

УДК 630*+528.8

БИОТОПИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ЧЕРНИКИ, БРУСНИКИ И ГОЛУБИКИ В ПИНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2019 г. С. Ю. Попов*

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет,
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

*E-mail: s_yu_popov@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.04.2018 г.

После доработки 25.04.2018 г.

Принята к публикации 04.02.2019 г.

Vaccinium myrtillus, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* в лесной зоне на территории Европейской России являются широко распространенными видами. На основе обработки 584 геоботанических описаний, собранных в Пинежском заповеднике, составлено представление о всем спектре биотопов и местообитаний данной территории. Проведен анализ биотопического распределения этих трех видов и изучена их экологическая приуроченность к факторам увлажненности, трофности, кислотности, богатства почв азотом и освещенности, оцененных по шкалам Д.Н. Цыганова. Биотопическая приуроченность трех видов рода *Vaccinium* включает относительно широкий спектр местообитаний – от влажнотравных до черничных лесов. В небольших количествах они могут быть встречены на болотах всех типов генезиса. Фитоценологические оптимумы трех видов различаются довольно хорошо: для черники это нормально дренированные черничные типы леса, для брусники – чуть более дренированные листовничники, для голубики – недостаточно дренированные сосняки долгомошные. Значения экологических факторов, рассчитанные по шкале Д.Н. Цыганова, отражают экологические предпочтения изучаемых видов. Почти по всем факторам виды имеют хорошие различия на высоком уровне значимости.

Ключевые слова: черника, брусника, голубика, биотопическое распределение, фитоценологический оптимум вида, экологические факторы.

DOI: 10.1134/S0024114819030070

Vaccinium myrtillus, *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum* – обычные виды разных типов хвойных лесов на территории Европейской России. Они являются, пожалуй, самыми распространенными ягодными растениями в таежной зоне. По преобладанию их в напочвенном покрове, выделяются некоторые типы леса (Сукачев, 1975). Другими словами, эти виды являются настолько обычными и сами собой разумеющимися, что изученность их экологии остается на качественном эмпирическом уровне. В основном, виды рода *Vaccinium* в настоящее время активно изучаются с биохимической точки зрения, и как ягодники (Jaakola et al., 2004; Демаков и др., 2010; Конюхова и др., 2013; Старичин, Беляев, 2014; Залесов, Панин, 2017; Лугинина и др., 2017).

Экологическая приуроченность трех рассматриваемых видов была уже довольно давно определена эмпирически (Ellenberg, 1974, Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983), и с тех пор не подвергалась проверке количественными методами, за одним исключением. Для черники Л.А. Жукова с соавт. (2010) провела оценку экологической при-

уроченности по шкалам Д.Н. Цыганова для разных регионов Европейской России на статистической основе. Последнее время шкалам Д.Н. Цыганова в геоботанической литературе отдается все большее предпочтение, по сравнению со шкалами Л.Г. Раменского и Г. Элленберга, поскольку они дают более адекватные результаты, соответствующие как теоретическим ожиданиям, так и прямым измерениям факторов среды (Бабешина и др., 2004, 2011; Жукова, 2010; Тетерюк, 2000; Зубкова, 2011; Попов, Федосов, 2017; Беляева, Черненкова, 2018). Поэтому в настоящей работе оценка экологической приуроченности видов рода *Vaccinium* также оценивается по шкалам Д.Н. Цыганова.

Распространение видов рода *Vaccinium* по биотопам также хорошо известно, но эта информация разбросана в неявном виде среди многочисленных геоботанических работ (Сабуров, 1972; Пучнина, 2000; Василевич, 2004; Кучеров и др., 2010; Кутенков, Кузнецов, 2013; и мн. др.).

Целью данной работы является систематизация знаний по экологии *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-*

idaea и *V. uliginosum*: выявление биотопического распределения и экологических предпочтений видов в северной тайге Европейской России с использованием современных количественных методов обработки экологических данных.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве ключевого участка для изучения биотопического распределения видов рода *Vaccinium* в северной тайге выбран Пинежский заповедник (его площадь 51807.0 га). На этой территории сосредоточено высокое разнообразие ландшафтов и растительных сообществ, присущих северной тайге Европейской части России (Попов, 2016), что особенно благоприятно для изучения биотопического распределения видов.

Геоботанические описания травяно-кустарничкового и мохового ярусов во всех типах растительности (леса, луга, болота и т.д.) выполняли на пробных площадях размером 10 × 10 м. Такой размер площади является минимальным для выявления флористического разнообразия в лесных сообществах (Корчагин, 1964). Производили глазомерную оценку проективного покрытия (в % от общей площади) для каждого вида травяно-кустарничкового и мохового ярусов. При проведении полевых работ мы стремились описать всю растительность, а не только биотопы со сфагновыми мхами, для полного охвата все экологического пространства местообитаний и растительных сообществ. Описания составляли на полевых маршрутах, которые планировали с таким расчетом, чтобы они проходили основными ландшафтными урочища заповедника, занимающие разную площадь и характеризующиеся своими особенностями растительности. Таким образом, описаниями было охвачено практически полное разнообразие сообществ заповедника во всех ландшафтах, а число описаний каждого биотопа примерно пропорционально занимаемой им площади на изученной территории. Всего сделано 584 описания растительных сообществ, из них 497 выполнены С.Ю. Поповым в ходе маршрутных исследований, 87 – Л.В. Пучниной на постоянных пробных площадях и маршрутах.

По данным полевых описаний составлена классификация растительности на основе принципов, предложенных Д.Н. Сабуровым (1972) с применением современных методов многомерной статистики и ординации (Смирнов, Ханина, 2004). Проверку достоверности выделения групп ассоциаций осуществляли с помощью дискриминантного анализа. Ординацию сообществ проводили методом бестрендового анализа соответствий (DCA) в пакете PC-ORD 5.0 (McCune, Grace, 2002). 584 геоботанических описания были классифицированы в 28 групп ассоциаций.

По преобладанию видов той или иной экологической группы выделяли группы ассоциаций (серии – по Д.Н. Сабурову (1972)). В кустарничково-зеленомошных лесах выделяли черничную группу ассоциаций по преобладанию бореальных кустарничков и мелкотравья. В сфагновых лесах выделены травяно-сфагновая (по преобладанию хвощей болотного и лесного и мезотрофных видов сфагнов – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*) и сфагновая (по преобладанию видов олиготрофно-болотных сфагнов и вересковых кустарничков с пушицей) группы ассоциаций. В травяном классе выделены влажнотравная (по преобладанию бореальных гигрофитов), широколиственная (по преобладанию видов бореального и неморального широколиственного травья) группы. Долгомощную группу выделяли по преобладанию видов группы хвоща лесного (Кутенков, Кузнецов, 2013). Разнотравная группа, помимо бореальных кустарничков и мелкотравья, характеризуется значительной встречаемостью (по сравнению с черничной группой) видов широколиственного травья. Группы ассоциаций для болот выделяли по типу питания и генезису (верховые, переходные и т.д.).

