МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК
ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2020 № 50

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии

ISSN online 2311-2077
ISSN print 1998-8591

Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершенных оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

Адрес издателя и редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: http://journals.tsu.ru//biology/

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
E-mail: kulizhskiy@yandex.ru
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия)
Громовых Т.И. – отв. редактор (Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ, Томск, Россия)
Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Акимова Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)
E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru
Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердисес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелоюр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 15.06.2020 г. Формат 70x108$^{1}/_{16}$. Усл. печ. л. 14,3. Тираж 50 экз. Заказ № 4339. Цена свободная. Дата выхода в свет 19.06.2020 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

© Томский государственный университет, 2020

About *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*

Founder – Tomsk State University

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology.

The editorial board of the *Tomsk State University Journal of Biology* commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

International standard serial edition number: EISSN 2311-2077, ISSN 1998-8591

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

All manuscripts are to be reviewed: double blind peer review (2-10-weeks)

Abstracting and Indexing: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation

http://journals.tsu.ru//biology/en/

Editor-in-Chief - Sergey P Kulizhskiy, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia), kulizhskiy@yandex.ru

Co Editor-in-Chief - Oleg S Pokrovsky, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France).

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia
biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Baranova OG - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyshchino, Russia

Gromovykh TI - Editor, IM Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Moscow, Russia

Denisov EV - Editor, Tomsk National Research Medical Center of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

Zverev AA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Ivanov YuV - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Loyko SV - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Tarasov VV - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Sheftel BI - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia).

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandrovskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VlV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Olennikov DN,** Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER: Tomsk State University Publishing House (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor KG Shilko; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 15.06.2020. Format 70x108 1/16. Conventional printed sheets 14.3. Circulation is 50 copies. Orders No 4339. Open price. Date of publication 19.06.2020.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология
2020 № 50

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Смоленцев Б.А., Смоленцева Е.Н. Буроземы Кузнецкого Алатау, их свойства и разнообразие.....6

БОТАНИКА

Афонин А.Н., Баранова О.Г., Федорова Ю.А. Характеристика северной границы распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде в связи с определением экологических лимитов распространения вида на север.....28
Писаренко О.Ю., Лащинский Н.Н. Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири.....52

ЗООЛОГИЯ

Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В. Особенности размножения живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) различных высотных поясов Кузнецкого Алатау.....79

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Шейкина О.В., Гладков Ю.Ф. Генетическое разнообразие и дифференциация ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сформированных в болотных и суходольных экотопах.....101

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Сизоненко Т.А. Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги.....119

ЭКОЛОГИЯ

Богданова А.М., Евстафьева Е.В., Барановская Н.В., Ляпина Е.Е., Тымченко С.Л., Большунова Т.С. Территориальные особенности распределения ртути в эпифитных лишайниках Крымского полуострова.....135
Шефтель Б.И., Макарова О.Л., Артюшин И.В., Оболенская Е.В., Бурская В.О., Глазов П.М. К фауне мелких млекопитающих Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ).....157

Tomsk State University Journal of Biology
2020 № 50

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY& SOIL SCIENCE

Smolentsev BA, Smolentseva EN. Cambisols of the Kuznetsk Alatau, their properties and diversity 6

BOTANY

Afonin AN, Baranova OG, Fedorova YuA. Northern border of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in Canada in relation to the establishing of its environmental limits 28
Pisarenko OYu, Lashchinsky NN. Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe 52

ZOOLOGY

Epova LA, Kuranova VN, Yartsev VV. Reproduction features of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sguamata, Lacertilia) from different high altitude zones of the Kuznetsk Alatau 79

CELL BIOLOGY & GENETICS

Sheikina OV, Gladkov YuF. Genetic diversity and differentiation of *Pinus sylvestris* L. cenopopulations growing in bog land and upland ecotopes..... 101

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

Sizonenko TA. *Abies sibirica* Ledeb. fine root respiration in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga 1119

ECOLOGY

Bogdanova AM, Evstafeva EV, Baranovskaya NV, Lyapina EE, Tymchenko SL, Bolshunova TS. Mercury in epiphytic lichens of the Crimean peninsula 135
Sheftel BI, Makarova OL, Artyushin IV, Obolenskaya EV, Burskaya VO, Glazov PM. On the small mammal fauna of the Bolshezemelskaya tundra (Nenets Autonomous Okrug) 157

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 6–27

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.481; 631.445
doi: 10.17223/19988591/50/1

Б.А. Смоленцев, Е.Н. Смоленцева

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Буроземы Кузнецкого Алатау, их свойства и разнообразие

Работа выполнена по государственному заданию
Института почвоведения и агрохимии СО РАН.

