики Марий Эл // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России: на базе лесов Среднего Поволжья // Тез. докл. Всерос. научно-техн. конф. — Йошкар-Ола, 1995. С. 58-89.
- Перель Т. С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене породы // Pedobiologia, 5. P. 102-121.
- Потапова Н. А. Почвенные беспозвоночные и условия их обитания в нарушенных пожаром сосняках зеленомошных Окского заповедника // Природные экосистемы и их охрана. — М.: ВНИИприроды, 1981. С. 80-87.
- Потапова Н. А. Комплексы жуужелиц как индикатор послепожарных сукцессий // Заповедное дело в СССР. Сборник научных трудов. — М.: ВНИИприроды, 1983. С. 41-46.
- Потапова Н. А. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) — 20 лет наблюдений в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. — М.: ВНИИприроды, 2002. С. 57-65.
- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. — М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Тихомирова А. Л. Морфозкологические особенности и филогенез стафилинид. — М.: Наука, 1973. 191 с.
- Ухова Н. Л. Реакция почвенной мезофауны на вывал леса в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. Материалы научных чтений, посвященных 10-летию организации госзаповедника «Оренбургский». — Оренбург, 1999. С. 133-134.
- Ухова Н. Л. Структура населения и численность почвенной мезофауны в коренных и производных биотопах Висимского заповедника // Исследования эталонных территорий природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 409-439.
- Ухова Н. Л. Почвенная мезофауна на начальных стадиях ветровальных и послепожарных сукцессий в пихто-ельниках Висимского заповедника // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докладов IV Всероссийского совещания по почвенной зоологии, III Всероссийского симпозиума по панцирным клещам-орибатидам с участием зарубежных ученых. — Тюмень, 2005. С. 269-271.
- Ухова Н. Л., Есюнин С. Л., Беляева Н. В. Структура населения и численность почвенной мезофауны в первичнопирогенном сообществе на месте пихто-ельника высокотравно-папоротникового // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. — М. — Самара, 1999. С. 169-175.
- Ухова Н. Л., Ломакин Д. Е. Аннотированный список жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Висимского заповедника и прилегающих к нему территорий // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы научной конференции, посвященной 30-летию Висимского заповедника). — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 217-229.
- Шарова И. Х. Особенности биотопического распространения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов // Фауна и экология животных: Учен. Зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1971, вып. 465. С. 61-85.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). — М.: Наука, 1981. 359 с.
- Шарова И. Х. Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области и степень ее изученности // Почвенные беспозвоночные Московской области. — М.: Наука, 1982. С. 223-236.
- Koponen S Postfire succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning // Acta Zool Fennica. 1995. Vol. 199 P. 243-245.
- Huhta Veikko. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates // Ann. zool. fenn., 1976, 13, № 1. P. 63-80.



## Второе дополнение к фауне паукообразных (*Arachnida*) Висимского заповедника

Н. Л. Ухова<sup>1</sup>, С. Л. Есюнин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Висимский государственный природный заповедник, *visim@krv.ekt.usi.ru*

<sup>2</sup> — Пермский государственный университет, *Sergei.esyunin@psu.ru*

Опубликованный список пауков (*Arachnida*, *Aranei*) Висимского заповедника включает 204 вида (Ухова, Есюнин, 1996; Есюнин, Ухова, 2001). За истекший период из ручного сбора и учетов почвенной мезофауны методом почвенных ловушек и прикопок выявлено 12 новых для заповедника видов. Из них 6 обнаружены на новой территории, присоединенной в 2001 г. Материал размещен в коллекции Пермского государственного университета (PSU — Perm St. University; номера хранения — в скобках после указания количества экземпляров).

### Отряд *Aranei*

#### Сем. *Linyphiidae*

1. *Bathypantes gracilis* (Blackwall, 1841) 2♂♂ (PSU-3541), кв. 213, 5 летняя вырубка пихто-ельника мелкотравного, зарастающая березой, осиной, ивой, 26.06–02.07.2002, почвенные ловушки.
2. *Floronia bucculenta* (Clerck, 1758) 1♂ (PSU-1899), пихто-ельник коренной, 13–19.08.2001, почв. ловушки, Шумиловских Л. С.
3. *Oedothorax fuscus* (Blackwall, 1834) 1♂ (PSU-3540), кв. 213, 5 летняя вырубка пихто-ельника мелкотравного, зарастающая березой, осиной, ивой, 25.06–02.07.2002, почвенные ловушки. *Palliduphantes alutacius* (Simon, 1884) Все уральские указания вида *Lepthyphantes pallidus*, в том числе из Висимского заповедника (Есюнин и др., 1996; Ухова, Есюнин, 1996; Ухова, 2001), на самом деле относятся к близкому виду *P. alutacius*.
4. *Walckenaeria (Wideria) mitrata* (Menge, 1868). 1♀ (PSU-3542), кв. 204, березняк разнотравный, 25.06–2.07.2002, почв. ловушки.

#### Сем. *Lycosidae*

5. *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865) 1♂, 1♀ (PSU-730), кв. 45, Елань у реки Дудка, 23.06–01.07.1999, почвенные ловушки.

#### Сем. *Philodromidae*

6. *Philodromus fuscomarginatus* (DeGeer, 1778). 1♀ (PSU-3546), кв. 101, выд. 1, гарь ветровального участка пихто-ельника высокотравно-папоротникового (ПЗП-20), 26.06.2003, почвенные прикопки.

#### Сем. *Pisauridae*

7. *Dolomedes? bukhkaloi* Marusik, 1988. 1♀, 1 пред-самка, квартальная 213\203 (Новошайтанская дорога), ручной сбор, 16.07.2002. Дорога проходит через 5 летнюю вырубку. Самки данного вида очень близки к *Dolomedes fimbriatus*

(Clerck, 1758). Мы не совсем уверены в правильности определения данного вида. Для подтверждения требуется находка самцов.

#### Сем. *Gnaphosidae*

8. *Drassyllus praeficus* (L Koch, 1866). 1♀ (PSU-3626), квартальная 213\203 (Новошайтанская дорога), ручной сбор, 16.07.2002. Дорога проходит через 5 летнюю вырубку.
9. *Haplodrassus moderatus* (Kulczynski, 1897). 1♂ (PSU-3543), кв. 213, 5 летняя вырубка пихто-ельника мелкотравного, зарастающая березой, осиной, ивой (новая территория), 26.06–02.07.2002, почвенные ловушки.
10. *Zelotes azsheganovae* Esyunin et Efimik, 1992. 1♀ (PSU-3539), кв. 213, 5 летняя вырубка пихто-ельника мелкотравного, зарастающая березой, осиной, ивой (новая территория), 26.06–02.07.2002, почвенные ловушки.

#### Сем. *Theridiidae*

11. *Euryopis flavomaculata* (C.L. Koch, 1836) 2♀♀ (PSU-2454), кв. 182, 15–25.05.2001, почвенные ловушки.

#### Сем. *Thomisidae*

12. *Xysticus lineatus* (Westring, 1851) 9♂♂ (PSU-739), кв. 45, Елань у реки Дудка и кв. 46, Луг разнотравный, 04.06–01.07.1999, почвенные ловушки.

### ЛИТЕРАТУРА

- Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Комлев А. М., Хохуткин И. М. Разнообразие населения некоторых групп мезофауны подстилки лесов Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы научной конференции. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 44–47.
- Есюнин С. Л., Ухова Н. Л. Дополнения к фауне паукообразных (ARACHNIDA) Висимского заповедника // Исследования эталонных территорий природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 98–100.
- Ухова Н. Л. Структура населения и численность почвенной мезофауны в коренных и производных биотопах Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 409–439.
- Ухова Н. Л., Есюнин С. Л. К фауне паукообразных (*Arachnida*) Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Материалы научной конференции. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 110–112.

## Структура населения и динамика численности наездников-ихневмонид (*Hymenoptera: Ichneumonidae*) Висимского заповедника

В. А. Федюнин

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия,  
622031, Россия, г. Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57. E-mail: fed\_va@rambler.ru

### ВВЕДЕНИЕ

Наездники-ихневмониды (*Ichneumonidae*) — одно из крупнейших семейств перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*), насчитывающее в мировой фауне, по разным оценкам, от 60 до 100 тыс. видов. Ихневмониды — важная группа энтомофагов, имеющих существенное значение в регуляции численности многих видов насекомых. Интерес к этому семейству специалистов, работающих в области защиты растений и биоценологии, постоянен уже многие десятилетия. Но до настоящего времени систематика наездников-ихневмонид еще слабо разработана. Многие систематические группы семейства требуют ревизии или новой классификации. Поэтому большинство публикаций, посвященных ихневмонидам, носят преимущественно фаунистический уклон. Исследования экологии наездников сводятся преимущественно к выявлению их хозяйственно-паразитных отношений, а также исследуются механизмы паразитирования на примере ограниченного числа видов. На Урале данная группа насекомых практически не изучалась. Единственная попытка исследовать фауну *Ichneumonidae* на Полярном Урале была предпринята Д. Р. Каспаряном в 1972 году. При проведении полевых работ им было выявлено около 70 видов ихневмонид, причем до вида были определены примерно пятая часть *Ichneumonidae*. При этом был описан новый вид наездников из подсемейства *Pimplinae*. Нами были проведены исследования наездников-ихневмонид в Висимском государственном природном биосферном заповеднике (ВГПЗ), результаты которых приводятся ниже.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования наездников-ихневмонид на Среднем Урале проводились нами в период с 1995 по 1998 год. Также были обработаны сборы за 1994 год Н. Л. Уховой — научного сотрудника Висимского заповедника.

Основным методом количественного учета беспозвоночных в связи с высокой подвижностью наездников явился учет с помощью ловушки Малеза. Этот эффективный метод был разработан достаточно давно (Malaise, 1937) и успешно применяется на западе (Townes, 1972), но почти не использовался отечественными энтомологами. Только в последнее время этот метод учета активно летающих беспозвоночных начали применять

в России (Ольшванг, 1988; Терешкин, Шляхтенко, 1989; Хумала, 2003).

За период исследований нами отработано 397 ловушко-суток в течение четырех сезонов, отловлено около 40000 экземпляров беспозвоночных, из них около 2500 кземпляров беспозвоночных, из них около 700 наездников-ихневмонид.

На опытных площадках проводился учет беспозвоночных с помощью стандартного энтомологического сачка с мешком из мельничного сита. Укосы проводились параллельно со сбором беспозвоночных ловушкой Малеза. Учеты проводили в двух повторностях от 20 до 50 взмахов сачка в зависимости от характера растительности в одно и то же время суток. За период исследований было отработано около 30 проб, отловлено около 2000 беспозвоночных, из них наездников-ихневмонид около 100 особей.

Наездники, отловленные с помощью ловушки Малеза, извлекались в дальнейшем из раствора этанола путем обезвоживания их в бутылочном спирте. В результате подобной обработки наездники практически не изменяли свой цвет и форму, что очень важно при определении вида.

Определение наездников-ихневмонид проводилось с помощью сотрудников ЗИН РАН, за что автор им очень признателен, в особенности Д. Р. Каспаряну за помощь в овладении тонкостями систематики данного семейства. При определении видов использовались микроскопы МБС-1, МБС-10. Для выяснения хозяйственно-паразитных отношений применялся электронный каталог «Тахарад», составленный Д. С. Ю (Yu, 1999).

### ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований наездников-ихневмонид в Висимском заповеднике были получены следующие результаты. Фауна ихневмонид заповедника очень разнообразна, что связано с исключительным разнообразием семейства. Некоторые виды наездников встречаются единично и оценить их плотность очень трудно. В целом численность ихневмонид в заповеднике невысока и очень сильно меняется в течение сезона. Плотность приведена только для доминантных видов, численность которых в отдельные месяцы очень высокая. Таксономический состав наездников-ихневмонид Висимского заповедника насчитывает около 100 видов, относящихся к 57 родам из 16 подсемейств. Таксономическая структура фауны ихневмонид ВГПЗ приведена в следующей таблице (табл. 1):

Таблица 1

## Таксономическая структура фауны наездников-ихневмонид Висимского заповедника

| Подсемейство       | Количество родов | Количество видов |
|--------------------|------------------|------------------|
| 1. Pimplinae       | 9                | 14               |
| 2. Tryphoninae     | 4                | 5                |
| 3. Xoridinae       | 1                | 1                |
| 4. Gelinae         | 8                | 15–18            |
| 5. Banchinae       | 3                | 9                |
| 6. Ctenopelmatinae | 7                | 10–15            |
| 7. Tersilochinae   | 1                | 1                |
| 8. Campopleginae   | 5                | 8–10             |
| 9. Anomaloniae     | 3                | 3                |
| 10. Metopiinae     | 2                | 2                |
| 11. Acaenitinae    | 1                | 1                |
| 12. Mesochorinae   | 1                | 5–8              |
| 13. Microleptinae  | ок. 3            | 5–10             |
| 14. Oxitorinae     | 1                | 1                |
| 15. Diplazontinae  | 2                | 3                |
| 16. Ichneumoninae  | ок. 8            | 10–15            |
| Итого:             | ок. 57           | ок. 100          |

Подсемейства, сведения о которых приводятся приблизительно, относятся к наименее изученным, их определение представляет значительную трудность. Многие таксономические единицы в данных подсемействах требуют ревизии. Э. Я. Озолсом (1964) также проводились исследования наездников-ихневмонид в лесах Латвии. За 20 лет изучения данного семейства в трех типах лесных экосистем им было обнаружено около 500 видов. Исследования в ВГПЗ проводились преимущественно в смешанном лесу, поэтому можно сказать, что нами обнаружено около 50 % фауны ихневмонид.