Экологические характеристики каждой группы ассоциаций определяли по шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Экологический индекс каждого описания определялся через средневзвешенные значения обилия видов по факторам: увлажнения почв (HD), кислотности (RC), трофности (TR), обеспеченности почв азотом (NT) и освещенности (LC) по формуле:

$$E = \sum (r_i e_i) / \sum r_i,$$

где r_i – проективное покрытие вида i в описании, e_i – значение экологического индекса для этого вида (Цыганов, 1983; Заугольнова и др., 1995; Дегтева и др., 2001). Оценку значимости различий для 5 экологических факторов (NT, HD, RC, TR, LC) между группами ассоциаций производили по множественному непараметрическому критерию однородности Дункана (Халафян, 2010). По значениям этих факторов в каждом описании с помощью кластерного анализа методом k -средних 28 групп ассоциаций были объединены в 12 групп местообитаний (рис. 1) (Попов, Федосов, 2017).

Для видов рода *Vaccinium* по балльным оценкам каждого описания рассчитаны основные статистические показатели: средняя, медиана, минимум, максимум и стандартное отклонение по каждому из пяти экологических факторов. Значимость различий между тремя видами по каждому экологическому фактору также проверялась по критерию Дункана.

На рис. 1 представлен результат ординации 584 описаний в первых двух осях варьирования DCA. Из рисунка видно, что значения осей имеют высокую корреляцию со значениями экологи-

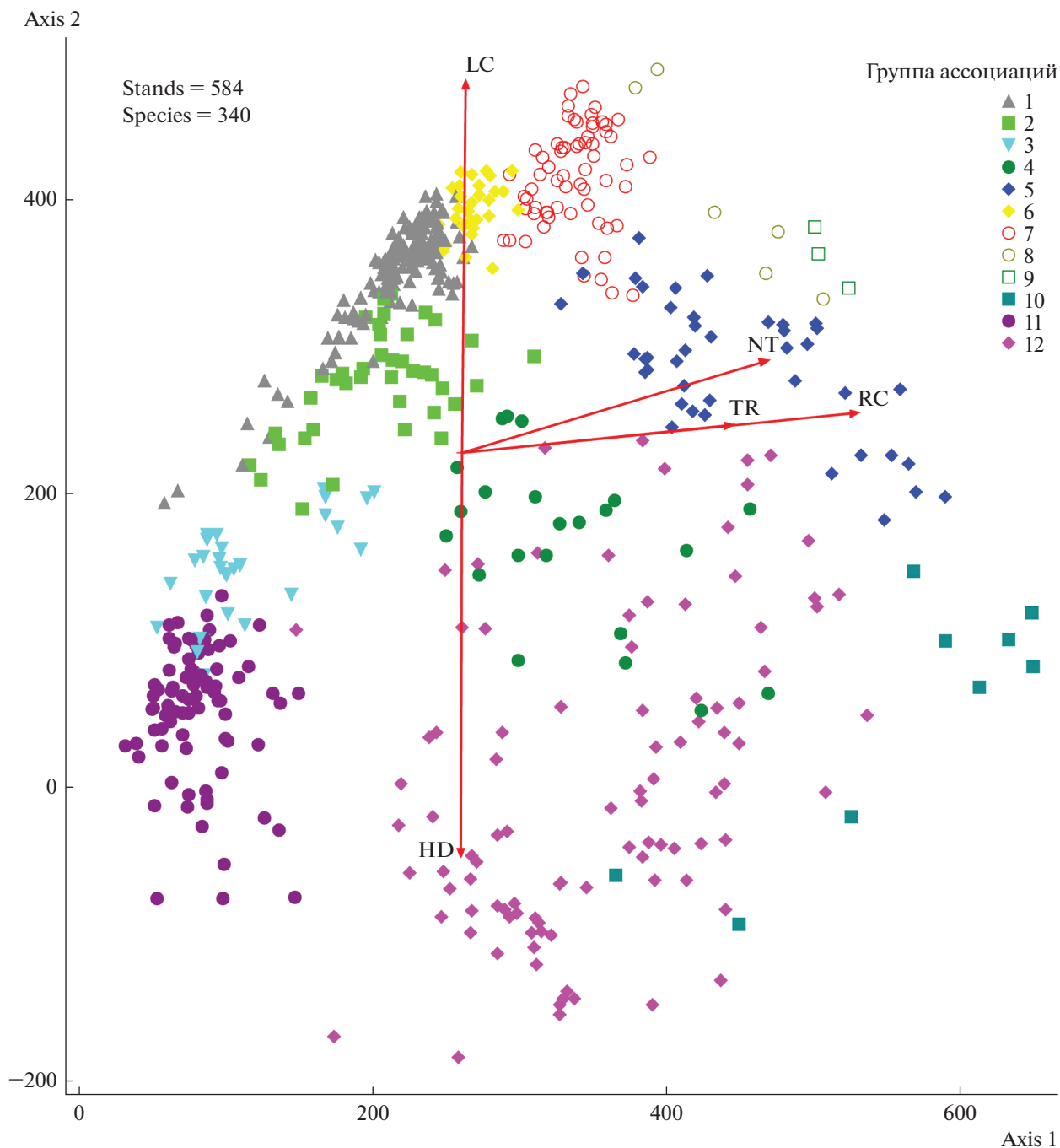


Рис. 1. Ординация 584 геоботанических описаний в осях DCA. Группы по сходству условий местообитания: 1 – сосняки, ельники и березняки черничные; 2 – сосняки, ельники и березняки долгомошные; 3 – сосняки и ельники сфагновые; 4 – ельники, березняки, ивняки травяно-сфагновые; 5 – ельники, березняки, сероольшаники, ивняки, луга влажнотравные; 6 – ельники, лиственничники и березняки разнотравные; 7 – ельники и березняки широколиственные; 8 – луга высокотравные; 9 – луга разнотравные; 10 – болота низинные травяно-гипновые; 11 – болота верховые; 12 – болота переходные и болота переходные ключевые. Оси в центре соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность (длина и угол наклона осей соответствуют степени скоррелированности с осями варьирования DCA).

ческих факторов (оси в центре облака точек): ось 2 – с влажностью почвы и освещенностью, ось 1 – со значениями факторов богатства почвы. В табл. 1 приведены значения коэффициентов корреляции между осями DCA и факторами. Та-

ким образом, рис. 1 можно рассматривать и как визуализацию распределения сообществ и местообитаний в экологическом пространстве.

Нагрузки на оси определяли по расстоянию Брэя–Кертиса (Сьеренсена). Они составили

Таблица 1. Коэффициент корреляции Пирсона между значениями осей DCA и экологических факторов

Экологический фактор	Axis 1	Axis 2
HD	-0.06	-0.90
TR	0.83	0.21
NT	0.79	0.40
RC	0.88	0.31
LC	0.11	0.83

Примечание. Экологические факторы: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность; Axis 1, Axis 2 – оси DCA (см. рис. 1).

31.2% на первую ось и 33.6% – на вторую. Нагрузка на первую ось меньше, чем на вторую из-за того, что было применено вращение на 90°. В то же время обе оси примерно в равном соотношении отвечают за степень разброса данных. Собственные значения осей составили 0.81 и 0.56 для первой и второй осей соответственно. Длина градиента для первой оси составила 6.7 и 6.2 – для второй. Столь высокие значения перечисленных показателей говорят о высокой значимости осей ординации и отражении ими экологически верной информации (Джонгман и др., 1999).