Приведены итоги изучения буроземов в пределах горного массива Кузнецкий Алатау (КА) в границах Кемеровской области. Согласно полученным данным, они представлены двумя типами почв: буроземы и буроземы грубогумусовые. Установлены классификационное разнообразие этих почв на уровне подтипа, рода и вида, а также морфологические свойства и диагностические признаки выделенных таксонов. Выявлены генетические особенности типов и подтипов буроземов типичных и буроземов грубогумусовых, а также некоторые закономерности их пространственного распределения по территории КА и их связь с факторами почвообразования. Показано влияние почвообразующих пород на состав и свойства буроземов. Получены аналитические данные, характеризующие их физические, химические и физико-химические свойства. Впервые для КА выделены буроземы темнопрофильные и дана их характеристика. Результаты исследования могут быть использованы для оценки состояния почв и проведения мониторинга почвенного покрова как важнейшего компонента ландшафтной среды Кузнецкого Алатау.

Ключевые слова: *горные почвы; камбисоли; инсептисоли; гумидное почвообразование; Cambisols; Inseptisols*.

Введение

Согласно Классификации и диагностике почв России [1, 2] буроземами являются почвы со структурно-метаморфическим горизонтом BM, имеющим гомогенную коричневую (бурую) окраску и хорошую агрегацию. Эти почвы имеют слабокислую или кислую реакцию среды, отличаются слабой дифференциацией профиля на горизонты и по гранулометрическому составу. На уровне самостоятельного почвенного типа буроземы (Braunerde) впервые были выделены в Западной Европе в 1905 г. Е. Рамманом [3]. Ареал этих почв вначале ограничивался широколиственными лесами равнинных областей Европы, затем был распространен на горные районы европейской части СССР с умеренно теплым климатом и лесными фитоценозами (Крым,

Кавказ) [4, 5], а также на Дальний Восток [6]. Позже появились публикации о формировании бурых лесных почв в горно-таежных районах Урала [7, 8], Западной и Восточной Сибири [9]. Последующие региональные исследования окончательно доказали распространение бурых лесных почв в горном окаймлении Западной Сибири [10–13]. Таким образом, географический ареал проявления буроземообразования, ограничиваемый вначале областями распространения широколиственных лесов, был значительно расширен и стал включать не только равнинные, но и горные территории с континентальным климатом и как лиственными, так и темнохвойными лесами.

В международной системе почвенной классификации WRB [14] почвы с бурым недифференцированным профилем относятся к реферативной группе Cambisols с диагностическим горизонтом cambic. Признаками почвообразования в них являются: формирование структуры, приповерхностное побурение исходной окраски, увеличение содержания ила и / или выщелачивание карбонатов [14]. Cambisols рассматриваются как относительно молодые почвы, возраст которых объясняется молодостью субстратов или медленной скоростью почвообразовательных процессов в холодном климате. В глобальном масштабе эти почвы распространены в широком спектре ландшафтов и обладают большим разнообразием свойств. Камбисоли занимают около 17% поверхности суши без учета ледникового покрова [15]. В национальных системах классификации почв аналогами центрального образа Cambisols являются Braunerden и Terrae fuscae (Германия), Sols bruns (Франция) и Tenosols (Австралия) [15]. В США подобные почвы ранее назывались Brown soils /Brown forest soils, а теперь переименованы в Inceptisols [16].

За период, прошедший со времени начала исследований буроземов азиатской части России, достигнуты определенные успехи. Однако географические регионы отличаются между собой сильной неравномерностью изученности. Так, за два десятилетия XXI в. много публикаций посвящено буроземам Дальнего Востока [17–25]. Наряду с общими вопросами генезиса и эволюции буроземов [17–20] выявлены некоторые региональные особенности свойств и признаков этих почв [21–23], для ряда территорий показана их полигенетичность [24]. Буроземы отражены и на цифровых региональных почвенных картах [25].