Применение различных методов учета дают различную картину ихневмоноценозов в заповеднике (табл. 2).

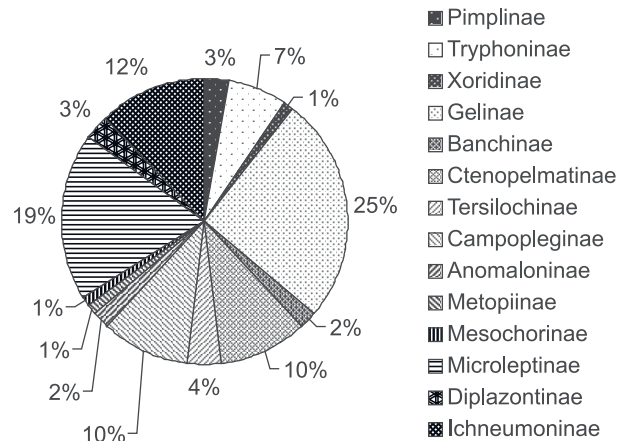
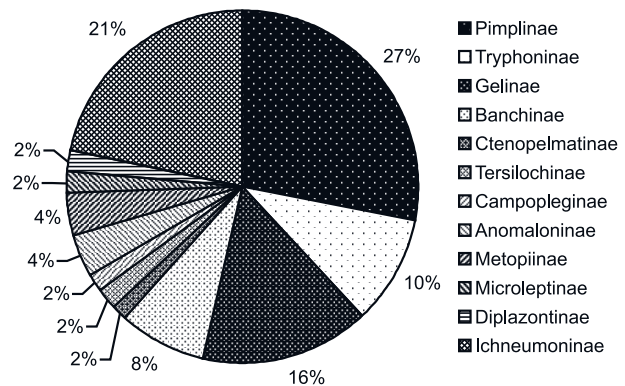
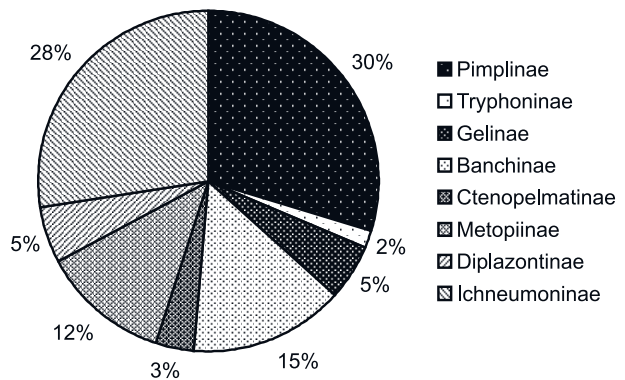
Таблица 2

Соотношение подсемейств *Ichneumonidae* по данным различных методов учета (% %)

| Подсемейства    | По данным ловушки Малеза | По данным укусов | Кормящихся на дуднике лесном |
|-----------------|--------------------------|------------------|------------------------------|
| Pimplinae       | 2,8                      | 22,0             | 26,6                         |
| Tryphoninae     | 6,5                      | 7,7              | 1,6                          |
| Xoridinae       | 1,0                      |                  |                              |
| Gelinae         | 25,0                     | 12,3             | 4,7                          |
| Banchinae       | 1,9                      | 6,2              | 13,4                         |
| Ctenopelmatinae | 10,0                     | 1,2              | 3,1                          |
| Tersilochinae   | 3,7                      | 1,5              |                              |
| Campopleginae   | 10,0                     | 1,2              |                              |
| Anomaloniae     | 1,9                      | 3,0              |                              |
| Metopiinae      | 1,0                      | 3,0              | 10,9                         |

| Подсемейства  | По данным ловушки Малеза | По данным укусов | Кормящихся на дуднике лесном |
|---------------|--------------------------|------------------|------------------------------|
| Mesochorinae  | 1,0                      |                  |                              |
| Microleptinae | 18,5                     | 1,5              |                              |
| Diplazontinae | 2,8                      | 1,5              | 4,7                          |
| Ichneumoninae | 12,0                     | 17,0             | 24,8                         |

На рисунках 1–3 дается структура подсемейств *Ichneumonidae* по данным разных методов.

Рис. 1. Соотношение подсемейств *Ichneumonidae* по данным ловушки МалезаРис. 2. Соотношение подсемейств *Ichneumonidae* по данным укусов.Рис. 3. Соотношение подсемейств *Ichneumonidae*, кормящихся на дуднике лесном.

Наибольшее видовое разнообразие наблюдается при использовании ловушки Малеза, причем наибольшую долю составляют подсемейства, насчитывающие наибольшее количество видов, такие как *Gelinae*, *Ichneumoninae*, *Ctenopelmatinae*, *Campopleginae* и *Tryphoninae*. Круг хозяев этих подсемейств довольно широк, но в основном это чешуекрылые и пилильщики. Дудник лесной используют в качестве кормовой базы не все подсемейства ихневмонид, что также очень хорошо видно из диаграмм. Наиболее предпочтителен в качестве кормовой базы дудник для пимплин и ихневмонин. Интересно отметить, что большая доля метопииин, кормящихся на дуднике, представлена в основном одним видом — *Metopius anxius* Wesm.

Видовое разнообразие наиболее велико в следующих подсемействах: *Pimplinae*, *Tryphoninae*, *Banchinae* и *Ctenopelmatinae*. Вероятно, также довольно много видов и в двух других крупных подсемействах — *Gelinae* и *Ichneumoninae*, но их определение затруднительно, так как систематика гелин очень плохо разработана.

Подсемейство *Pimplinae* представлено довольно разнообразно, но наиболее массово представлены три вида: *Pimpla aquilonia* Cresson, *P. instigator* F. и *Iseropus stercorator* F. Все они являются кукольными эктопаразитоидами бабочек, причем круг хозяев очень широк. Среди пимплин ВГПЗ встречаются и паразитоиды жуков усачей, а также отмечен один вид, паразитирующий в яйцевых коконах пауков — *Clystopyga canadensis* Provancher.

Трифонины ВГПЗ также очень разнообразны, но выделить в этом подсемействе доминантные виды трудно, так как численность обнаруженных видов примерно одинакова. Исключением, возможно, является только *Phytodietus polyzonias* Förster, паразитирующий на мелких чешуекрылых — он отмечен как на зонтичных, так и в травостое при учетах с помощью энтомологического сачка.

У банхин (*Banchinae*) наиболее распространены являются представители рода *Glypta*, являющиеся преимущественно паразитоидами мелких чешуекрылых (*Microlepidoptera*). Видовое разнообразие этого рода очень велико, что объясняет широкое распространение этого рода. Самым массовым видом этого рода в заповеднике является *Glypta caudata* Thomson, хотя биология этого вида практически неизвестна, как неизвестен и хозяин.

Подсемейство *Ctenopelmatinae* является плохо изученным в таксономическом отношении, очень многие роды требуют ревизии, видовое определение сопряжено со значительными трудностями. Но биология этого подсемейства известна довольно-таки хорошо. Представители этого подсемейства являются специализированными паразитоидами пилильщиков, но, так как разнообразие пилильщиков очень велико, то и разнообразие их паразитоидов также велико.

Гелины и ихневмонины также очень многообразны, но, как сказано выше, их определение очень затруднительно. Но следует сказать, что одним из доминантных видов Висимского государственного заповедника является *Diphyus gradatorius* Thunb., относящийся к подсемейству *Ichneumoninae*.

По учетам ловушкой Малеза также довольно многообразным оказалось подсемейство *Campopleginae*, представители которого являются в основном паразитоидами чешуекрылых. Из этого подсемейства наиболее часто встречаются представители рода *Dusona*, который распространен всесветно.

Несмотря на малочисленность подсемейства *Diplazontinae*, следует отметить, что одним из обычных видов в заповеднике является *Diplazon pectoratorius* Grav., паразитирующий в пупариях мух-журчалок (*Syrphidae*).

Также нами составлен аннотированный список наездников-ихневмонид с указанием известных хозяев. Если хозяин неизвестен, то указывается группа беспозвоночных, на которых паразитируют представители данного подсемейства. В заповеднике отмечены паразитоиды следующих групп членистоногих: *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Diptera*, *Rhaphidioptera*, *Aranei*, а также вторичные паразитоиды. Наибольшее количество видов наездников-ихневмонид являются паразитоидами чешуекрылых (60%), что закономерно, так как видовое разнообразие бабочек очень велико. Вторую группу видов (18%) составляют паразитоиды пилильщиков — группы, представители которой являются растительноядными насекомыми. В заповеднике довольно многочисленно в видовом отношении подсемейство специализированных паразитоидов пилильщиков — подсемейство *Ctenopelmatinae*. Также присутствует ряд видов (1%), паразитирующих на пауках, но все они из одного подсемейства — подсемейства *Pimplinae*. Небольшое количество видов (7%), в частности, из подсемейств *Tersilochinae* и *Pimplinae*, являются специализированными паразитоидами жуков. Три вида из подсемейства *Diplazontinae* — специализированные паразитоиды мух-журчалок (*Syrphidae*). Значительное количество видов из подсемейства *Microleptinae* являются паразитоидами грибных комаров (*Micetophilidae*).

Особенностью фауны наездников-ихневмонид ВГПЗ является наличие большого количества видов-полифагов, т.е. видов, представители которых используют в качестве хозяев несколько видов насекомых, иногда даже из разных таксономических групп.

Подводя итог, следует сказать, что, несмотря на большое разнообразие *Ichneumonidae* в ВГПЗ, доля их в энтомоценозах невелика и составляет около 4% от общего количества насекомых. Но, несмотря на невысокую численность наездников-



ихневмонид, вспышек численности вредителей лесного хозяйства в ВГПЗ не наблюдалось. Следовательно, можно предположить, что основная роль в регуляции численности растительноядных насекомых принадлежит другим группам паразитических насекомых и прочим факторам.

Также была выяснена сезонная и суточная динамика численности наездников-ихневмонид и проанализирована ее связь с динамикой численности различных групп беспозвоночных. Результаты этих исследований представлены на рисунках 4 и 5.

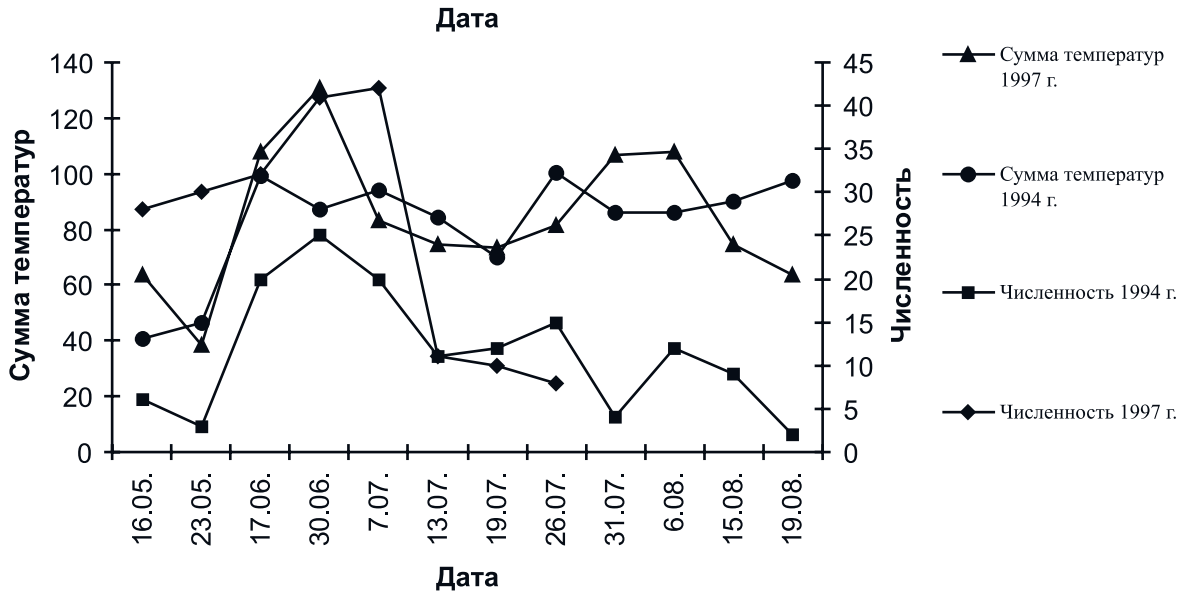


Рис. 4. Сезонная динамика численности наездников-ихневмонид Висимского заповедника в 1994 и 1997 гг. по данным ловушки Малеза.