По численным значениям экологических индексов для описаний, в которых были встречены изучаемые виды, оценивали их экологические предпочтения по каждому экологическому фактору. Биотопическое распределение оценивали на основе таблицы фитоценологической значимости видов, которая определяется через встречаемость и обилие (Работнов, 1974). Для установления сходства биотопического распределения видов использовали коэффициент Сьеренсена, рассчитываемый по формуле:

$$I_j = 2c/(a + b),$$

где a – число биотопов для первого вида, b – число биотопов для второго вида, c – общее число биотопов для первого и второго видов (Шмидт, 1984). Статистический анализ данных производили в программе Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Подробная характеристика синтаксонов, перечисленных в табл. 2, была дана ранее (Пучнина, 2000; Пучнина и др., 2008; Попов, Яковлева, 2008; Титова, Горячкин, 2008; Попов, 2017). Характеристика выделенных групп местообитаний (рис. 1) также была приведена в опубликованной ранее работе (Попов, Федосов, 2017), поэтому сразу перейдем к рассмотрению биотопических предпочтений изучаемых видов. Группы ассоциаций и группы местообитаний, выявленные для террито-

рии Пинежского заповедника, охватывают практически все экологическое пространство, возможное в северотаежной подзоне. Исключение, составляют только сосняки лишайниковые, которые не отмечены в заповеднике, но относительно широко распространены на севере Архангельской области (Сабуров, 1972; Кучеров, Зверев, 2012).

Из табл. 2 видно, что черника является наиболее обильным видом в долгомошных и черничных лесах разного породного состава. Брусника хоть и встречается в этих лесах с высокой частотой, является менее обильным видом. Наибольшая частота встречаемости у голубики наблюдается в долгомошных и сфагновых лесах, что находится в полном соответствии с известными данными по экологии этих видов (Баландина, Вахрамеева, 1978, 1980; Баландина, 1983). В местообитаниях разнотравных лесов черника и брусника также встречаются более или менее постоянно, но с небольшим обилием. Голубика в таких лесах встречается значительно реже (табл. 2).

В целом из табл. 2 видно, что все три вида распространены в большинстве биотопов и отсутствуют только в наиболее богатых местообитаниях – на лугах, в сероольшаниках и в ивняках травяно-сфагновых (болотнотравных). Наиболее широкий спектр биотопов охватывает брусника – ее можно найти в 75.0% групп ассоциаций. Чуть уступает ей черника – 71.4%. Наиболее стенопотным видом из трех рассматриваемых является голубика, экологический ареал которой охватывает чуть более половины (57.1%) всего экологического пространства (табл. 2).

Несмотря на некоторую разницу в биотопическом распределении, в большинстве биотопов экологические ареалы всех трех видов перекрываются. Наибольшая степень сходства наблюдается у черники и брусники, наименьшая – у черники и голубики (табл. 3). Брусника, как более эврипотный вид встречается в наибольшем числе биотопов совместно с двумя другими видами. Биотопов, которые бы являлись уникальными для брусники и черники, нет. Везде, где встречается какой-то один из этих видов, всегда встречается хотя бы еще один из трех. Для голубики есть только один уникальный биотоп – ивняки влажнотравные, которые представляют из себя, в сущности, зарастающие ивами (*Salix cinerea* и *S. phyllicifolia*) сообщества из *Filipendula ulmaria* или *Calamagrostis langsdorffii* в поймах небольших речек, где в очень незначительных количествах к евтрофному влажнотравью иногда может добавляться *Vaccinium uliginosum*.

На рис. 2–4 показано распределение видов рода *Vaccinium* в экологическом пространстве, образованном всем спектром биотопов, найденных в Пинежском заповеднике. Поскольку сильно дренированные местообитания (очень сухие) в запо-

Таблица 2. Биотопическое распределение и фитоценотическая значимость видов рода *Vaccinium*

№	Группы ассоциаций	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Число описаний
1	Ельники черничные	V2*	V4	II2	69
2	Сосняки черничные	V2	V4	III2	64
3	Березняки черничные	V2	V4	III2	19
4	Ельники долгомошные	V2	V3	III2	31
5	Сосняки долгомошные	V2	V2	V3	2
6	Березняки долгомошные	V2	V2	IV2	7
7	Ельники сфагновые	V2	IV2	V2	12
8	Сосняки сфагновые	IV1	III2	V2	17
9	Ельники травяно-сфагновые	V1	III2	I2	10
10	Березняки травяно-сфагновые	V1	III2	II1	8
11	Ивняки травяно-сфагновые				4
12	Болота верховые	I1	I2	III2	83
13	Болота переходные	I1	I1	I1	72
14	Болота переходные ключевые	I1		II2	25
15	Болота низинные травяно-гипновые				9
16	Ельники разнотравные	V2	V2	I1	12
17	Березняки разнотравные	V2	V2		12
18	Осинники разнотравные	V2	V2		6
19	Лиственничники разнотравные	V3	V2	II2	7
20	Ельники влажнотравные	IV1	I1		17
21	Березняки влажнотравные	III1	I1		6
22	Сероольшаники влажнотравные				1
23	Ивняки влажнотравные			III1	6
24	Ельники широколиственные	II2	II2		41
25	Березняки широколиственные	II1	II2		24
26	Луга высокотравные				6
27	Луга разнотравные				3
28	Луга влажнотравные				11
Всего		21	20	16	584
Всего групп ассоциаций, %		75.0	71.4	57.1	

* Классы постоянства (I – <20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80, V – 81–100%); баллы участия в покрове (1 – <5%, 2 – 6–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–100%) (Миркин, Наумова, 1998).

веднике отсутствуют (Попов, 2017), верхняя часть графика рассеяния представлена точками, относящимися к нормально дренированным местообитаниям (Чертов, 1981). Это ельники, сосняки и березняки черничные, широколиственные ельники и березняки. Среди них черничные леса находятся в левой части горизонтальной оси, широколиственные – в правой. Поскольку эта ось имеет высокое сходство с факторами почвенного богатства (табл. 2), а изучаемые виды на ней “смещены” влево, можно говорить, что все три вида имеют экологический оптимум в олиготрофных или мезотрофных местообитаниях. Это так же находится в полном соответствии с тем, что нам известно об их экологии. Вообще, графики на рис. 2–4 можно рассматривать как визуализацию биотопического распространения видов *Vaccinium*, поскольку оси варьирования имеют высокий коэффициент корреляции с соответствующими экологическими факторами.