В последнее десятилетие активно исследуются буроземы Восточной Сибири и Забайкалья. В публикациях отмечено распространение буроземов и буроземов грубогумусовых в горно-таежном поясе Прибайкалья [26], Бурятии [27, 28], Забайкалья [29]. Исследуются также буроземы в Уральском регионе, так, установлено распространение различных типов буроземов (буроземов, буроземов грубогумусовых и темногумусовых) на Среднем Урале [30]. Доказано, что на Северном Урале буроземы характерны только для высокотравных типов леса [31]. В горно-таежном поясе Приполярного Урала выделены буроземы элювиированные [32]. Отмечено фрагмен-

тарное развитие буроземов глеевых в единичных экологических нишах в суровых климатических условиях Полярного Урала [33]. Что касается территории Западной Сибири, то сведения о буроземах за последнее десятилетие XXI в. немногочисленны [34–39] и не всегда содержат характеристики, соответствующие современным требованиям. Вместе с тем изучение буроземов, их свойств, генезиса, разнообразия и закономерностей пространственного распределения, является актуальным в различных регионах мира [40–46].

Буроземы Кузнецкого Алатау, описанные как бурые лесные почвы, впервые диагностировал и изучил Н.И. Ильиных [10] в границах Красноярского края. В Кемеровской области были выделены два основных ареала бурых лесных почв в пределах Кузнецкого Алатау (КА) [10, 13] и Горной Шории [12]. За последние более чем 40 лет новой информации о бурых лесных почвах КА опубликовано очень мало. Некоторые исследователи новейшего периода [34] считают горно-лесные бурые почвы своеобразным почвенным типом, характерным для хвойных лесов среднегорий Алтае-Саянской горной страны. По оценке этих авторов, на территории Кемеровской области площадь этих почв составляет 199,6 тыс. га, или 2,2% от общей площади ее почвенного покрова [34]. Однако эта работа не содержит новых аналитических данных о свойствах бурых лесных почв, и характеристика их дана на основе представлений, сложившихся в 70-е гг. XX в. Данная работа посвящена изучению буроземов Кузнецкого Алатау на базе современных диагностических принципов субстантивно-генетической классификации почв России, что в силу существующего пробела в изученности генезиса и географии буроземов КА актуально.

Материалы и методики исследования

Кузнецкий Алатау (КА) – это вытянутый в субмеридиональном направлении северный отрог Алтае-Саянской горной страны (рис. 1, *A*). В геоморфологическом отношении КА представляет собой совокупность средневысотных носящих глыбовый характер горных массивов, разобщенных сложной системой глубоких речных долин [47]. В основе всех его орографических подразделений лежат тектонические структуры. Климат КА в целом характеризуется как холодный гумидный [34].

Исследования проведены на территории Государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» (Кемеровская область) в пределах горно-лесного и высокогорного высотных поясов, где буроземы занимают 67% площади. Пространственное размещение буроземов на исследованной территории показано на рис. 1, *B*. Почвообразующими породами для изученных почв являются бурые глины и тяжелые суглинки четвертичного возраста делювиального или делювиально-пролювиального происхождения [13].