В сезонной динамике численности наездников-ихневмонид можно выделить два пика численности, приходящихся на конец мая и конец июня. Первый, по-видимому, связан с массовым вылетом перезимовавших имаго, а второй с выходом имаго из перезимовавших хозяев, а также с вылетом взрослых наездников из хозяев, зараженных первой волной наездников-ихневмонид. Также не-

четко прослеживается еще один пик численности, приходящийся на конец июля, и этот максимум подтверждается данными энтомологического кошения.

Динамика численности семейства в целом складывается из динамики численности представителей отдельных подсемейств, которая представлена на графиках (рис. 6, 7).

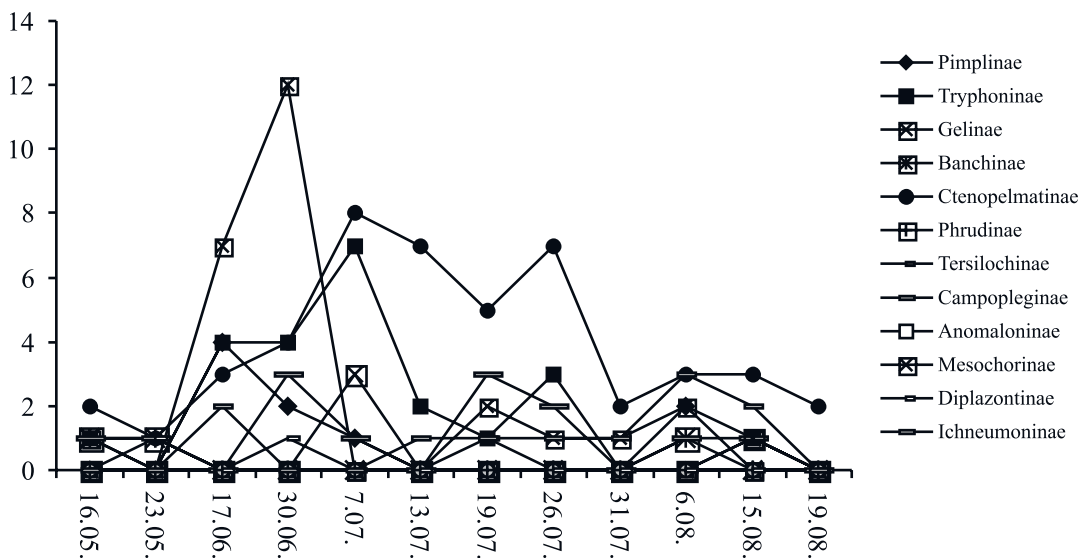


Рис. 5. Сезонная динамика численности различных подсемейств Ichneumonidae в Висимском заповеднике в 1997 г.

У гелин, кампоплегин, пимплин и трифонин наблюдается два пика численности в течение сезона, в то время как у ихневмонин и мезохорин можно выделить только один. Ктенопелматины постепенно наращивают свою численность к началу июля и удерживают ее практически весь месяц. Анализируя эти данные можно предположить, что в подсемействах, имеющих два пика численности за лето, большинство видов дают две генерации за сезон, а в другом случае — одну.

На рисунке 7 в логарифмическом масштабе отражена сезонная динамика численности на-

ездников-ихневмонид и других таксономических групп насекомых. При построении графиков нами были сознательно опущены данные по сезонной динамике численности *Nematocera (Diptera)*, так как эта группа насекомых очень многочисленна, но в большинстве не является хозяевами наездников-ихневмонид. Графики динамики численности различных групп беспозвоночных (рис. 6) построены в логарифмической шкале.

На графике можно увидеть, что численность *Ichneumonidae* в конце июля продолжает увеличиваться, несмотря на то, что численность других групп насекомых снижается.

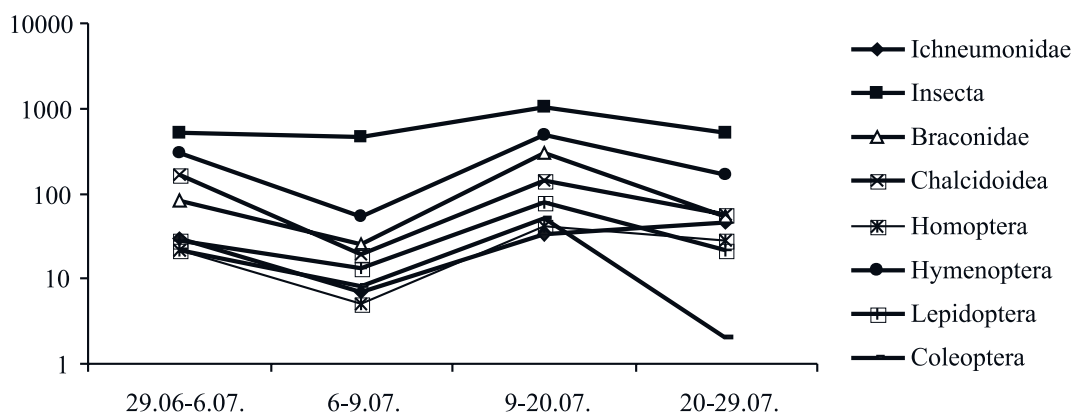


Рис. 6. Сезонная динамика численности различных групп насекомых Висимского заповедника по данным ловушки Малеза в 1995 г.

Подводя итог, следует сказать, что в сезонной динамике численности наездников-ихневмонид Висимского государственного природного биосферного заповедника при использовании различных методов учета наблюдается сходная картина: в течение сезона наблюдается два максимума численности, первый из которых приходится на конец мая, а второй — на конец июня. Данная картина связана предположительно с особенностями биологии и экологии различных видов. Одни виды способны перезимовывать в стадии имаго, другие зимуют на стадии куколки, третьи вместе с хозяином зимуют на стадии личинки в укрытиях. В общем, особенности развития наездников зависят от особенностей развития их хозяев.

Что касается суточной динамики численности наездников-ихневмонид, то ее характер различен для разных видов. Большинство видов ведут дневной образ жизни, хотя максимум активности сдвинут на вечерние часы (17–18 ч.). Присутствуют также виды, ведущие ночной или сумеречный образ жизни. Это преимущественно виды из следующих подсемейств: *Tryphoninae* (род *Netelia*), *Ctenopelmatinae* и некоторые *Gelinae*. Подсемейство *Ophioninae*, представители которого ведут исключительно ночной образ жизни, в заповеднике практически отсутствует. Нами не было учтено ни одного экземпляра за весь период наблюдений.

## ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований получены следующие результаты:

1. В Висимском государственном природном биосферном заповеднике выявлено около 100 видов наездников-ихневмонид, относящихся, примерно, к 57 родам из 16 подсемейств.
2. Наиболее многочисленными являются следующие подсемейства: *Gelinae*, *Ctenopelmatinae*, *Campopleginae*, *Microleptinae* и *Ichneumoninae*.
3. В сезонной динамике численности можно выделить два максимума: первый приходится на конец мая, второй — на конец июня.
4. Сезонная динамика численности различных подсемейств неодинакова. Для одних подсемейств характерен один максимум в течение сезона, для других — два.
4. Суточная динамика численности различных видов отличается большим разнообразием. Есть виды, ведущие дневной образ жизни, есть виды с ночной активностью. Общий максимум суточной активности сдвинут на вечерние часы (17–19 часов).

## ЛИТЕРАТУРА

Озол Э. Я. Динамика численности энтомофагов на примере наездников сем. *Ichneumonidae* (Нум.) // Прогноз в за-

- щите растений от вредителей и болезней. Рига, 1964. С. 209-220.
- Ольшванг В. Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: «Наука» Уральское отделение, 1992. С. 18–20.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Т.3, Ч.3. Перепончатокрылые. Л.: Наука, 1981.
- Терешкин А. М., Шляхтенко А. С. Опыт использования ловушки Малеза для изучения насекомых // Зоол. журн. 1989. Т. 68, Вып. 2 С. 290-292.
- Хумала А. Э. Наездники-ихневмониды фауны России и сопредельных стран (Подсемейства Micrileptinae и Oxitorinae). — М.: Наука, 2003, С. 67–70.
- Malais R A new insect trap // Entomol. Tidskr. 1937. V. 58. P. 148-160.
- Townes H A light-weight Malais trap // Entomol. News. 1972. V. 93. P. 239-247.
- Yu D. S. Taxapad, 1999. Программа.

## Аннотированный список миксомицетов Висимского государственного заповедника

К. А. Фефелов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, *fefelov\_k@ipae.uran.ru*

Миксомицеты или слизевики — непременная составляющая любых наземных экосистем. В традиционной микологической классификации они относятся к отряду *Mухомycota* и распределены между тремя классами: *Dictyosteliomycetes*, *Mухомycetes* и *Protosteliomycetes* (Новожилов, 1993). Жизненный цикл этих организмов начинается с выхода из споры одной или нескольких подвижных гаплоидных клеток. Они активно питаются и могут делиться митозом. Через некоторое время клетки попарно сливаются образуя зиготу. Далее путем митотического деления количество ядер в клетке увеличивается и образуется следующая стадия жизненного цикла — плазмодий. Плазмодий способен к активному перемещению и питанию, а при наступлении определенных условий формирует спорофоры, содержащие споры и напоминающие плодовые тела грибов-макромицетов. В пределах трех классов имеются вариации жизненного цикла, однако в конечном итоге образуются спорофоры, по которым и происходит определение видов. В природе миксомицеты встречаются преимущественно на разлагающейся древесине и коре, опаде, подстилке. Другими немаловажными субстратами можно считать кору живых деревьев, мхи, плодовые тела грибов-макромицетов, помет растительноядных животных. Их питание составляют преимущественно бактерии, дрожжи, детрит.

Настоящая работа посвящена инвентаризации миксомицетов Висимского государственного природного биосферного заповедника и является продолжением наших работ по изучению данной группы организмов в Свердловской области, на Урале и в России в целом (Новожилов, 2000; Фефелов, 2002).

До начала исследований в Висимском заповеднике имелись сведения о миксомицетах семи особо охраняемых природных территорий Урала: Печоро-Ильчский государственный биосферный заповедник, Вишерский государственный биосферный заповедник, Ильменский государственный заповедник, национальный парк «Югыд Ва», природ-

ный парк «Оленьи ручьи», национальный парк «Таганай», природный парк «Припышминские боры» (Мухин и др., 2003; Фефелов, 1999, 2003), а также Свердловской области (Novozhilov, Fefelov, 2000).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение миксомицетов Висимского заповедника проводилось в 2003–2004 гг. В полевых условиях проводились радиальные маршрутные выходы. При этом просматривались различные типы субстратов, на которых развиваются миксомицеты в максимально возможных количествах биотопов. Спорофоры миксомицетов срезались вместе с кусочком субстрата и помещались в гербарный коробок. Далее, собранные таким образом образцы, высушивались при комнатной температуре. Также в поле были собраны образцы коры живых деревьев и подстилки для метода влажной камеры. Данный метод является дополнительным для выявления видового состава миксомицетов, а также применяется при решении различных задач при изучении экологии и распространения миксомицетов. Метод основан на присутствии вместе с субстратом покоящихся стадий миксомицетов: спор, склероциев, цист. Образцы субстратов помещаются в гербарные пакеты и высушиваются при комнатной температуре. В лаборатории субстрат помещается в чашку Петри на фильтровальную бумагу и заливается водой. На следующей день излишки воды сливаются и производится первый просмотр. В дальнейшем просмотры повторяются с определенной периодичностью до полного высыхания субстрата (Novozhilov et al., 2000).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследований в Висимском заповеднике выявлено 74 вида миксомицетов 29 родов 11

семейств 6 порядков. Всего одним видом представлен класс *Protosteliomycetes* (*Ceratiomyxa fruticulosa*), остальные виды принадлежат к классу *Mухомycetes*.

Ниже приводится конспект биоты миксомицетов Висимского заповедника, основанный на собственных данных автора. Надродовая система миксомицетов, а также названия родов и видов приняты в соответствии с современными работами (Новожилов, 1993; Lado, 2001; Mitchel, 2001; Neubert et. al. 1993, 1995, 2000). Виды миксомицетов, зарегистрированные на территории заповедника, распределены по надродовым таксонам, а их описание приводятся по следующей схеме: *Латинское название вида* [синоним названия вида принятый в используемой литературе], кварталы (обозначенные в соответствии с лесоустройством 1986 года), где он отмечен, растительная формация, субстрат. Виды, впервые выявленные на территории России, отмечены звездочкой.

#### Поп. Ceratiomyxales

##### Сем. Ceratiomyxaceae

*Ceratiomyxa fruticulosa* (Mull.) Macbr — кв. 46; в пойме реки на веточном отпаде *Padus avium*.

#### Поп. Echinosteliales

##### Сем. Cladodermataceae

*Barbeyella minutissima* Meylan — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине покрытой печеночниками *Pinus sylvestris*.