Экологический (фитоценотический) оптимум вида принято определять как набор сообществ, в которых вид характеризуется наибольшими значениями встречаемости и обилия (Заугольнова, 1985). В настоящей работе в качестве фитоценотического оптимума рассматриваются сообщества, в которых класс постоянства кислицы не ниже IV, а класс обилия не ниже 3. Как видно из табл. 2, разнообразие таких сообществ в северной тайге невелико – это ельники, сосняки и березняки черничные и ельники долгомошные – для черники; лиственничники разнотравные – для брусники; сосняки долгомошные – для голубики. Леса черничного типа произрастают в нормально дренированных местообитаниях на основной поверхности водоразделов. Лиственничники разнотравные, хотя формально и причисляются к нормально дренированным, но находятся как бы на верхней границе этой градации, ближе к сильно

Таблица 3. Сходство между видами рода *Vaccinium* по биотопическому распределению (перед дробью – число видов, после дроби – коэффициент Сьеренсена)

	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	$\frac{20}{1}$		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	$\frac{20}{0.98}$	$\frac{21}{1}$	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	$\frac{14}{0.78}$	$\frac{15}{0.81}$	$\frac{16}{1}$

Примечание. В числителе – число видов, в знаменателе коэффициент Сьеренсена.

Таблица 4. Расчетные балловые значения для видов рода *Vaccinium* по пяти экологическим факторам и их значения по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Вид	Основные статистики	Экологические шкалы				
		HD	TR	NT	RC	LC
		Диапазон шкал (по Д.Н. Цыганову, 1983)				
		1–23	1–19	1–11	1–13	1–9
		Расчетные значения				
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Mean	14.1	4.3	3.8	4.6	4.8
	Median	14.0	4.1	3.6	4.5	5.0
	Minimum	12.3	3.6	2.2	3.2	3.1
	Maximum	15.5	5.9	6.4	7.0	5.8
	Std.Dev.	0.6	0.4	0.6	0.6	0.5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Mean	14.0	4.4	3.9	4.8	4.7
	Median	14.0	4.2	3.7	4.5	4.9
	Minimum	11.4	3.6	2.2	3.2	3.0
	Maximum	15.9	6.5	6.4	8.0	5.8
	Std.Dev.	0.7	0.6	0.8	1.0	0.6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Mean	14.6	4.1	3.3	4.1	4.1
	Median	14.8	4.0	3.4	4.3	4.0
	Minimum	12.3	3.5	2.0	2.5	3.0
	Maximum	16.2	5.4	4.5	7.4	5.4
	Std.Dev.	0.8	0.2	0.5	0.8	0.7
Значения шкал по Д.Н. Цыганову, 1983						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Minimum	10	1	1	1	2
	Maximum	19	7	7	6	9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Minimum	10	1	1	1	1
	Maximum	17	7	5	6	8
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Minimum	11	1	1	1	1
	Maximum	20	7	7	4	6

Примечание. Экологические факторы см. табл. 1.

дренированным местообитаниям. Они произрастают по вершинам всхолмлений на водоразделах и на крутых склонах коренного берега р. Сотки. Сосняки долгомошные произрастают по окрайкам болот, в депрессиях на водораздельной поверхности или на основной поверхности водоразделов, где уровень грунтовых вод повышен (Попов, 2017). Таким образом, по условиям местообитания фитоце-

нотические оптимумы трех видов довольно сильно различаются.

Результаты обработки собранного нами массива данных показывают, что расчетные балльные оценки по пяти факторам несколько отличаются от приводимых Д.Н. Цыгановым (1983) (табл. 4). Так, например, по шкале увлажненно-

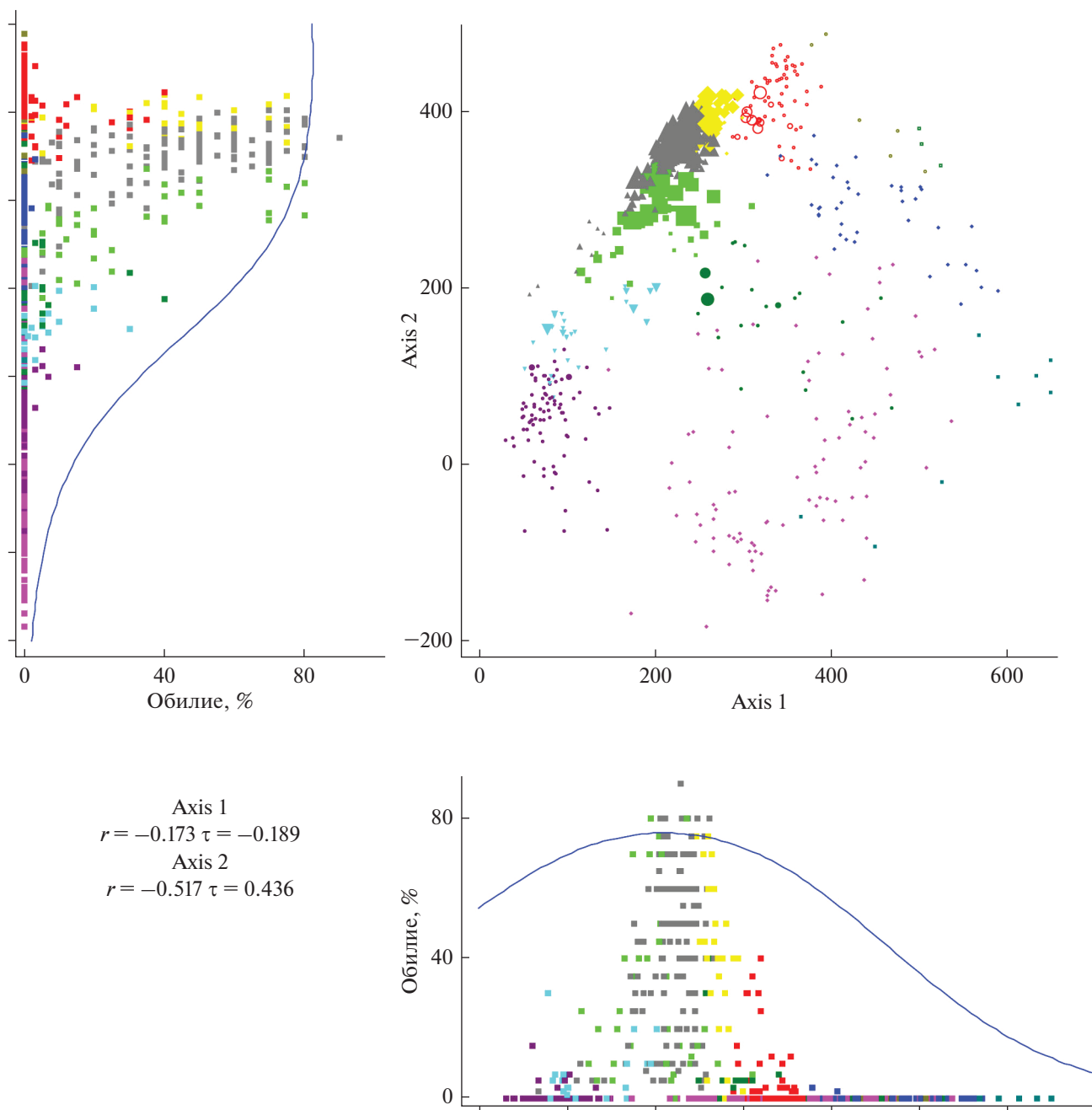


Рис. 2. Фитоценотическая значимость *Vaccinium myrtillus* в осях непрямой ординации DCA. Диаметр значков точек увеличивается пропорционально увеличению обилия вида. Левый и нижний вспомогательные графики – диаграммы рассеяния по обилию вида относительно вертикальной и горизонтальной осей соответственно. Кривая на этих диаграммах очерчивает область рассеяния 95% точек. Обозначения те же, что на рис. 1.