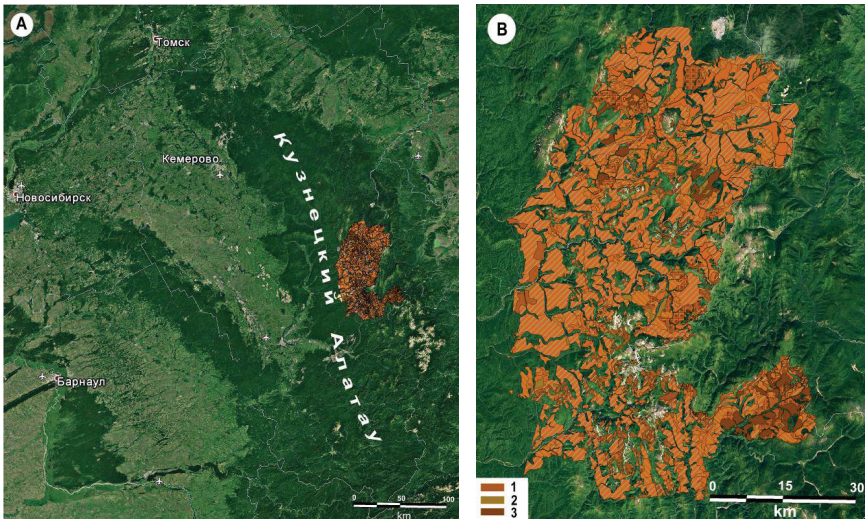

Рис. 1. Местоположение объекта исследований – *A*; *B* – пространственное размещение буроземов на исследуемой территории: *1* – буроземы типичные и их комбинации с буроземами других типов; *2* – буроземы глееватые; *3* – буроземы грубогумусовые
[**Fig. 1.** Research object location - *A*; *B* - Distribution of Cambisols in the study area:
1 - Dystric Endoleptic Cambisols; *2* - Eutric Gleyic Endoleptic Cambisols;
3 - Dystric Folic Endoleptic Cambisols]

По химическому составу почвообразующие породы некарбонатные и очень редко слабокарбонатные. Маршрутные исследования и заложение ключевых участков проведены в ходе полевых работ 2014–2016 гг. Для диагностики почв использована классификация почв России [1] и дополнение к ней [2]. Для аналитической характеристики почв выбраны 10 почвенных профилей (табл. 1), в образцах из которых выполнены анализы по общепринятым методам. Основные методы исследования – сравнительно-географический, профильно-генетический и сравнительно-аналитический. Показатели гумусного состояния почв оценивались по Гришиной и Орлову [48].

В результате проведенных исследований выделены 2 типа буроземов и 9 подтипов (табл. 2). Типы диагностированы по характеру поверхностного горизонта: буроземы и буроземы грубогумусовые. Изученные буроземы КА расположены на склонах различной экспозиции и крутизны преимущественно под пихтовыми и кедрово-пихтовыми лесами, а также на границе горно-таежного и субальпийского поясов под пихтовым и кедровым редколесьем. Общая формула профиля буроземов AY–BM–C, что соответствует типичному подтипу (рис. 2, *A*). Поверхностный горизонт в буроземах – серогумусовый (AY). Он имеет бурую или буровато-серую окраску, мелкокомковатую структуру со значительным количеством копролитов. Мощность горизонта колеблется от 5 до 30 см, иногда по структуре он делится на подгоризонты. При обследовании выявлено 5 подтипов буроземов (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Characteristics of the research objects]

№ разреза Координаты [Profile number and its coordinates]	Название почвы [Soil]	Абс. высота, м н.у.м. [Absolute height, m a.s.l]	Рельеф, уклон º [Relief]	Фитоценоз [Phytocenosis]
3 54°56'43"N 88°21'48"E	Бурозем типичный [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	594	Склон южной экспозиции [South-facing slope], 11°	Лес пихтовый разнотравно-вейниковый [Fir forb and reed forest]
37 54°9'53"N 88°8'27"E	Бурозем типичный [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	433	Склон восточной экспозиции [East-facing slope], 5–7°	Лес березово-пихтовый разнотравно-папоротниковый [Birch-fir forb and fern forest]
20 54°54'47"N 88°23'54"E	Бурозем глинисто-иллювиированный [Dystric Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]	858	Склон юго-западной экспозиции [Southwest-facing slope], 17°	Лес кедрово-пихтовый мелкотравно-вейниковый [Ceder-fir small grass reed forest]
65 54°18'33"N 87°59'55"E	Бурозем элювиированный [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	518	Вершина хребта [Top of the ridge], 2–3°	Лес пихтовый разнотравно-папоротниковый [Fir forb and fern forest]
121 54°22'26"N 88°55'42"E	Бурозем глееватый [Eutric Gleyic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	871	Ложбина стока на западном склоне, верхняя часть [Run-off hollow on the western slope, the upper part], 2–3°	Луг крупнотравно-вейниковый [Tall grass reed meadow]
114 54°21'18"N 88°55'31"E	Бурозем темно-профильный [Eutric Endoleptic Cambisol (Profundihumic, Loamic)]	911	Вершина хребта [Top of the ridge], 3–4°	Лес пихтовый разреженный крупнотравный [Sparse tall grass fir forest]
101 54°20'46"N 88°23'58"E	Бурозем грубогумусовый типичный [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	1216	Склон южной экспозиции [South-facing slope], 10°	Луг субальпийский крупнотравный [Subalpine tall grass meadow]
104 54°19'37"N 88°23'58"E	Бурозем грубогумусовый глееватый [Dystric Gleyic Folic Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]	1264	Склон южной экспозиции [South-facing slope], 10–11°	Луг субальпийский чемерично-разнотравный [Subalpine helleborе-forb forest]
107 54°18'39"N 88°23'23"E	Бурозем грубогумусовый глинисто-иллювиированный [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	999	Склон южной экспозиции [South-facing slope], 15°	Лес березово-пихтовый папоротниковый [Birch-fir fern forest]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ разреза Координаты [Profile number and its coordinates]	Название почвы [Soil]	Абс. высота, м н.у.м. [Absolute height, m a.s.l]	Рельеф, уклон º [Relief]	Фитоценоз [Phytocenosis]
97 54°19'48"N 88°25'13"E	Буроземгрубогумусовый элювиированный [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Loamic)]	1181	Вершина хребта, ровный участок [Top of the ridge, flat area], 1–2°	Луг субальпийский с березовым криволесьем [Subalpine forest with birch krummholz]