*Cladoderma debaryanum* Blytt — кв. 44; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

##### Сем. Echinosteliaceae

*Echinostelium minutum de Bary* — кв. 45, 46, 109 кв.; во всех типах леса на коре живых деревьев.

#### Поп. Liceales

##### Сем. Cribrariaceae

*Cribraria argillacea* (Pers.) Pers. — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*.

*Cribraria aurantiaca* Schr. — кв. 45; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

*Cribraria cancellata* (Batsch) Nann. — Brem. — кв. 38, 45, 46, 109; в ельниках и сосняках на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Padus avium*, *Betula sp.*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*.

*Cribraria purpurea* Schr. — кв. 44; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

*Cribraria tenella* Schr. — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Abies sibirica*.

*Cribraria violacea* Rex — кв. 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.

##### Сем. Liceaceae

*Licea minima* Fr. — кв. 44, 109; в ельниках на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Padus avium*.

#### Сем. Reticulariaceae

*Enteridium intermedia* Nann. — Brem. — кв. 109; в ельнике на коре валежа *Padus avium*.

*Enteridium splendens* Morgan — кв. 46; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*.

*Lycogala epidendrum* (L.) Fr. — кв. 45, 46, 47, 50, 109; во всех биотопах на разлагающейся древесине и коре, веточном отпаде, плодовых телах грибов-макромицетов.

*Lycogala exiguum* Morgan — кв. 46, 109; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*, в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.

*Tubulifera arachnoidea* Jacq. — кв. 38, 45; в ельниках и сосняках на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*.

\* *Tubulifera casparyi* (Rostaf.) Lado — кв. 45; в ельнике на разлагающейся древесине *Betula sp.*

\* *Tubulifera dictyoderma* (Nann. — Bremek. & Loer.) Lado — кв. 38; в сосняке на коре валежа *Abies sibirica*.

#### Поп. Physarales

##### Сем. Didymiaceae

*Diderma montanum* (Meylan) Meylan — кв. 44; в ельнике на ксилофильных мхах *Picea obovata*.

*Diderma niveum* (Rostaf.) T Macbr. — 46 кв.; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*.

*Didymium clavus* (Alb. & Schwein.) Rabenh. — кв. 45, 109; в ельниках на разлагающейся древесине *Betula sp.*, на коре валежа *Padus avium*.

*Didymium crustaceum* Fr. — кв. 38, 45; в ельнике на ксилофильных мхах *Betula sp.*, в сосняке на коре валежа *Abies sibirica* покрытого мхами.

*Didymium difforme* (Pers.) Gray — кв. 45; в ельнике на опаде.

*Didymium melanospermum* (Pers.) Macbr. — кв. 38, 46; в ельнике на опаде, в сосняке на веточном отпаде *Abies sibirica*.

*Didymium nigripes* (Link) Fr. — кв. 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.

*Lepidoderma tigrinum* (Schr.) Rost. — кв. 38; в сосняке на ксилофильных мхах *Pinus sylvestris*.

##### Сем. Physaraceae

\* *Fuligo septica* var. *candida* (Pers.) R. E. Fr. [= *Fuligo candida* Pers.] — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Betula sp.*

*Fuligo leviderma* H Neubert, Nowotny & K Baumann — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Betula sp.*

*Fuligo luteonitens* L. G. Kreiglst. & Nowotny — кв. 47; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

*Fuligo septica* (L.) F. H. Wigg. — кв. 50; в ельнике на разлагающейся древесине *Abies sibirica*.



- Leocarpus fragilis* (Dicks.) Rost. — кв. 44, 45; в ельниках, на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, веточном отпаде *Betula* sp.
- Physarum album* (Bull.) Chevall. — кв. 38, 45, 46, 47, 50, 109; во всех биотопах, на разлагающейся древесине и коре, на веточном отпаде, плодовых телах грибов-макромицетов в пойме реки.
- Physarum bethelii* T Macbr. — кв. 45; в ельнике на отпаде *Betula* sp.
- Physarum cinereum* (Batsch) Pers. — кв. 45; в ельнике на ксилофильных мхах на *Pinus sylvestris*.
- Physarum contextum* (Pers.) Pers. — кв. 46; в пойме реки на мхах на коре *Padus avium*.
- Physarum globuliferum* (Bull.) Pers. — кв. 45; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Betula* sp.
- Physarum leucopus* Link. — кв. 50; в ельнике на плодовых телах ксилофильных грибов на *Populus tremula*.
- Physarum leucophaeum* Fr. — кв. 45, 46, 50; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*, в ельнике на разлагающейся древесине *Betula* sp., на разлагающейся древесине и на плодовых телах на *Populus tremula*.
- Physarum notabile* Macbr. — кв. 46; в пойме реки на коре валежа *Alnus incana*.
- Physarum psitacinum* Ditmar — кв. 109; в ельнике на коре валежа *Padus avium*.
- Physarum viride* (Bull.) Pers. — кв. 44, 46; в пойме реки на коре валежа *Padus avium*, в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.
- Willkommiana reticulata* (Alb. & Schwein.) Kuntze — кв. 109; в ельнике на разлагающейся древесине и коре *Padus avium*.

### Поп. Stemonitales

#### Сем. Stemonitidaceae

- Colloderma oculatum* (Lipp.) G Lister — кв. 38, 45; в ельнике и сосняке на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*.
- Comatricha elegans* (Rac.) G Lister — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*.
- Comatricha nigra* (Pers.) Schroeter — кв. 38, 45, 46, 50, 109; во всех формациях на разлагающейся древесине *Alnus incana*, *Pinus sylvestris*, *Padus avium*, *Populus tremula*, *Abies sibirica*.
- Comatricha pulchella* (Bab. Et Berk.) Rost. — кв. 38, 46; в пойме реки на коре валежного дерева *Padus avium*, в сосняке на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*.
- Enerthenema papillatum* (Pers.) Rost. — кв. 45, 46, 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Abies sibirica* в пойме реки на веточном отпаде *Padus avium*.
- Lamproderma columbinum* (Pers.) Rost. — кв. 44; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

- Paradiacheopsis fimbriata* (G Lister & Cran) Hertel ex Nann. — Bremek. — кв. 45, 46, 109; во всех биотопах на коре живых деревьев хвойных.
- Stemonaria longa* (Peck) Nann. — Bremek., R. Sharma & Y. Yamam. — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Betula* sp.
- Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr. — кв. 46; в пойме реки на коре валежа *Alnus incana*.
- Stemonitis fusca* Roth — кв. 38; в сосняке на коре валежа *Abies sibirica*.
- Stemonitis pallida* Wingate — кв. 46, 109; в пойме реки на коре валежа *Alnus incana*, в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.
- \* *Stemonitopsis gracilis* (G Lister) Nann. — Bremek. — кв. 47; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.
- Stemonitopsis typhina* (F. H. Wigg.) Nann. — Bremek. — кв. 46, 47, 109; в пойме реки, в ельниках на плодовых телах грибов на коре валежа *Betula* sp., на разлагающейся древесине *Padus avium*.

### Поп. Trichiales

#### Сем. Dianemaceae

- Calomyxa metallica* (Berk.) Nieuwl. — кв. 44, 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Padus avium*.

#### Сем. Trichiaceae

- Arcyodes incarnata* (Alb. & Schwein) O. F. Cook — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине *Abies sibirica*.
- Arcyria cinerea* (Bull.) Pers — кв. 38, 46, 109; во всех формациях на веточном отпаде *Betula* sp., *Padus avium*, на коре валежа *Abies sibirica*, на разлагающейся древесине *Betula* sp., *Pinus sylvestris*.
- Arcyria denudata* (L.) Wettst. — кв. 46; в пойме реки, на разлагающейся древесине и коре валежа *Alnus incana*.
- Arcyria incarnata* (Pers.) Pers. — кв. 38, 45, 46, 50; во всех формациях на разлагающейся древесине *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Betula* sp., на веточном отпаде *Alnus incana*.
- Arcyria obvelata* (Oeber) Onsberg — кв. 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.
- Arcyria oerstedtii* Rost. — кв. 44; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.
- Arcyria pomiformis* (Leers) Rost. — кв. 45, 46; в пойме реки на опаде, в ельнике на разлагающейся древесине *Pinus sylvestris*, на веточном отпаде *Picea obovata*.
- Arcyria stipata* (Schwein.) Lister — кв. 46; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*.
- Hyporhamma clavata* (Pers.) Lado — кв. 109; в ельнике на разлагающейся древесине *Padus avium*.
- Metatrichia floriformis* (Schwein.) Nann. — Bremek. — кв. 47; в ельнике на разлагающейся древесине *Picea obovata*.

\* *Metatrachia rosea* (Flatau & Nann. — Brem.) Nann. — Brem. — кв. 38; в сосняке на ксилофильных мхах на *Betula* sp.

*Metatrachia vesparium* (Batsch) Nann. — Brem. — кв. 38, 45, 50; в ельниках на разлагающейся древесине *Betula* sp., на веточном отпаде *Populus tremula*.

*Trichia botrytis* (Gmel.) Pers. — кв. 44, 45, 46, 109; во всех биотопах на разлагающейся древесине и коре.

*Trichia contorta* (Ditmar) Rost. — кв. 38, 45; в ельнике на разлагающейся древесине *Betula* sp., в сосняке на коре валежа *Abies sibirica*.

*Trichia decipiens* (Pers.) Macbr. — кв. 38, 44, 45, 46; во всех биотопах, на разлагающейся древесине и коре.

*Trichia favoginea* (Batsch) Pers. — кв. 46; в пойме реки на разлагающейся древесине *Alnus incana*.

*Trichia flavicoma* (A Lister) B Ing — кв. 38; в сосняке на разлагающейся древесине и коре *Abies sibirica*.

*Trichia varia* (Pers.) Pers. — кв. 38, 45, 46, 109; во всех биотопах на разлагающейся древесине.

Наибольшее количество видов содержит порядок *Physarales* — 24 видов. На втором месте находится порядок *Trichiales*, включающий 19 видов. За ним следуют *Liceales* и *Stemonitales* 14 и 13 видов, соответственно. *Echinosteliales* представлен тремя видами, а *Ceratiomyxales* одним. Пять таксонов впервые выявлены на территории России *Fuligo septica* var. *candida*, *Metatrachia rosea*, *Stemonitopsis gracilis*, *Tubulifera caspary*, *Tubulifera dictyoderma*.

Наибольшее видовое разнообразие и частота встречаемости миксомицетов отмечено на разлагающейся древесине и коре, что характерно для лесных биомов. Меньшее количество видов отмечено на коре живых деревьев, опаде, мхах, однако среди них имеются специфические виды, не встреченные нами на других субстратах. Только на коре живых деревьев выявлены *Echinostelium minutum*, *Paradiacheopsis fimbriata*, на опаде *Didymium difforme*, *D. melanospermum*, на эпиксильных мхах *Colloderma oculatum*, *Barbeyella minutissima*. Это виды характерные для таких микроместообитаний. Последний вид, хоть и встречен на Урале в разных его частях, однако на остальной территории России до сих пор не выявлен. Также стоит отметить находку *Willkommangea reticulata*. Вид довольно часто встречается в заповеднике в ельниках на разлагающейся древесине и коре рябины. В России известны всего две находки этого вида — в Московской области и Красноярском крае (частные сообщения).

Таким образом, на данный момент Висимский заповедник является одной из наиболее изученных в плане выявления видового состава миксомицетов особо охраняемых природных территорий России, наряду с Алтайским, Вишерским и Печо-

ро-Ильчским заповедниками (Барсукова, 2000; Фефелов, 2003; Новожилов, 1986). Однако, учитывая размер территории и разнообразие биотопов Висимского заповедника, можно предположить наличие на его территории значительно большего количества видов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барсукова Т. Н. Миксомицеты прителецкой части Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. Т. 34., вып. 6. 2000. С. 6–9.
- Мухин В. А., Третьякова А. С., Прядеин Д. В., Пауков А. Г., Юдин М. М., Фефелов К. А., Ширяев А. Г. Растения и грибы национального парка Припышминские боры. — Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 204 с.
- Новожилов Ю. К. Определитель грибов России. Отдел Мухомycota. — СПб.: Наука, 1993. Вып. 1: Класс Мухомycetes. 288 с.
- Новожилов Ю. К. Некоторые итоги изучения экологии и географии миксомицетов (Мухомycetes). Микология и криптогамная ботаника в России. Традиции и современность. Труды межд. конф. — СПб., 2000. С. 212–216.
- Фефелов К. А. Первые данные о миксомицетах Северного Урала. Актуальные проблемы биологии и экологии: 6 Молодеж. науч. конф.: тез. докл. — Сыктывкар, 1999. С. 260–261.
- Фефелов К. А. Миксомицеты Урала и их распространение в России. Современная микология в России: Первый съезд микологов России: тез. докл. — М., 2002. С. 104–105.
- Фефелов К. А. Миксомицеты заповедников Северного Урала. Заповедное дело России: принципы, проблемы приоритеты: материалы Междунар. науч. конф. (Жигулевск-Бахилова Поляна, 4–8.09.2002). — Бахилова Поляна, 2003. С. 398–399.
- Neubert H Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung sterreichs/H Neubert, W Nowotny, K Baumann. — Gomarigen: Karlheinz Baumann-Verlag, 1993. Bd. 1. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichales. 368 s.
- Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi/P. M. Kirk [et al.]. — Wallingford: CAB International, 2001. 655 p.
- Lado C Nomenmyx. A nomenclatural taxabase of Myxomycetes/C Lado// Cuadernos de trabajo de Flora Micologica Iberica. — Iberica; Madrid: CSIC, 2001. Vol. 16. 221 p.
- Mitchell D. W. Myxomycetes 2001/D. W. Mitchel. 2001. CD.
- Neubert H Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung sterreichs/H Neubert, W Nowotny, K Baumann. Gomarigen: Karlheinz Baumann-Verlag, 1995. Bd. 2: Physarales. 368 s.
- Novozhilov Yu. K., Fefelov K. A. An annotated checklist of the Myxomycetes of Sverdlovsk region, West Siberian lowland, Russia. // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 41–52.
- Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Zemlianskaia I. V., Fefelov K. A. Biodiversity of plasmodial slime moulds (Myxogastria): measurement and interpretation // Protistology. 2000. Vol. 1, N 4. P. 161–178.