сти (Hd) для черники ниже значение шкалы, данное этому виду Д.Н. Цыгановым, составляет 10 (лугово-степной/сухолесолуговой), верхнее – 19 (болотный). Рассчитанные нами величины таковы: нижнее значение (минимум) – 12.3 (округленно – 12, соответствует градации “сухолесолуговой/влажно-лесолуговой”), верхнее – 15.5 (округленно 15 или 16, что соответствует “сыро-

лесо-луговой” или “сыро-лесолуговой/болотно-лесолуговой” соответственно). Если внимательно посмотреть на шкалу Д.Н. Цыганова, то оценка 10 – это слишком “сухо” для черники, так как 9 – это уже степные условия. В то же время “19” – слишком влажно, так как “20” относится уже к прибрежноводным местообитаниям. Аналогичные нестыковки можно найти и по другим факто-

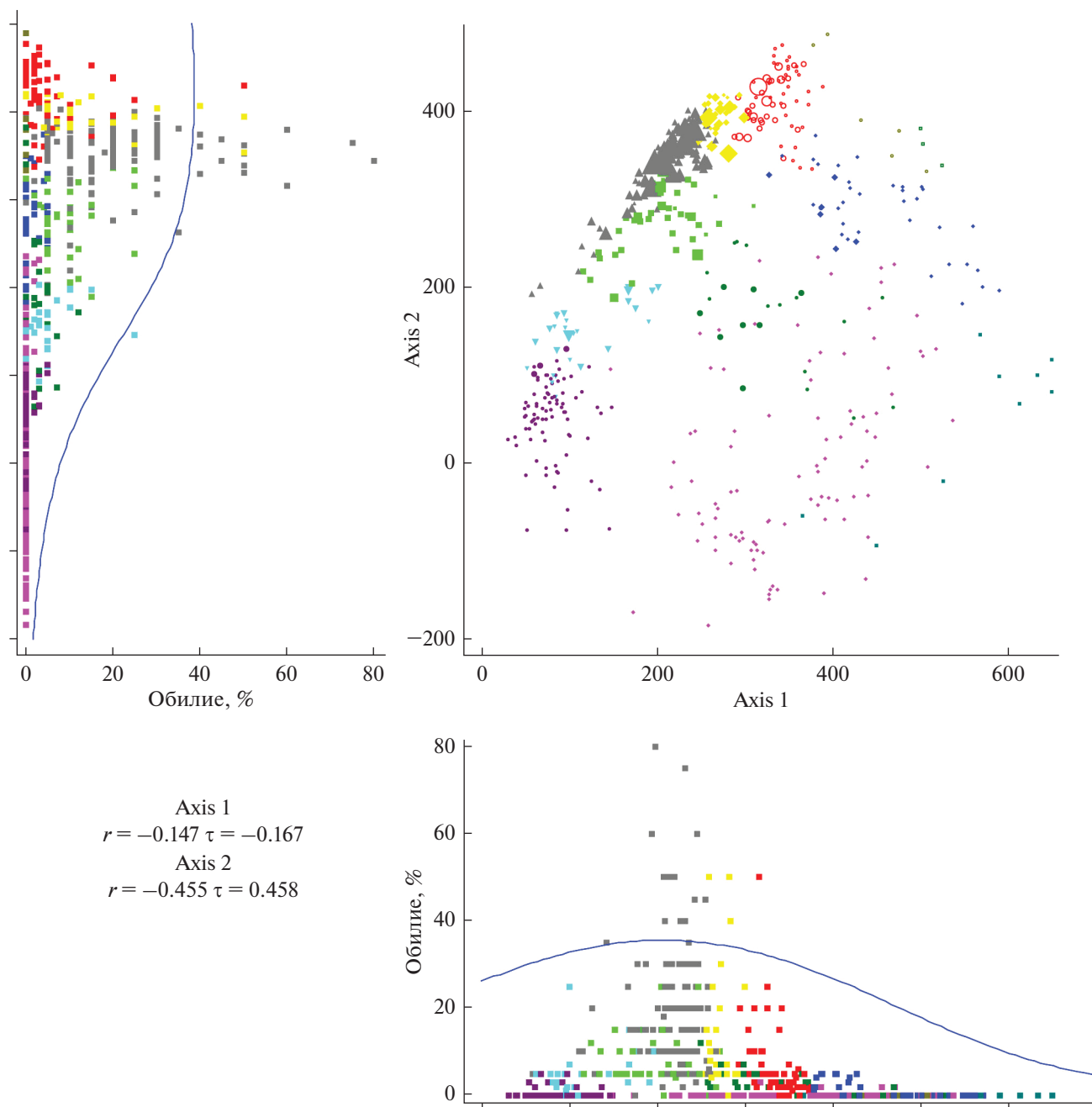


Рис. 3. Фитоценотическая значимость *Vaccinium vitis-idaea* в осях непрямо́й ординации DCA (обозначения на рис. 1, 2).

рам и для других видов (табл. 4). Поэтому, значения, полученные на основе обработки статистического материала, кажутся более адекватными.

Расчетные значения среднего и медианы по каждому из факторов достаточно близки, а разброс их незначителен, о чем говорят небольшие величины стандартных отклонений (табл. 4). Таким образом, расчетные значения по экологическим факторам, приведенные в табл. 4, можно

рассматривать, как исправленные балльные оценки по каждому из 5 факторов шкал Д.Н. Цыганова.

Оценка значимости различий расчетных величин экологических факторов между тремя видами показывает, что они хорошо различаются на высоком уровне достоверности (табл. 5). Исключение имеют только черника и брусника по двум факторам — увлажненности и освещенности. Поэтому нет ничего удивительного в том, что и ос-