Результаты исследования и обсуждение

Элювиированные буроземы диагностированы по присутствию в нижней части гумусового горизонта осветленного материала в виде минеральных зерен, рассеянных в массе горизонта (белесая / пылеватая присыпка). Буроземы глинисто-иллювиированные выделены по наличию тонких фрагментарных глинистых и гумусово-глинистых пленок иллювиирования (кутан) по граням структурных отдельностей, ходам корней и трещинам. Этот признак свидетельствует о локальном перемещении илистой фракции в почвах. Глееватый подтип буроземов выделен по признакам перераспределения несиликатных оксидов железа в условиях периодического застойного увлажнения, что проявляется в виде сизоватых и охристо-ржавых пятен в средней и нижней частях профиля почвы. Буроземы глееватые (рис. 2, *В*) встречаются в верхних частях склоновых ложбин стока и на речных террасах под крупнотравно-лабазниковыми, чемеричными или крупнотравно-вейниковыми влажными лугами.

Таблица 2 [Table 2]

Таксономическая характеристика буроземов Кузнецкого Алатау
[Taxonomic characteristics of the Kuznetsk Alatau Cambisols]

Название типа и подтипа почвы [The name of the soil, WRB, 2014]	Формула профиля [Profile formula]
СТВОЛ ПОСТЛИТОГЕННОГО ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ [Postlithogenic soil formation]	
Отдел: Структурно-метаморфические почвы [Group: Structural-metamorphic soils]	
Тип: Буроземы (AY–BM–C) [Type: Cambisols (AY–BM–C)]	
Буроземы типичные [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AY–BM–Cm
Буроземы элювиированные [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AY–AYel–BM–C
Буроземы глинисто-иллювиированные [Dystric Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AY–BMi–Cm
Буроземы глееватые [Eutric Gleyic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AY–(AY) BMg–Cg
Буроземы темнопрофильные [Eutric Endoleptic Cambisol (Profundihumic, Loamic)]	AYu–BMu–Cu

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Название типа и подтипа почвы [The name of the soil, WRB, 2014]	Формула профиля [Profile formula]
Тип: Буроземы грубогумусовые (AO–BM–C)	
Буроземы грубогумусовые типичные [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AO–BM–C
Буроземы грубогумусовые элювиированные [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Loamic)]	AO–AYel–BM–Cm
Буроземы грубогумусовые глинисто-иллювиированные [Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Loamic)]	AO–BMi–Cm
Буроземы грубогумусовые глееватые [Dystric Gleyic Folic Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]	AO–BMg–Cg

Буроземы темнопрофильные (рис. 2, *С*) приурочены к делювиальным суглинкам, содержащим продукты выветривания углеродосодержащих сланцев [47]. Эти породы содержат литогенное органическое вещество, которое неравномерно окрашивает профиль почв, в том числе и структурно-метаморфический горизонт BM, в серый цвет, что отличает буроземы темнопрофильные от бурокрашенных подтипов (см. рис. 2, *С*). Буроземы темнопрофильные, на наш взгляд, представляют особый интерес с научной точки зрения. Если остальные подтипы (глееватые, элювиированные) ранее выделялись на территории КА [10, 13, 34] и на соседних территориях, например в Горной Шории [12], то о темнопрофильном подтипе есть упоминание только в одной работе [35], однако его подробная характеристика, включающая аналитические данные, отсутствует.