## Предварительные сведения о фауне пиявок Висимского заповедника

Л. В. Черная, Л. А. Ковальчук

Институт экологии растений и животных УрО РАН, kovalchuk@ipae.uran.ru

Пиявки — интересная, но малоизученная для нашего региона группа гидробионтов. Роль этих кольчатых червей в водных экосистемах довольно значительна: они составляют существенное звено в трофической цепи, являются переносчиками ряда заболеваний, некоторые виды пиявок выступают в роли «санитаров» водоемов. По литературным данным в реке Сулем обитает четыре вида пиявок (Степанов, 2001, Ухова, 2001). Однако специальные исследования фауны пиявок в водных экосистемах Висимского заповедника и прилегающих к нему охранных территорий до сих пор не проводились.

Цель данного исследования — выявить видовой состав пиявок Сулемского водохранилища и участка реки Сулем в окрестностях д. Большие Галашки. Полевые исследования проводили в июле 2005 года в литоральной части изучаемых водных объектов. Пиявок собирали вручную с камней, водных растений и других предметов, погруженных в воду. Для изучения гирудофауны были выбраны участки водохранилища по обе стороны от плотины и запруженный участок реки Сулем. Обнаружено восемь видов пиявок, принадлежащих к трем семействам: *Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758), *Glossiphonia concolor* (Apathy, 1888), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758), *Hemiclepsis marginata* (O. F. Müller, 1846), *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Erpobdella testacea* (Savigny, 1822), *Erpobdella nigricollis* (Brandes, 1900), *Haemopsis sanguisuga* (Linnaeus, 1758).

Ниже приводится экологическая характеристика обнаруженных видов пиявок.

### Семейство плоских пиявок *Glossiphoniidae* Vaillant, 1890:

*Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758) — клепсина, или улитковая пиявка. *G. complanata* — одна из самых распространенных и многочисленных пиявок нашей страны. Она обыкновенна в прибрежной зоне равнинных рек, озер и озероподобных водоемов, а также в других постоянных стоячих водоемах. *G. complanata* обитает преимущественно в чистых или слабо загрязненных водах и более сильных загрязнениях, по-видимому, избегает (Лукин, 1976). Поэтому еще в первых таблицах сапробных организмов ее характеризовали как бета-мезосапроба-олигосапроба (Вислоух, 1916). Однако загрязнение воды, по-видимому, действует на нее косвенным образом, изменяя ус-

ловия питания: в загрязненных водоемах редко встречаются моллюски, кровь которых она сосет. Эти пиявки на редкость мало подвижны, не способны, как и все глоссифониды, плавать и благодаря этому и своей окраске тела с трудом могут быть замечены на субстратах, к которым они прикрепляются. *G. complanata* высасывает различных моллюсков (преимущественно легочных), но также нападает на личинок коретры и хирономид, высасывает икру рыб и коконы пиявок, не проявляющих заботу о потомстве. *G. complanata* — голоарктический вид. В СНГ клепсина распространена везде, вплоть до Камчатки.

*Glossiphonia concolor* (Apathy, 1888). Данные об экологических особенностях этой глоссифониды весьма незначительны. Она обитает в постоянных водоемах тех же типов, что и *G. complanata*, но в их распространении наблюдаются некоторые различия. В реках *G. concolor* всегда встречается значительно реже, чем *G. complanata*. В некоторых стоячих водоемах первая может быть многочисленнее второй. Возможно, что оба вида глоссифоний конкурируют между собой, причем в большинстве случаев *G. complanata* оказывается более жизнеспособной (Kalbe, 1966). Питается *G. concolor* предпочтительно за счет *Limnaea stagnalis* (Pawłowski, 1936c). Географическое распространение *G. concolor* слабо изучено. В пределах Палеарктики ареал рассматриваемого вида весьма обширен и в значительной степени совпадает с палеарктической частью ареала *G. complanata*.

*Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758) — двуглазая клепсина. *H. stagnalis* чаще всего встречается в небольших стоячих, сильно заросших водоемах. Довольно часто она попадает и на участках рек, характеризующихся медленным течением и значительным развитием растительности. Изредка гелобделла встречается и во временных водоемах с длительным стоянием воды. По данным Кальбе *H. stagnalis* несколько чаще встречается в альфа-мезосапробной зоне, чем в бета-мезосапробной зоне (Kalbe, 1966). Основным источником питания *H. stagnalis* служат мелкие беспозвоночные: личинки насекомых (главным образом хирономиды) и олигохеты, имеющие сравнительно тонкий покров. Питание гелобделлы за счет членистоногих облегчается тем, что пиявки выпускают в тело своих жертв пищеварительные ферменты, растворяющие все ткани. Но одновременно с растворенным содержимым своих жертв пияв-



ки, о которых идет речь, заглатывают и отдельные кусочки (Bennike, 1943). Следовательно, *H. stagnalis* является не кровососом, а хищником. *H. stagnalis* — одна из самых распространенных пресноводных пиявок на земном шаре, ее нередко относят к числу космополитов. Она повсеместно распространена в Палеарктике и по многочисленности занимает одно из первых мест, а нередко и первое место среди пиявок этой области.

*Hemiclepsis marginata* (O. F. Müller, 1846) обитает в разных постоянных водоемах, главным образом в стоячих, заросших старицах рек, в озероподобных водоемах вне поймы рек. В реках гемиклепсис встречается редко, причем обитает преимущественно в заливах с достаточно сильно развитой растительностью. *Hemiclepsis marginata* сосет кровь рыб и земноводных: тритонов и головастиков бесхвостых амфибий. Географическое распространение *H. marginata* остается до конца невыясненным. Эта пиявка возникла на юге-востоке Палеарктики, чем и объясняется ее редкая встречаемость по экологическим причинам в более холодных частях. *H. marginata* указана для ряда водоемов юга западной Сибири, но она встречается на протяжении этой территории значительно реже ряда обычных пиявок (Лукин, 1976).

#### Семейство глоточных пиявок *Erpobdellidae*

##### Blanchard, 1894:

*Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758) — малая ложноконская пиявка, или нефелида, или герпобделла, обитает в водоемах различных типов. Своего максимального развития эта герпобделла достигает во многих стоячих водоемах и в небольших слабо текучих и сильно заросших речках. В реках равнин *E. octoculata* обычно встречается чаще других широко распространенных пиявок, что, возможно, объясняется ее более совершенным приспособлением к плаванию, но не потребностью в значительном количестве кислорода, так как она может обитать в сильно загрязненных водах. В озерах и небольших стоячих водоемах с *E. octoculata* может успешно конкурировать *E. nigricollis*. Больше того в подобных водоемах первая может быть очень редка, а вторая — многочисленна. *E. octoculata* хорошо переносит недостаток кислорода и может обитать в сильно загрязненных водоемах, и чаще всего встречается в альфа-мезосапробной зоне (Kalbe, 1966). *E. octoculata* довольно безразлична к изменению рН и содержанию СаО, но чувствительна к гуминовым веществам. Эта пиявка принадлежит к эвритермным видам, но очень высокая температура действует на нее отрицательно (Bennike, 1943). Состав пищи *E. octoculata* меняется в зависимости от состава фауны водоема, в котором она обитает. Она питается мелкими беспозвоночными: олигохетами, личинками насекомых, маленькими рачками, икрой брюхоногих моллюсков и рыб, а также иногда занимается кан-

нибализмом, может поедать и мертвых животных. *E. octoculata* является самой многочисленной пиявкой в большинстве районов Палеарктики. За пределами этой области она не встречается.

*Erpobdella testacea* (Savigny, 1822) обитает преимущественно в мелких, болотистых водоемах, в лесных лужах, канавах и других сильно загрязненных водоемах, с толстым слоем донных отложений и крупных растительных остатков, но может встречаться в крупных озероподобных водоемах и на участках рек с медленным течением (Кулаев, 1932). *E. testacea* в отличие от других видов пиявок способна поддерживать на постоянном уровне обмен веществ даже при уменьшении количества растворенного в воде кислорода до одной трети нормального насыщения и способна жить в воде, содержащей гуминовые кислоты, очень бедной СаО и имеющей низкое рН (Bennike, 1943). В рацион питания *E. testacea* входят олигохеты, личинки насекомых, другие мелкие беспозвоночные. Географическое распространение *E. testacea* остается невыясненным. На северо-востоке европейской территории нашей страны и в Западной Сибири она редка.

*Erpobdella nigricollis* (Brandes, 1900) широко распространена в различных постоянных водоемах. Чаще всего она встречается в естественных стоячих водоемах, находящихся в пойме рек или не заливаемых речными водами. Она довольно характерна для озер, в особенности для сравнительно небольших или малых водоемов этого типа, в которых хорошо развита высшая растительность. *E. nigricollis* довольно часто встречается и на участках рек с медленным течением или совсем запруженных, т. е. в условиях, приближающихся к стоячим водоемам. Она отсутствует во временных водоемах, даже долго несущих воду и пересыхающих не каждый год. Хотя *E. nigricollis* не может быть причислена к типичным обитателям чистых вод, она избегает сильно загрязненные биотопы. В пределах нашей страны *E. nigricollis* распространена в водоемах европейской территории СНГ. В азиатской части СНГ *E. nigricollis* распространена в разных районах Западной Сибири, но встречается там реже *E. octoculata*, *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis*. Восточная граница ареала *E. nigricollis* проходит, по-видимому, по Енисею.

#### Семейство челюстных пиявок *Hirudinidae*

##### Whitman, 1886:

*Haemopis sanguisuga* (Linnaeus, 1758) — большая ложноконская пиявка. Встречается в маленьких водоемах: в лужах с длительным стоянием воды, в небольших стоячих водоемах поймы рек. Амфибиотический образ жизни *H. sanguisuga* позволяет ей обитать в прибрежной полосе и более крупных водоемов (рек и озер), но здесь она встречается значительно реже и в количественном отношении уступает другим обычным видам пия-



вок. *H. sanguisuga* индифферентна к химическому составу растворенных в воде веществ и к колебаниям содержания кислорода в воде (Bennike, 1943). Она может одинаково встречаться как в сильно загрязненных, так и в практически чистых водах, и ее сапробная характеристика очень широка. *H. sanguisuga* принадлежит к числу весьма прожорливых хищников, заглатывающих свою добычу целиком или отрывая от нее куски значительных размеров. Она пожирает самых разных животных, которых может одолеть: червей (в особенности крупных олигохет, а также пиявок), водных насекомых (большой частью их личинок), мягкотелых, небольших рыб, головастиков и т. д. Для поимки дождевых червей эта пиявка выползает на берег, где ее жертвами могут быть и наземные моллюски, например виноградные улитки. Сосать кровь своих жертв *H. sanguisuga* не может. *H. sanguisuga* обитает только в Палеарктике. В водоемах СНГ *H. sanguisuga* особенно многочисленна на юге европейской части страны, сравнительно часто встречается в Средней Азии. В европейской части СНГ к северу, к северо-востоку и в большинстве мест Сибири большая ложноконская пиявка становится все более редка (Лукин, 1976).

Водные объекты, в которых проводились наши исследования, различаются между собой по обилию макрофитов и населяющих их различных групп гидробионтов. Так, участок реки Сулем отличается от Сулемского водохранилища большим видовым разнообразием, как по водной растительности, так и по животным.

В Сулемском водохранилище обитают пиявки семи видов. По числу отловленных особей виды пиявок располагаются в ряд: *Erpobdella nigricollis* > *Helobdella stagnalis* > *Glossiphonia concolor* > *Erpobdella octoculata* > *Erpobdella testacea* > *Haemopsis sanguisuga* > *Glossiphonia complanata*. Для реки Сулем, в которой обнаружено также семь видов пиявок, этот ряд выглядит иначе: *Erpobdella octoculata* > *Erpobdella testacea* > *Helobdella stagnalis* > *Erpobdella nigricollis* > *Glossiphonia concolor* > *Haemopsis sanguisuga* = *Hemiclepsis marginata*. Отмечено, что «речная» гирудофауна численно превосходит фауну пиявок изучаемого водохранилища. В водохранилище не обнаружена *Hemiclepsis marginata* — паразит рыб и земноводных, но обитает улитковая пиявка *Glossiphonia complanata*.