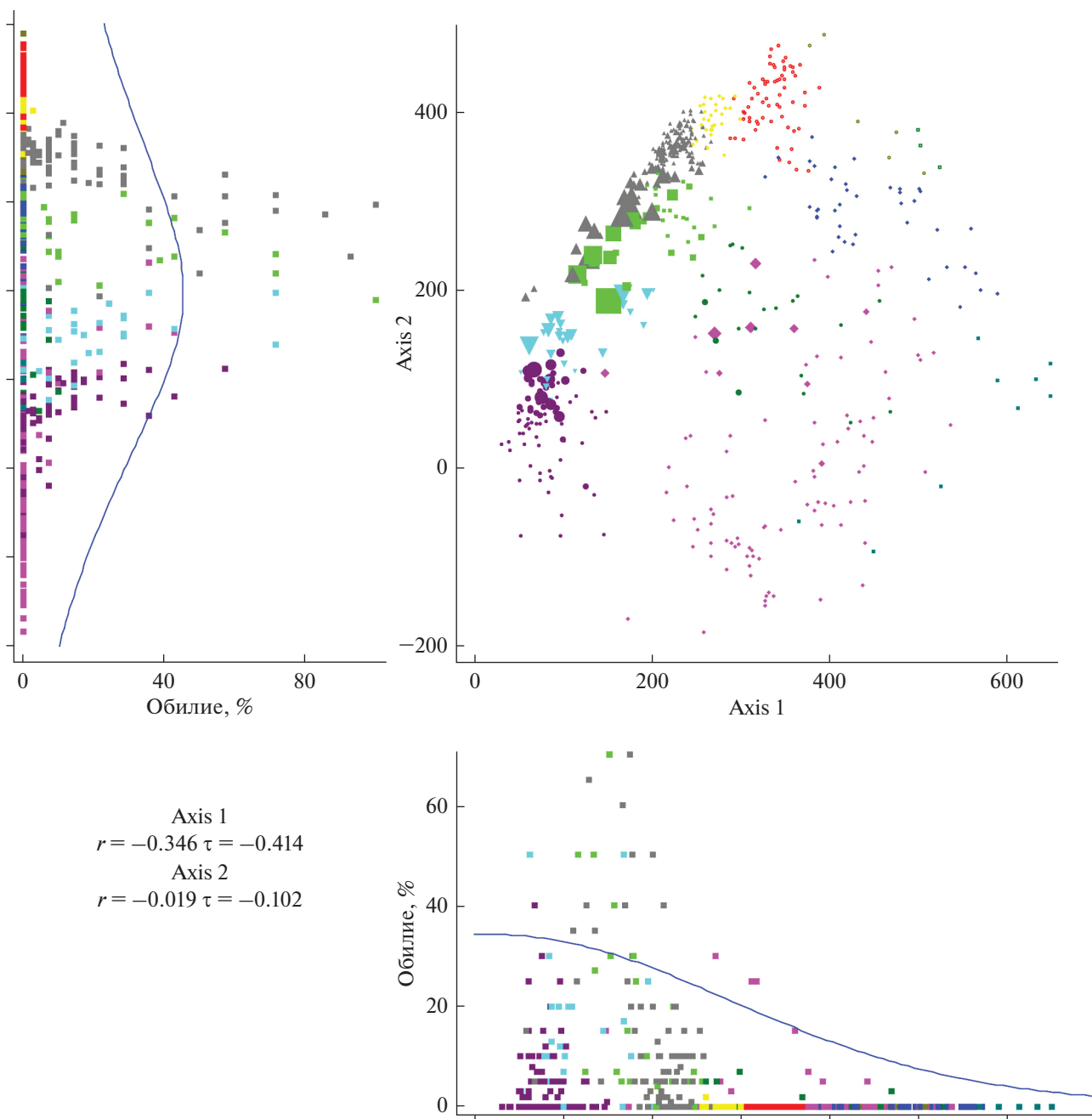


Рис. 4. Фитоценотическая значимость *Vaccinium uliginosum* в осях непрямой ординации DCA (обозначения на рис. 1, 2).

новые статистические параметры этих двух видов по двум данным факторам тоже слабо различаются (табл. 4).

Заключение. Биотопическое распределение *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* имеет много общего. На большей части своего экологического ареала эти виды перекрываются. Черника и брусника не встречаются ни в одном из биотопов отдельно хотя бы от одного вида из трех. Для голубики уникальным биотопом является ивняк

влажнотравный в поймах малых рек. Однако экологические оптимумы трех рассматриваемых видов различаются довольно сильно. Для черники – это леса различного породного состава черничного типа, для брусники – лиственничники, для голубики – сосняки долгомошные. Статистический анализ показывает, что по предпочтительности к экологическим факторам все три вида имеют различия на высоком уровне достоверности, за исключением черники и брусники, предпочтения

Таблица 5. Значимость различий (*P*) экологических факторов трех видов рода *Vaccinium* по тесту Дункана (Duncan test)

Виды	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
	HD	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.000009	0.000011
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.781490	
	TR	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.000024	0.000011
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.000050	
	NT	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.000009	0.000011
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.011882	
	RC	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.000009	0.000011
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.000313	
	LC	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.000011	0.000009
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.075583	

Примечание. Полу жирным выделены значения $P < 0.05$; экологические факторы см. табл. 1.

которых для исследованной территории не имеют достоверных различий по отношению к режиму увлажненности и освещенности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабешина Л.Г., Дмитрук В.Н., Дмитрук С.Е. Экологические группы сфагновых мхов Томской области // Доклады Томского государственного университета систем управления и радиоэлектроники. 2004. Т. 1. № 9. С. 61–63.
- Бабешина Л.Г., Рогова Н.С., Рыжакова Н.К., Зверев А.А., Меркулов В.Г. Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению // Вестник Томского государственного университета. 2011. Т. 2. № 14. С. 122–131.
- Баландина Т.П. *Vaccinium uliginosum* L. // Биологическая флора Московской области. М.: издательство МГУ. 1983. Т. 7. С. 177–187.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. *Vaccinium myrtillus* L. // Биологическая флора Московской области. М.: издательство МГУ. 1978. Т. 4. С. 167–178.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. *Vaccinium myrtillus* L. // Биологическая флора Московской области. М.: издательство МГУ. 1980. Т. 5. С. 132–146.
- Беляева Н.Г., Черненко Т.В. Связь свойств местообитаний и состава сообществ хвойно-широколиственных лесов // Экология. № 2. 2018. С. 101–109.
- Василевич В.И., Бибикина Т.В. Травяные ельники Европейской России // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 1. С. 13–27.
- Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценогическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.
- Демаков Ю.П., Богданов Г.А., Богданова Л.Г. Влияние погодных условий на урожайность ягодников в заповеднике “Большая Кокшага” // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола, 22–26 сентября 2010 г. Йошкар-Ола: Издательство МарГУ-ЦЭПЛ РАН, 2010. С. 305–307.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Брак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадринной. М.: Издательство Российской академии сельхознаук, 1999. 306 с.
- Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Издательство Марийского гос. университета. 2010. 368 с.
- Залесов С.В., Панин И.А. Ресурсы ягодных кустарничков в ельнике мшистом Североуральской среднегорной лесорастительной провинции // Лесной вестник. 2017. Т. 21. № 1. С. 21–27.
- Зугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46. № 4. С. 444–452.
- Зугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН. 1995, 51 с.
- Зубкова Е.В. О некоторых особенностях диапозонных экологических шкал растений Д.Н. Цыганова // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. 2011. Т. 13. № 5. С. 48–53.
- Конюхова О.М., Масленникова К.А., Канарский А.В. Взаимосвязь урожайности черники обыкновенной с фитобиоценозом // Вестник Казанского технологического университета. 2013. Т. 16. № 22. С. 222–224.
- Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Заложение полевых профилей и пробных площадей. М.–Л.: Наука, 1964. С. 39–62.
- Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России / Под ред. А.С. Исаева. М.: товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 152–204.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. университета. Биология. 2012. Т. 3. № 19. С. 46–80.
- Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. Еловые леса национального парка “Кенозерский” (Архангельская обл.) // Ботанический журн. 2010. Т. 95. № 9. С. 1268–1296.
- Лугинина Е.А., Егошина Т.Л., Капустина Н.В. Ресурсная характеристика голубики топяной (*Vaccinium uliginosum* L.) в таежной зоне России // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. 2017. Т. 19. № 2(3). С. 468–472.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Попов С.Ю. Актуализация ландшафтной карты Пинежского заповедника методами многомерного ана-