Буроземы грубогумусовые встречаются на верхней границе горно-лесного пояса под кедровыми и пихтовыми редколесьями, однако основные их площади в КА приурочены к субальпийскому поясу. Поверхностный горизонт представлен грубогумусовым AO. Он имеет темно-бурую окраску (темнее, чем серогумусовый) и высокое содержание органического вещества (20–40%). Иногда грубогумусовый горизонт сочетается с серогумусовым, в этом случае AO является поверхностным, а AY расположен под ним. В составе этого типа было выделено четыре подтипа: типичные, элювиированные, глинисто-иллювиированные, глееватые. В соответствии с критериями разделения на роды и виды [2] все изученные буроземы относятся к роду «ненасыщенные», а также выделены три вида по мощности гумусового горизонта (маломощные, среднемощные и мощные) и один вид по глубине и месту оглеения в профиле (профильно-оглеенный), характерный для глееватого подтипа. Таким образом, разнообразие буроземов изученной территории характеризуют два типа почв, девять подтипов, один род и четыре вида почв.

Изученные буроземы имеют слабо- и среднеразвитый профиль с мощностью мелкоземистой толщи 40–75 см. Степень скелетности верхних и срединных горизонтов слабая (до 5%), в почвообразующей породе – средняя (15–20%). В профиле часто присутствуют одиночные камни размером до 20 см. Гранулометрический состав изученных почв менялся как в пределах

одного профиля, так и по территории КА в целом. Более тяжелый гранулометрический состав имеют буроземы типичные и темнопрофильные (табл. 3). Содержание илистой фракции невелико, и распределение ее по профилю неравномерное: минимальные значения приурочены к серогумусовому горизонту AY, максимальные – к структурно-метаморфическому горизонту и к почвообразующей породе. Преобладающей фракцией во всех подтипах буроземов является фракция крупной пыли. По соотношению отдельных фракций в горизонтах профиля буроземы делятся на две группы. В одной отмечается преобладание крупной пыли и мелкого песка, в другой – только пылеватых фракций. Максимум содержания фракций ила и физической глины по профилю буроземов приурочен чаще всего к срединному горизонту BM.

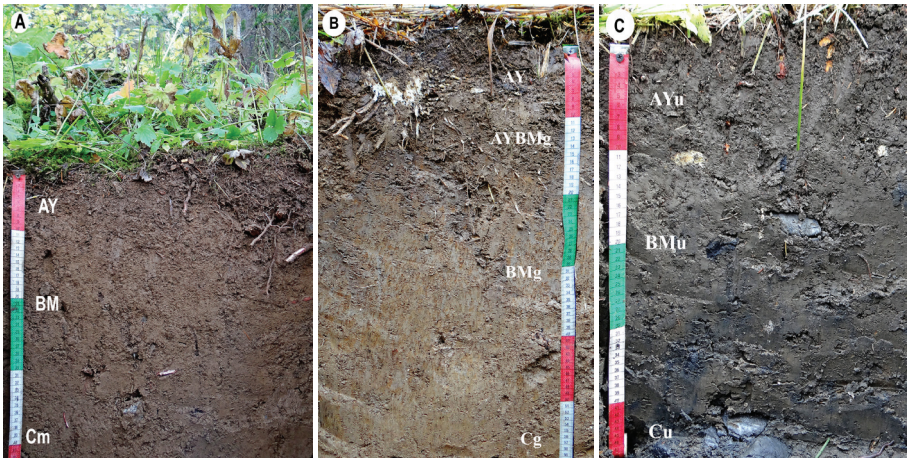

Рис. 2. Профили буроземов: *A* – бурозем типичный;
B – бурозем глееватый; *C* – бурозем темнопрофильный. Автор фото Б.А. Смоленцев
[**Fig. 2.** Cambisol profiles: *A* - Dystric Endoleptic Cambisols;
B - Eutric Gleyic Endoleptic Cambisols; *C* - Eutric Endoleptic Cambisol. Photo by Boris A Smolentsev]