В реке Сулем доминирует малая ложноконская пиявка *Erpobdella octoculata*, а в Сулемском водохранилище *Erpobdella nigricollis*. Оба вида этих глоточных пиявок конкурируют между собой за кормовую базу, и согласно своим экологическим особенностям, первая достигает своего массового развития на участках реки с медленным течением, а вторая — в стоячем водоеме. Известно, что обыкновенная рыба пиявка *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1758) — типичный оксифил, предпочитающий умеренные или низкие температуры воды, и летом мигрирует в более глубокие места водоема. Результаты наших исследований не подтвердили наличие в реке Сулем *P. geometra*, обнаруженной исследователями ранее (Степанов, 2001). Вероятно, это можно объяснить временем (лето) и местом (прибрежная зона) нашего сбора.

Запланированные нами дальнейшие комплексные исследования позволят расширить список фауны пиявок Висимского заповедника и изучить их эколого-физиологические особенности.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вислоух С. М. Таблицы показательных организмов // Учение о микроорганизмах. — СПб, 1916. Т. 2. С. 28–32.
- Кулаев С. И. К биологии *Herpobdella testacea* Savigny, 1820 // Русск. гидробиол. журн. 1925. Т. 4. С. 102–103.
- Лукин Е. И. Биологические заметки о пиявках бассейна реки Донца // Тр. Харьковск. тов. дослѣдн. природы. 1929. Т. 52. С. 33–76.
- Лукин Е. И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. В серии: Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. — Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Степанов Л. Н. К фауне донных беспозвоночных р. Сулем и ее притоков // Исследование эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 200–201.
- Ухова Н. Л. Энтомологические исследования в Висимском заповеднике // Исследование эталонных природных комплексов Урала. — Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. С. 205–217.
- Bennike S. A. B Contribution to the ecology of Danish freshwater leeches (Hirudinea) // Kobenhavn, 1943. 109p.
- Kalbe L Zur Okologie und Saprobiewertung der Hirudineen im Havelgebiet // Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1966. Т. 51. № 2. С. 243–277.
- Pawlowski L. K. Zur Okologie der Hirudineenfauna der Wigryseen // Arch. Hydrobiol. Ryb., Suwalki, 1936c. Bd. 10. S. 1–47.

## Анализ возрастнo-парцеллярной гетерогенности первобытных ельников Висимского заповедника

А. И. Широков<sup>1</sup>, Р. З. Сибгатуллин<sup>2</sup>, Е. Ю. Бакун<sup>3</sup>, Т. С. Проказина<sup>3</sup>

<sup>1</sup> — Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород

<sup>2</sup> — Висимский государственный природный заповедник, *visim@krv.ekt.usi.ru*

<sup>3</sup> — Центр экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, *kalynka@yandex.ru*

В статье описана парцеллярная структура *Tilieto-Abiegneto-Piceetum magnoherboso-dryopteridosum* и *Abiegneto-Piceetum ruboso (ideus) — dryopteridosum* в Висимском заповеднике. Показано что по особенностям парцеллярной структуры оба фитоценоза имеют климаксовый характер. Размер и доля участия парцелл с генеративными елью и пихтой, в обоих сообществах сходны. В составе травяного покрова пихто-ельников присутствует ширококравье. В обоих сообществах в спонтанной динамике возрастных парцелл улавливается циклический характер.

Исследования проходили на территории Висимского заповедника в верхней части лесного пояса г. Большой Сутук. В качестве основных зональных элементов растительности на данной территории рассматриваются южно-таежные пихтово-еловые высокотравно-папоротниковые леса (местами с примесью липы). Данные сообщества неоднократно исследовались в ботанико-географическом отношении, и большинством авторов отмечался их «первобытно-девственный» характер (Турков, Колесников, 1977; Турков, 1979а; Турков, 1979б). При этом наибольшее внимание в этих работах уделяется «бидоминантным» (Турков, 1979б) пихтово-еловым лесам, которые принимаются в качестве первобытных.

Целью данного исследования являлось изучение мозаичной организации ненарушенных лесных фитоценозов с позиций эколого-демографического подхода (Восточноевропейские..., 1994; Восточноевропейские леса, 2004). В основе данного подхода лежат представления о ключевой роли популяционной жизни эдификаторных видов деревьев в формировании мозаично-циклической системы климаксового фитоценоза. При этом в качестве основных элементов мозаичной системы такого сообщества рассматриваются «возрастные парцеллы» (Широков, 2005). Поскольку предлагаемый подход к выделению парцелл связан с основными этапами онтогенеза эдификаторов, то выделяются следующие типы парцелл (Широков, 2005):

- «окон» (без древостоя с разросшимся крупнотравьем и подлеском);
- подрост эдификаторных видов деревьев;
- взрослых генеративных особей деревьев.

Спонтанная динамика возрастных парцелл одновременно с онтогенезом в них особей древесных видов обуславливают устойчивое состояние климаксового фитоценоза.

Исследования включали детальное геоботаническое описание каждого типа парцелл по методике Браун-Бланке с анализом демографической

структуры ценопопуляций эдификаторов на пробных площадях 100 м<sup>2</sup>. Видовые названия растений даны по С. К. Черепанову (1995). Для каждого исследуемого фитоценоза проводилось детальное парцеллярное картирование на площади 0,5 га. Было изучено два сообщества: липо-пихто-ельник разнотравно-папоротниковый (*Tilieto-Abiegneto-Piceetum magnoherboso-dryopteridosum*) и пихто-ельник малиново-папоротниковый (*Abiegneto-Piceetum ruboso (ideus) — dryopteridosum*).

### *Tilieto-Abiegneto-Piceetum magnoherboso-dryopteridosum*

Древостой сложен такими эдификаторными видами деревьев, как ель сибирская (*Picea obovata*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), липа (*Tilia cordata*), единично в составе принимает участие береза пушистая (*Betula pubescens*). Сомкнутость древостоя в среднем составляет 0,6–0,8. В подлеске встречается рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), шиповник (*Rosa acicularis*), жимолость обыкновенная и Паласса (*Lonicera xylosteum, L. Palassii*) и др. Его проективное покрытие составляет в среднем 35–40%. В травостое (ОПП — 70%) четко выделяется 3 подъяруса. Высота растений, слагающих первый подъярус, достигает 0,7 м. Наибольшую роль в нем играют щитовник расширенный (*Dryopteris dilatata*) (обилие — 1), вейник тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata*) (1), борец северный (*Aconitum septentrionale*) (1), какалия копьелистная (*Cacalia hastate*) (+), крестовник лесной (*Senecio nemorensis*) (+) и др. Высота растений второго подъяруса не превышает 0,2–0,3 м. Преобладает ширококравье — *Aegopodium podagraria* (обилие — 1), *Pulmonaria obscura* (1), *Stellaria bungeana* (1), а так же *Gymnocarpium dryopteris* (1), *Carex macroura* (1) и др. Высота третьего подъяруса не превышает 0,1 м. Он сложен преимущественно бореальным мелкотравьем — *Oxalis acetosella* (обилие — 1), *Circaea alpina* (1) и др. В пределах данного фитоценоза было выделено 7 вариантов возрастных парцелл (табл. 1, 2; рис. 1, 2).

Парцеллы с генеративными особями ели в древостое занимают 19% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 34,6 м<sup>2</sup>. Характеризуются преобладанием в древостое генеративной ели (обилие — 3) при сомкнутости яруса 60–65%. Рассматривая демографические особенности ценопопуляций древесных видов (табл. 2), следует отметить преобладание в нижних ярусах в данной парцелле иматурных и виргинильных особей пихты (в большей степени) и липы (в меньшей степени).

Парцеллы с генеративными особями пихты в древостое занимают около 10% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 26,6 м<sup>2</sup>. Характеризуются преобладанием в древостое генеративной пихты (обилие — 3) при сомкнутости яруса 30–50%. В качестве демографических особенностей ценопопуляций древесных видов (табл. 2) следует отметить выраженное преобладание в нижних ярусах в данной парцелле иматурных и виргинильных особей липы.

Парцеллы с генеративными особями липы в древостое занимают около 10% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 28,5 м<sup>2</sup>. Характеризуется преобладанием в древостое генеративной липы (обилие — 3), при сомкнутости яруса 40–50%. В нижних ярусах отмечается преобладание иматурных и виргинильных особей ели (в большей степени) и пихты (в меньшей степени) (табл. 2).

Парцеллы с генеративными особями мелколиственных (береза, осина) видов в древостое занимают около 1% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 18,8 м<sup>2</sup> (площадь занимаемая 1–2-мя деревьями). Характеризуется преобладанием в древостое генеративной березы (обилие — 3), при сомкнутости яруса 30–40%. Рассматривая демографические особенности ценопопуляций древесных видов (табл. 2), следует отметить преобладание в нижних ярусах в данной парцелле иматурных и виргинильных особей ели и пихты.

Парцеллы с хвойным подростом занимают около 20% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 31,2 м<sup>2</sup>. Характеризуется началом смыкания подроста ели и пихты (общее проективное покрытие 40–50%) при отсутствии древостоя (зарастающее подростом окно).

Парцеллы с листовым подростом занимают 7,3% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 32,1 м<sup>2</sup>. Характеризуется началом смыкания подроста липы (единично ильма, черемухи). Их общее проективное покрытие 40–50%. Древостой как таковой отсутствует (зарастающее подростом окно).

Парцеллы без древостоя (свежеобразовавшиеся окна) занимают около 35% (табл. 1) от площади сообщества. Средняя площадь — 84,7 м<sup>2</sup>. Характеризуется сомкнувшимся подростом и разросшим-

ся высокотравьем, которые оказывают конкурентное давление на подрост древесных видов.

Циклические смены парцелл в результате их спонтанной динамики, вызванной отмиранием и вывалом состарившихся деревьев, представлены на рис. 3.

#### Abiegneto-Piceetum ruboso (ideus) — dryopteridosum

Древостой носит бидоминантный характер. Он образован исключительно елью и пихтой. Сомкнутость полога составляет в среднем 0,4–0,5. Именно эти сообщества рассматривались В. Г. Турковым (1979а; 1979б) как «первобытные пихто-ельники». Сильно развитый подрост (проективное покрытие — 50–60%) образован преимущественно малиной обыкновенной, которая в процессе конкуренции значительно вытесняет другие виды кустарников и подрост деревьев. В травостое (проективное покрытие — 50%) преобладают крупные папоротники и высокотравье. Так же, как и в предыдущем сообществе, он состоит из трех подъярусов, однако они слабо выражены (особенно второй и третий), что связано с конкурентным давлением со стороны малины. Высота растений, слагающих первый подъярус, достигает 0,7 м. Наибольшую роль в нем играют щитовник расширенный (обилие — 3), вейник тупочешуйный (+), борец северный (+), и др. Высота растений второго подъяруса не превышает 0,3–0,4 м. Преобладают — *Stellaria nemorum* (1), *Geranium sylvatica* (+), так же единично встречаются широколиственные виды (сныть, медуница неясная, *Asarum europeum*) и др. Высота третьего подъяруса не превышает 0,1 м. Он сложен преимущественно бореальным мелкотравьем кислица (обилие — 1), цирцея альпийская (1) и др. В пределах данного фитоценоза было выделено 4 варианта возрастных парцелл (табл. 3, 4, рис. 4, 5).

Парцеллы с генеративными особями ели в древостое занимают 20,8% (табл. 3) от площади сообщества. Средняя площадь — 40,3 м<sup>2</sup>. Характеризуются преобладанием в древостое генеративной ели (обилие — 3), при сомкнутости яруса 40–60%. Рассматривая демографические особенности ценопопуляций древесных видов (табл. 4), следует отметить преобладание в нижних ярусах в данной парцелле иматурных и виргинильных особей пихты.

Парцеллы с генеративными особями пихты в древостое занимают 12,7% (табл. 3) от площади сообщества. Средняя площадь — 23,9 м<sup>2</sup>. Характеризуются преобладанием в древостое генеративной пихты (обилие — 3), при сомкнутости яруса 40%. В нижних ярусах в данной парцелле преобладают иматурные и виргинильные особи ели (табл. 4).

Парцеллы с хвойным подростом занимают 18,2% (табл. 3) от площади сообщества. Средняя площадь — 27,7 м<sup>2</sup>. Характеризуется началом смы-

кания подростa ели и пихты (общее проективное покрытие 30–50 %) при отсутствии древостоя (за-растающее подростом окно).

Парцеллы без древостоя (свежеобразовавшиеся окна) занимают около 50 % (табл. 3) от площади сообщества. Средняя площадь — 257,5 м<sup>2</sup>. Характеризуется сомкнувшимися зарослями малины, которая оказывает сильнейшее конкурентное давление, как на высокотравье, так и на подрост древесных видов.