- лиза // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016. Т. 1. № 1. С. 11–22.
- Попов С.Ю. Растительность Пинежского заповедника (юго-восток Беломорско-Кулойского плато) // Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: Северный Арктический Федеральный Университет, 2017. С. 131–184.
- Попов С.Ю., Федосов В.Э. Ценоотическое распределение и экологические предпочтения сфагновых мхов (Sphagnaceae) в северной тайге европейской России (Пинежский заповедник, Архангельская область) // Труды Карельского НЦ РАН. 2017. № 9. С. 3–29.
- Попов С.Ю., Яковлева А.И. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: ФГУ заповедник “Пинежский”, 2008. С. 85–122.
- Пучнина Л.В. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: ФГУ заповедник “Пинежский”, 2000. С. 78–90.
- Пучнина Л.В., Попов С.Ю., Мязгова Н.А., Чуракова Е.Ю., Ланчиков И.В. Характеристика болот и болотной флоры Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: ФГУ заповедник “Пинежский”, 2008. С. 123–135.
- Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. М.: Наука. Т. 1., 2004. С. 290–313.
- Старицын В.В., Беляев В.В. О современном состоянии ресурсов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и черники (*Vaccinium myrtillus* L.) в лесах Архангельской области // Arctic Environmental Research. 2014. № 2. С. 71–77.
- Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука. Т. 3., 1975. 544 с.
- Тетерюк Л.В. Опыт применения фитоиндикационных экологических шкал для выявления неблагоприятных факторов на границе распространения вида // Экология. 2000. Т. 31(4). С. 276–281.
- Титова А.А., Горячкин С.В. Температурный режим как фактор устойчивости лугов карстовых логов и формирования специфических почв под ними // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: ФГУ заповедник “Пинежский”, 2008. С. 9–15.
- Халафян А.А. Математическая статистика с элементами теории вероятностей. М.: Бином, 2010. 491 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Чертов О.Г. Экология лесных земель. Л.: Наука, 1981. 190 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: издательство Ленинградского университета, 1984. 288 с.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1974. 97 p.
- Jaakola L., Määttä-Riihinen K., Kärenlampi S., Hohtola A. Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves // Planta. 2004. V. 5. P. 721–728.
- McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological communities. Glendon Beach, Oregon: MjM Software Design, 2002. 304 p.

Biotopic and Ecological Preferences of Blueberry, cow Berry and Bilberry in Pinega Nature Reserve

S. Yu. Popov*

Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (MSU), Leninskie Gory 1 bldg. 12, Moscow, 119992, Russia

*E-mail: s_yu_popov@rambler.ru

Received 3 April 2018

Revised 25 April 2018

Accepted 4 February 2019

Vaccinium myrtillus, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* are widespread in forest domain of the European part of Russia. The wide spectrum of distribution of biotopes and sites characteristic of these species was understood from 584 geobotanical records, collected in Pinega Nature Reserve. The biotopic distribution was attributed to forest sites, humidity indicators, nutrient status, acidity, availability of soil nitrogen and light based on the D.N. Tsyganov scale. Biotopic distribution of the three species of *Vaccinium* comprises of a wide range of habitats from humid herbaceous forests to blueberry forests. These species could be found in small amounts on wetlands of all types. Phytocoenotic optima of the species differ well. Blueberry grows in drained blueberry forests. Cowberry prefers slightly more drained larch forests. Bilberry grows in undrained mosses pine forests. The values of environmental factors calculated from D.N. Tsyganov scales showed environmental preferences of the species. All factors of the species distribution had significant differences and high level of reliability.

Keywords: blueberry, cowberry, bilberry, biotopic distribution, phytocoenotic optima of species, environmental factors.