Циклические смены парцелл в результате их спонтанной динамики, вызванной отмиранием и вывалом состарившихся деревьев, представлены на рис. 6.

Проведенные исследования позволили выявить следующие закономерности:

1. Оба исследованных фитоценоза носят климаксовый характер (квазиклимаксовый). Об этом свидетельствует ярко выраженная возрастнo-парцеллярная структура сообществ и полночленность онтогенетических спектров ценопопуляций эдификаторных видов деревьев.
2. Рассматривая размер и долю участия парцелл с генеративными елью и пихтой, в обоих сообществах следует отметить их сходный характер (несмотря на отсутствие в одном из них парцелл с генеративной липой). Существенное увеличение доли окон без древостоя в бидоминантных пихто-ельниках связано, с одной стороны, с отсутствием вегетативно-активных видов деревьев (например, липы), а с другой — в агрессивнo-активном поведении малины, которая существенно снижает и даже подавляет развитие в окнах подростa хвойных видов. В связи с этим развитие подростa хвойных видов строго приурочено к пограничным зонам окна и парцелл с генеративными елью и пихтой. В условиях затенения снижается конкурентное воздействие малины.
3. Учитывая факт присутствия в составе травостоя в бидоминантных пихто-ельниках широкоотравья, а также явно выраженную пространственную нишу для парцелл с липой, которая, по-видимому, в настоящее время занята агрессивнo-активной малиной, следует

отметить, что сообщество находится на стадии диаспорического субклимакса. Отсутствие в составе древостоя липы, по-видимому, связано, с одной стороны, с давними пожарами, а с другой — с критическими условиями для существования в горных условиях этого широколиственного вида.

4. В обоих сообществах в спонтанной динамике возрастных парцелл улавливается циклический характер. Так, наличие в пихто-ельниках с липой благонадежного подростa хвойных в парцеллах с генеративной липой и, наоборот, подростa липы в парцеллах с генеративными хвойными свидетельствует о сменах этих парцелл по принципу «севооборотов». Это обусловлено биоэкологическими особенностями видов и популяционными механизмами (Восточноевропейские леса..., 2004). В бидоминантных пихто-ельниках так же наблюдаются циклические смены, только между хвойными парцеллами (с елью и пихтой).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Восточноевропейские широколиственные леса. — М.: Наука, 1994. 364 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. — М.: Наука, 2004. Т. 1, 2. 479 с., 575 с.
- Турков В. Г. Динамика растительного покрова Висимского заповедника в процессе хозяйственного освоения его территории (XVII–XX в. в.) // Горная тайга Среднего Урала. — Свердловск, 1979а. С. 12–31.
- Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Горная тайга Среднего Урала. — Свердловск, 1979б. С. 121–140.
- Турков В. Г., Колесников Б. П. Очерк природы Висимского государственного заповедника // Популяционные и биогеоценотические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. — Свердловск, 1977. С. 5–47.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). — СПб.: «Мир и семья», 1995. 992 с.
- Широков А. И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.

Таблица 1

#### Характеристика возрастнo-парцеллярного сложения в *Tilieto-Abiegneto-Piceetum magnoherboso-dryopteridosum*

| Параметры                                  | Парцеллы            |                       |                      |                               |                     |                      |                        |
|--|---------------------|-----------------------|----------------------|-------------------------------|---------------------|----------------------|------------------------|
|  | С генеративной елью | С генеративной пихтой | С генеративной липой | С генеративными мелколистными | С хвойным подростом | С листовым подростом | «Окна» (без древостоя) |
| Средняя площадь парцеллы (м <sup>2</sup> ) | 34,6                | 26,6                  | 28,5                 | 18,8                          | 31,2                | 32,1                 | 84,7                   |
| Максимальная площадь (м <sup>2</sup> )     | 96,9                | 50,0                  | 56,2                 | 21,9                          | 68,7                | 81,2                 | 237,5                  |



| Параметры                             | Парцеллы            |                       |                      |                                  |                     |                      |                        |
|---------------------------------------|---------------------|-----------------------|----------------------|----------------------------------|---------------------|----------------------|------------------------|
|                                       | С генеративной елью | С генеративной пихтой | С генеративной липой | С генеративными мелколиственными | С хвойным подростом | С листовым подростом | «Окна» (без древостоя) |
| Минимальная площадь (м <sup>2</sup> ) | 15,6                | 12,5                  | 12,5                 | 15,6                             | 12,5                | 12,5                 | 18,7                   |
| Доля от площади фитоценоза (%)        | 19,0                | 9,1                   | 9,7                  | 0,9                              | 19,7                | 7,3                  | 34,3                   |

Таблица 2

**Демографическая характеристика ценопопуляций древесных эдификаторов в  
*Tilieto-Abiegeto-Piceetum magnoherboso-dryopteridosum***

| Парцеллы, виды деревьев                          | Доля участия (%) в онтогенетических группах |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
|--|---|------|-----------------|------|------|------|------|------|---|--|
|  | j   | im1  | im <sup>2</sup> | v2   | v2   | g1   | g2   | g3   | s |  |
| <b>Парцеллы с генеративной елью</b>              |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | 6,2   | 18,7 | –               | 18,7 | 6,2  | –    | 37,7 | 12,5 | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | 5,4  | 56,8            | 37,8 | –    | –    | –    | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | 18,2 | 63,6            | 18,2 | –    | –    | –    | –    | – |  |
| <b>Парцеллы с генеративной пихтой</b>            |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | –   | 6,7  | 63,3            | 13,3 | 6,7  | –    | 10,0 | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | 11,1 | 16,7            | 27,8 | –    | 33,3 | 11,1 | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | 18,4 | 69,4            | 6,1  | –    | 6,1  | –    | –    | – |  |
| <b>Парцеллы с генеративной липой</b>             |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | –   | 16,8 | 16,8            | 50,0 | –    | –    | 16,4 | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | 22,7 | 18,2            | 50,0 | 9,1  | –    | –    | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | –    | 39,1            | 8,7  | 4,3  | 21,7 | 26,2 | –    | – |  |
| <b>Парцеллы с генеративными мелколиственными</b> |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | –   | 11,8 | 41,2            | 23,5 | 17,6 | 5,9  | –    | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | 50,0 | 30,0            | 10,0 | 10,0 | –    | –    | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | –    | –               | –    | –    | –    | –    | –    | – |  |
| <b>Парцеллы с хвойным подростом</b>              |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | 10,7  | –    | 46,4            | 21,5 | 17,8 | –    | 3,6  | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | 3,4  | 24,1            | 27,7 | 34,5 | 3,4  | 6,9  | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | 12,5  | 75,0 | 12,5            | –    | –    | –    | –    | –    | – |  |
| <b>Парцеллы с листовым подростом</b>             |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | 77,8  | 11,1 | –               | 3,7  | 7,4  | –    | –    | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | 22,3  | 22,2 | 11,1            | 22,2 | 22,2 | –    | –    | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | 11,3 | 56,5            | 30,6 | 1,6  | –    | –    | –    | – |  |
| <b>Парцеллы «окон» (без древостоя)</b>           |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | –   | 28,7 | 42,9            | 14,2 | –    | –    | 14,2 | –    | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | –   | –    | 85,7            | –    | –    | 14,3 | –    | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | –   | 64,3 | 28,6            | –    | 7,1  | –    | –    | –    | – |  |
| <b>В целом для сообщества</b>                    |   |      |                 |      |      |      |      |      |   |  |
| <i>Picea obovata</i>                             | 3,1   | 19,2 | 41,2            | 23,4 | 7,2  | 2,4  | 3,2  | 0,3  | – |  |
| <i>Abies sibirica</i>                            | 2,0   | 23,8 | 13,8            | 34,3 | 11,1 | 13,5 | 1,5  | –    | – |  |
| <i>Tilia cordata</i>                             | 0,7   | 9,2  | 48,1            | 18,2 | 19,0 | 3,2  | 1,6  | –    | – |  |

Таблица 3

**Характеристика возрастно-парцеллярного сложения в *Abiegneto-Piceetum ruboso (ideus) — dryopteridosum***

| Параметры                                  | Парцеллы            |                       |                     |                        |
|--|---------------------|-----------------------|---------------------|------------------------|
|  | С генеративной елью | С генеративной пихтой | С хвойным подростом | «Окна» (без древостоя) |
| Средняя площадь парцеллы (м <sup>2</sup> ) | 40,3                | 23,9                  | 27,7                | 257,5                  |
| Максимальная площадь (м <sup>2</sup> )     | 150,0               | 56,2                  | 59,4                | 506,2                  |
| Минимальная площадь (м <sup>2</sup> )      | 12,5                | 12,5                  | 9,4                 | 40,6                   |
| Доля от площади фитоценоза (%)             | 20,8                | 12,7                  | 18,2                | 48,3                   |

Таблица 4

**Демографическая характеристика ценопопуляций древесных эдификаторов в *Abiegneto-Piceetum ruboso (ideus) — dryopteridosum***

| Парцеллы, виды деревьев                | Доля участия (%) в онтогенетических группах |      |                 |      |     |      |      |      |      |
|--|---|------|-----------------|------|-----|------|------|------|------|
|  | j   | im1  | im <sup>2</sup> | v2   | v2  | g1   | g2   | g3   | s    |
| <b>Парцеллы с генеративной елью</b>    |   |      |                 |      |     |      |      |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                   | -   | -    | 37,5            | -    | -   | -    | 25,0 | 37,5 | -    |
| <i>Abies sibirica</i>                  | 7,7   | -    | 42,3            | 46,1 | -   | 3,9  | -    | -    | -    |
| <b>Парцеллы с генеративной пихтой</b>  |   |      |                 |      |     |      |      |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                   | -   | 41,2 | 41,2            | 11,8 | -   | -    | 5,8  | -    | -    |
| <i>Abies sibirica</i>                  | 2,6   | 15,4 | 35,9            | 28,2 | -   | 7,7  | 10,2 | -    | -    |
| <b>Парцеллы с хвойным подростом</b>    |   |      |                 |      |     |      |      |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                   | 37,5  | 31,3 | 6,2             | 18,8 | 6,2 | -    | -    | -    | -    |
| <i>Abies sibirica</i>                  | -   | 7,7  | 34,6            | 50,0 | 7,7 | -    | -    | -    | -    |
| <b>Парцеллы «окон» (без древостоя)</b> |   |      |                 |      |     |      |      |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                   | 28,6  | 42,8 | -               | -    | -   | -    | -    | 14,3 | 14,3 |
| <i>Abies sibirica</i>                  | -   | -    | -               | -    | -   | -    | -    | -    | -    |
| <b>В целом для сообщества</b>          |   |      |                 |      |     |      |      |      |      |
| <i>Picea obovata</i>                   | 8,2   | 29,3 | 9,5             | 8,4  | 5,3 | 11,2 | 9,4  | 19,2 | 1,5  |
| <i>Abies sibirica</i>                  | 14,1  | 33,8 | 12,1            | 14,1 | 1,3 | 18,2 | 4,3  | 2,1  | -    |

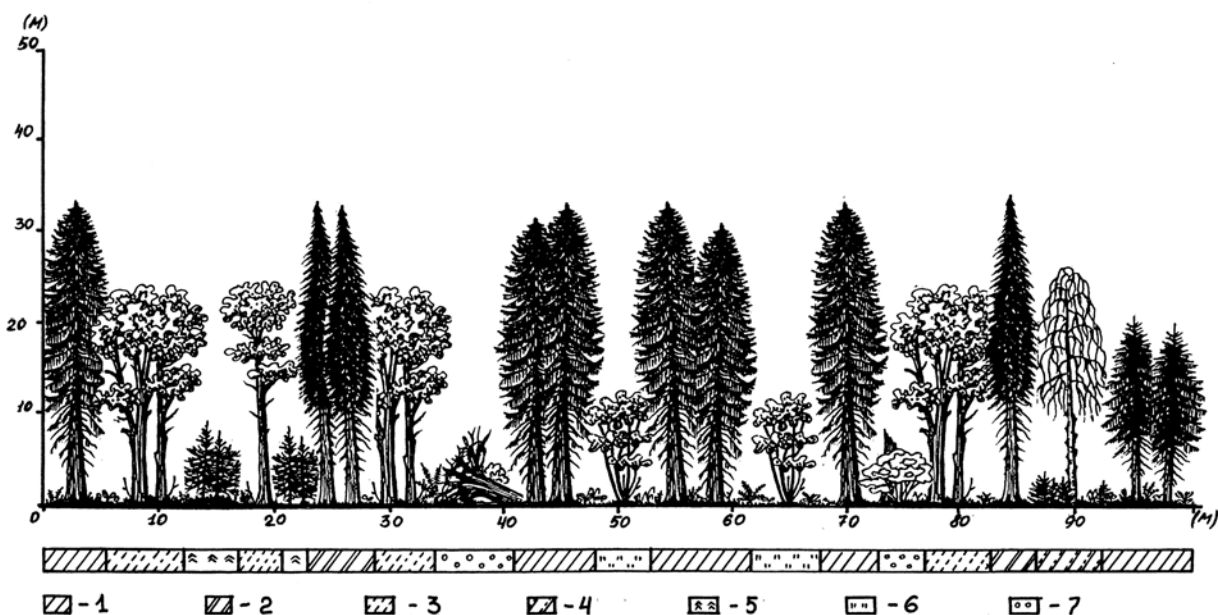


Рис. 1. Профиль парцеллярного сложения в пихто-ельнике с липой.