REFERENCES

- Babeshina L.G., Dmitruk V.N., Dmitruk S.E., Ekologicheskie gruppy sphagnovykh mkhov Tomskoi oblasti (Ecological groups of sphagnum moss in Tomsk region), *Doklady Tomskogo gosudarstvennogo universiteta sistem upravleniya i radioelektroniki*, 2004, No. 1(9), pp. 61–63.
- Babeshina L.G., Rogova N.S., Ryzhakova N.K., Zverev A.A., Merkulov V.G., Korrelyatsionnaya zavisimost' mezhdru sodержaniem khimicheskikh elementov v sphagnovykh mkhakh i ikh ekologicheskimi optimumami po trofnosti i uvlazhneniyu (Correlation dependence between content of chemical elements in sphagnum mosses and their ecological optima for soil fertility and soil moisture factors), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2011, Vol. 2, No. 2(14), pp. 122–131.
- Balandina T.P., Golubika obyknovennaya (Bog bilberry), In: *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti (Biological flora of Moscow Oblast)* Moscow: Izd-vo MGU, 1983, Vol. 5, pp. 177–187 (263 p.).
- Balandina T.P., Vakhrameeva M.G., Brusnika obyknovennaya (Cowberry), In: *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti (Biological flora of Moscow Oblast)* Moscow: Izd-vo MGU, 1978, Vol. 4, pp. 167–178 (229 p.).
- Balandina T.P., Vakhrameeva M.G., Chernika obyknovennaya (European blueberry), In: *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti (Biological flora of Moscow Oblast)* Moscow: Izd-vo MGU, 1980, Vol. 5, pp. 132–146 (192 p.).
- Belyaeva N.G., Chernen'kova T.V., Relationship between habitat properties and composition of communities in conifer-broadleaf forest, *Russian J. Ecology*, 2018, Vol. 49, No. 2, pp. 111–118.
- Chertov O.G., *Ekologiya lesnykh zemel': pochvenno-ekologicheskie issledovaniya lesnykh mestoobitanii* (Environment of forested lands: soil and environmental studies at forest sites), Leningrad: Nauka, 1981, 192 p.
- Degteva S.V., *Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov evropeiskogo Severa (Coenotic and floristic structure of the leaved forests of the European North)*, Saint-Petersburg: Nauka, 2001, 269 p.
- Demakov Y.P., Bogdanov G.A., Bogdanova L.G., Vliyanie pogodnykh uslovii na urozhainost' yagodnikov v zapovednike "Bol'shaya Kokshaga" (The impact of the weather conditions on the productivity of berry bearing plants in "Bol'shaya Kokshaga" nature reserve), *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya* (Principles and ways of biodiversity conservation), Yoshkar-Ola, 22–26 September 2010, Yoshkar-Ola: Izd-vo MarGU – CEPL RAN, 2010, pp. 305–308.
- Ellenberg H., *Zeigerwerte der Gefüßpflanzen Mitteleuropas*, Göttingen: Goltze, 1974, 97 p.
- Jaakola L., Määttä-Riihinen K., Kärenlampi S., Hohtola A., Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves, *Planta*, 2004, Vol. 218, No. 5, pp. 721–728.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R., *Data analysis in community and landscape ecology* (Moscow: Izd-vo IVP RAN, 1999., 306 p. *Khalafyan A.A., STATISTICA 6. Matematicheskaya statistika s elementami teorii veroyatnostei* (STATISTICA 6. Mathematical statistics with elements of probability theory), Moscow: Binom, 2010, 491 p.
- Konyukhova O.M., Maslennikova K.A., Kanarskii A.V., Vzaimosvyaz' urozhainosti cherniki obyknovennoi s fitobiotsenozom (Phytobiocoenotic controls on the yield European blueberry), *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*, 2013, Vol. 16, No. 22, pp. 222–224.
- Korchagin A.A., Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody ego izucheniya (Methods of study of species (floral) composition of plant communities), In: *Polevaya geobotanika. Zalozhenie ekologicheskikh profilei i probnykh ploschadei (Field geobotany. Establishment of the ecological profiles and sample plot)* Moscow–Leningrad: Nauka, 1964, Vol. 3, pp. 39–62 (530 p.).
- Kucherov I.B., Razumovskaya A.V., Churakova E.Y., Elovye lesa natsional'nogo parka "Kenozerskii" (Arkhangel'skaya obl.) (Spruce forests of the Kenozersky national park (Arkhangelsk region)), *Botanicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 95, No. 9, pp. 1268–1296.
- Kucherov I.B., Zverev A.A., Lishainikovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii (Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2012, No. 3(19), pp. 46–80.
- Luginina E.A., Egoshina T.L., Kapustina N.V., Resursnaya kharakteristika golubiki topyanoi (*Vaccinium uliginosum* L.) v taizhnoi zone Rossii (Resource characteristic of bog bilberry (*Vaccinium uliginosum* L.) in taiga zone of Russia), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2017, Vol. 19, No. 2–3, pp. 468–472.
- Mccune B., Grace J.B., *Analysis of ecological communities*, Glenden Beach: MjM Software Design, 2002, 304 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., *Nauka o rastitel'nosti (istoriya i sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii)* (Vegetation science (history and recent state of the basic concepts)), Ufa: Gilem, 1998, 413 p.
- Popov S.Y., Aktualizatsiya landshaftnoi karty Pinezhskogo zapovednika metodami mnogomernogo analiza (Updated landscape map of the Pinega state reserve), *Nature conservation research. Zapovednaya nauka*, 2016, Vol. 1, No. 1, pp. 11–22.
- Popov S.Y., Fedosov V.E., Tsenoticheskoe raspredelenie i ekologicheskie predpochteniya sfagnovykh mkhov (*Sphagnaceae*) v severnoi taige evropeiskoi rossii (Pinezhskii zapovednik, Arkhangel'skaya oblast') (Coenotic distribution and ecological preferences of sphagna in northern taiga, European Russia (Pinezhsky Strict Nature Reserve, Arkhangelsk region)), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2017, No. 9, pp. 3–29.
- Popov S.Y., Yakovleva A.I., Rastitel'nost' klyuchevogo uchastka Pinezhskogo zapovednika (Vegetation of the key site of Pinega Nature Reserve), In: *Komponenty ekosistem i bioraznoobraziye karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii (na primere zapovednika "Pinezhskii") (Ecosystem components and biodiversity of carst lands in the north of the European part of Russia (case of Pinega Nature Reserve))* Arkhangelsk: Gosudarstvennyi prirodnyi zapovednik Pinezhskii, 2008, pp. 85–122 (351 p.).
- Puchnina L.V., Rastitel'nost' (Vegetation), In: *Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika (Severnaya taiga ETR, Arkhangel'skaya oblast) (Structure and dynamics of natural components of pinega zapovednik (reserve) (Northern taiga of european Russia, Arkhangelsk region))* Arkhangelsk: Pinezhskii zapovednik – IG RAN, 2000, pp. 78–86 (267 p.).
- Rabotnov T.A., *Lugovedenie* (Grassland science), Moscow: Izd-vo MGU, 1974, 384 p.

- Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A., *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* (Ecological evaluation of forage sites by vegetation cover), Moscow: Sel'khozgiz, 1956, 472 p.
- Saburov D.N., *Lesy Pinegi* (Forests of Pinega), Leningrad: Nauka, 1972, 173 p.
- Shmidt V.M., *Matematicheskie metody v botanike* (Mathematical methods in botany), Leningrad: Izd-vo LGU, 1984, 288 p.
- Smirnov V.E., Khanina L.G., *Metody analiza sostoyaniya rastitel'nogo pokrova* (Methods of analysis of health of plant cover), In: *Vostochnoevropeiskie lesa: Istoriya v golo-sene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, pp. 290–313 (479 p.).
- Staritsyn V.V., Belyaev V.V., *O sovremennom sostoyanii resursov brusniki (*Vaccinium vitis-idaea* L.) i cherniki (*Vaccinium myrtillus* L.) v lesakh Arkhangel'skoi oblasti* (On the current state of cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) and bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) resources in the forests of the Arkhangelsk region), *Vestnik severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*, 2014, No. 2, pp. 71–77.
- Sukachev V.N., *Problemy fitotsenologii* (Issues in phytocoenology), Leningrad: Nauka, 1975, Vol. 1, 542 p.
- Tetryuk L.V., Experience in using ecological phytointication scales for revealing unfavorable factors at the boundary of species distribution, *Russian J. Ecology*, 2000, Vol. 31, No. 4, pp. 251–255.
- Titova A.A., Goryachkin S.V., *Temperaturnyi rezhim kak faktor ustoichivosti lugov karstovykh logov i formirovaniya spetsificheskikh pochv pod nimi* (Temperature regime - a factor in resilience of meadows in karst gullies and development of peculiar soils there), In: *Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii (na primere zapovednika "Pinezhskii")* (Ecosystem components and biodiversity of karst lands in European North of Russia (case study of Pinega Nature Reserve)), Arkhangel'sk: Izd-vo Zapovednika "Pinezhskii", 2008, pp. 9–15 (351 p.).
- Tsyganov D.N., *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* (Phytointication of ecological requirements in the mixed forest subdomain), Moscow: Nauka, 1983, 197 p.
- Vasilevich V.I., *Travyanye el'niki Evropeiskoi Rossii* (Herb spruce forests in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2004, Vol. 89, No. 1, pp. 13–27.
- Zalesov S.V., Panin I.A., *Resursy yagodnykh kustarnichkov v el'nike mshistom Severoural'skoi srednegornoi lesorastitel'noi provintsii* (Resources of berry shrubs in mossy spruce forests of the Northern Ural middle mountains forest province), *Lesnoi vestnik. Forestry bulletin*, 2017, Vol. 21, No. 1, pp. 21–27.
- Zaugol'nova L.B., The concept of optimums in plants, *Zhurnal obshchei biologii*, 1985, Vol. 46, No. 4, pp. 444–452.
- Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Komarov A.S., Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Ostrovskii M.A., Zubkova E.V., Glukhova E.M., Palenova M.M., Gubanov V.S., Grabarnik P.Y., *Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suksessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv*, Pushchino: ONTI PNTs RAN, 1995, 51 p.
- Zhukova L.A., *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rastenii* (Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants), Yoshkar-Ola: Izd-vo MarGU, 2010, 360 p.
- Zubkova E.V., *O nekotorykh osobennostyakh diapazonnykh ekologicheskikh shkal rastenii D.N. Tsyganova* (Some peculiarities of Tsyganov's interval indicator values of plant species), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2011, Vol. 13, No. 5, pp. 48–53.