Парцеллы: 1- с генеративной елью, 2- с генеративной пихтой, 3- с генеративной липой, 4- с генеративными мелколиственными, 5- с хвойным подростом, 6- с лиственным подростом, 7- окна без подроста.

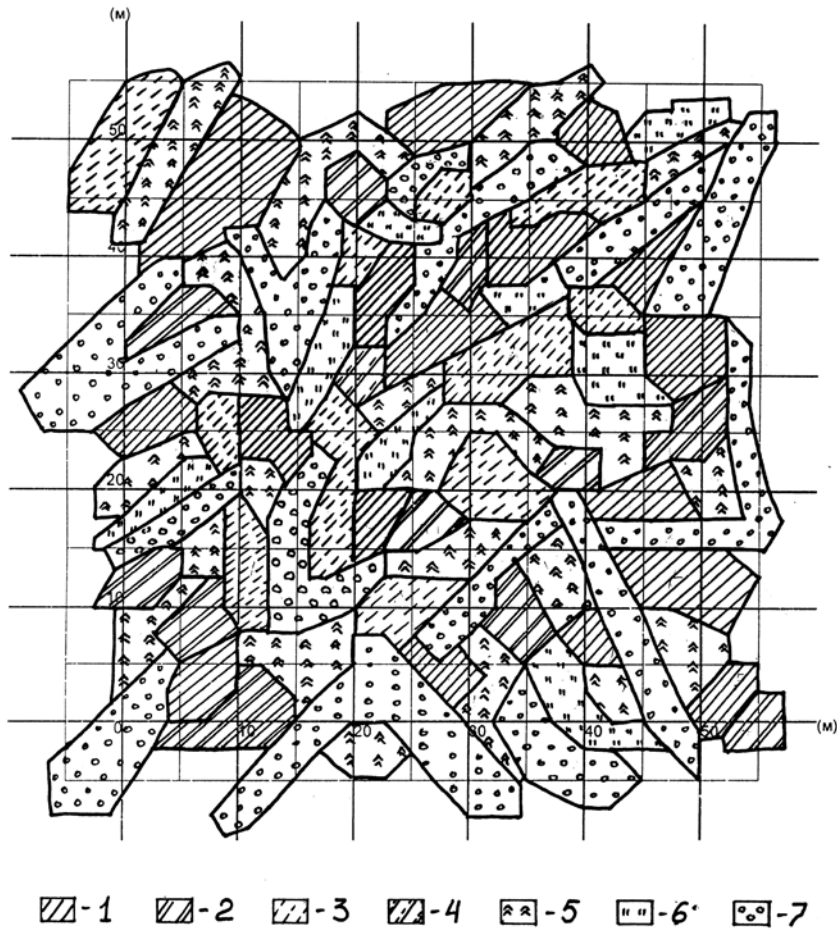


Рис. 2. Фрагмент схемы парцеллярного сложения в пихто-ельнике с липой.  
 Парцеллы: 1- с генеративной елью, 2- с генеративной пихтой, 3- с генеративной липой,  
 4- с генеративными мелколиственными, 5- с хвойным подростом,  
 6- с лиственным подростом, 7- окна без подростка.

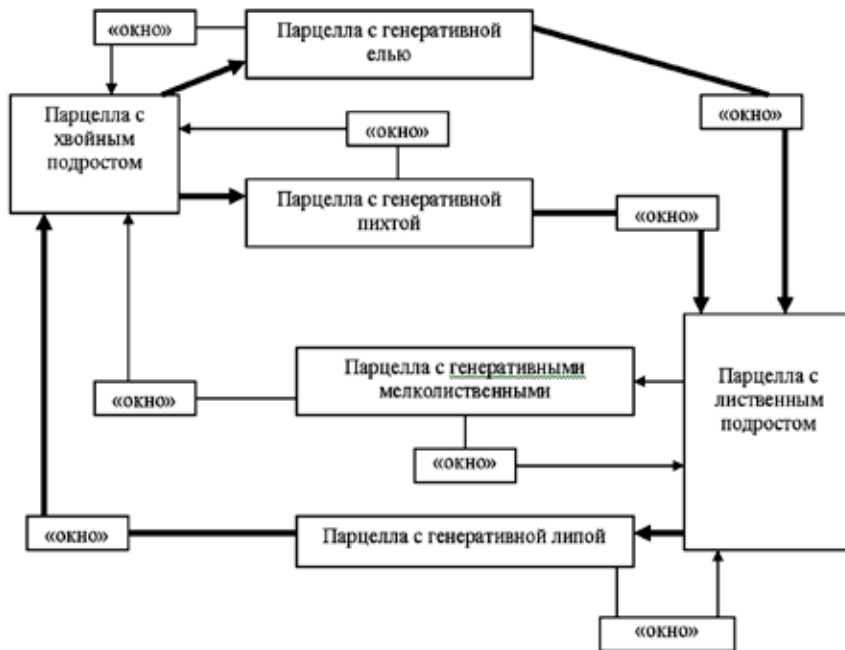


Рис. 3. Схема циклических смен возрастных парцелл в пихто-ельнике с липой.  
 Жирной стрелкой отмечены наиболее значимые для экосистемы  
 смены широколиственных деревьев на хвойные и наоборот

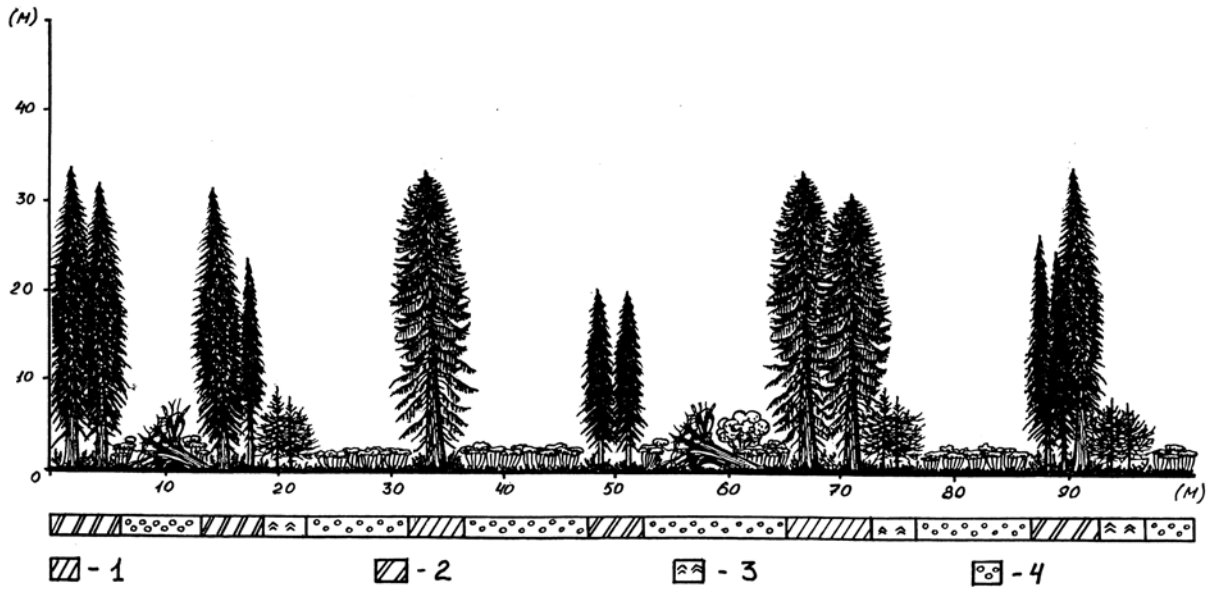


Рис. 4. Профиль парцеллярного сложения в пихто-ельнике.

Парцеллы: 1- с генеративной елью, 2- с генеративной пихтой, 3- с хвойным подростом, 4- окна без древостоя

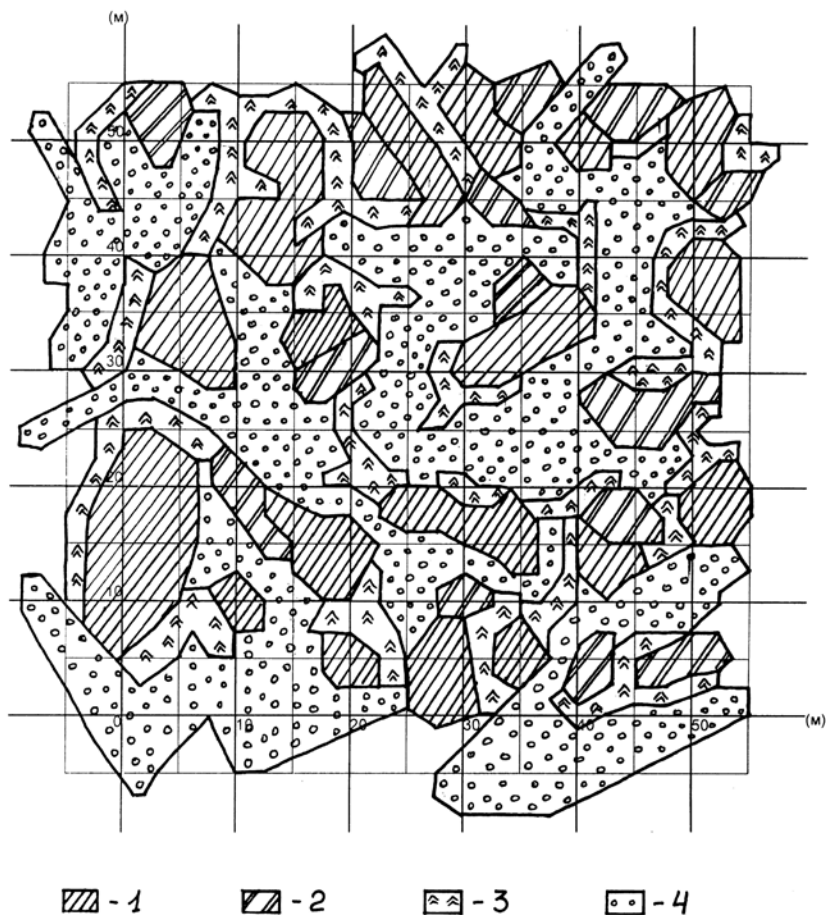


Рис. 5. Фрагмент схемы парцеллярного сложения в пихто-ельнике.

Парцеллы: 1- с генеративной елью, 2- с генеративной пихтой, 3- с хвойным подростом, 4- окна без древостоя



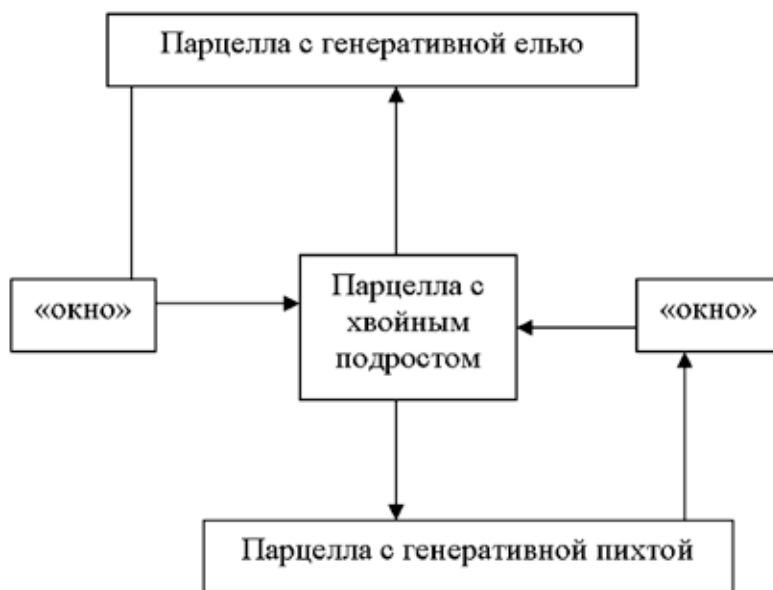


Рис. 6. Схема циклических смен возрастных парцелл в пихто-ельнике

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ**

**Материалы научной конференции,  
посвященной 35-летию Висимского заповедника  
(Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.)**

Отв. редактор Ю. Ф. Марин

Оформление, компьютерная верстка:  
Лаборатория издательских технологий, (343) 358-97-31

Подписанов печать XX.08.2006. Формат 90x60/8. Печать офсетная. Бумага офсетная.  
Усл. печ. л. 42,0. Тираж 300 экз. Заказ №XXX.

Отпечатано в типографии

Лицензия ЛР №066595 от 19.05.1999  
ООО «Средне-Уральское книжное издательство. Новое время»  
620077, Екатеринбург, а/я 62