Таблица 3 [Table 3]

Гранулометрический состав буроземов Кузнецкого Алатау
[Particle size distribution of the Kuznetsk Alatau Cambisols]

Горизонт [Horizon]	Глубина образца, см [Depth, cm]	Содержание фракций [Content of fractions], %						
		1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001	<0,001	<0,01
		мм						
Разрез 3. Бурозем типичный [Profile 3. Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AY	0–10	3,2	12,5	36,3	15,8	18,7	13,5	48,0
BM	25–35	4,1	9,9	33,8	8,1	22,7	21,4	52,2
Cm	40–50	4,6	11,8	21,0	10,2	13,8	38,6	62,6
Разрез 37. Бурозем типичный [Profile 37. Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AY	0–10	0,2	8,1	44,0	15,4	17,5	14,8	47,7
BM	20-30	0,2	5,1	42,0	16,6	19,3	16,8	52,7
BM	35–45	0,0	5,8	36,1	15,8	20,8	21,5	58,1
Cm	60–70	0,0	3,8	38,7	14,8	24,6	18,1	57,5

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Горизонт [Horizon]	Глубина образца, см [Depth, cm]	Содержание фракций [Content of fractions], %						
		1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001	<0,001	<0,01
		мм						
Разрез 20. Бурозем глинисто-иллювиированный [Profile 20. Dystric Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AY	0–8	12,2	19,9	34,0	13,1	15,0	5,8	33,9
BMi	15–25	13,1	14,9	30,8	10,8	18,0	12,4	41,2
Cm	30–40	14,3	12,8	28,4	10,8	18,6	15,1	44,5
Разрез 65. Бурозем элювиированный [Profile 65. Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AY	0–8	0,2	22,1	45,5	11,4	13,6	7,2	32,2
AYel	8–18	0,1	25,0	36,9	15,3	13,8	8,9	38,0
BM	30–40	0,2	4,7	43,7	14,8	21,3	15,3	51,4
C	60–70	0,3	12,2	32,9	15,9	23,0	15,7	54,6
Разрез 121. Бурозем глееватый [Profile 121. Eutric Gleyic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AY	0–10	8,0	29,4	34,3	7,5	13,2	7,6	28,3
AYBMg	10–18	10,4	20,0	31,3	12,3	15,9	10,1	38,3
BMg	30–40	14,2	15,4	29,1	12,1	14,4	14,8	41,3
Cg	60–70	20,0	28,8	22,3	6,8	10,8	11,3	28,9
Разрез 114. Бурозем темнопрофильный [Profile 114. Eutric Endoleptic Cambisol (Profundihumic, Loamic)]								
AYu	0–12	1,3	11,0	36,1	15,7	19,7	16,2	51,6
BMu	16–26	0,5	6,0	29,9	18,3	21,8	23,5	63,6
Cu	35–45	0,6	6,7	22,6	11,2	18,9	41,0	71,1
Разрез 101. Бурозем грубогумусовый типичный [Profile 101. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AO	0–11	2,4	48,6	33,4	2,3	7,9	5,4	15,6
BM	16–26	3,4	24,0	35,5	11,4	18,6	7,1	37,1
C	40–50	4,3	21,6	34,0	11,0	19,4	9,7	40,1
Разрез 104. Бурозем грубогумусовый глееватый [Profile 104. Dystric Gleyic Folic Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AO	0–10	3,9	57,9	21,3	4,4	7,6	4,9	16,9
AO	10–20	5,4	26,9	36,9	10,8	14,1	5,9	30,8
BMg	30–40	5,2	11,6	31,1	14,0	18,0	20,2	52,2
Разрез 107. Бурозем грубогумусовый глинисто-иллювиированный [Profile 107. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]								
AO	0–9	0,8	57,6	29,0	4,8	4,4	3,4	12,6
BMi	20–30	1,4	25,9	39,3	10,0	14,6	8,8	33,4
Cm	65–75	1,8	16,8	29,1	15,2	22,0	15,1	52,3
Разрез 97. Бурозем грубогумусовый элювиированный [Profile 97. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Loamic)]								
AO	0–8	7,6	45,2	34,0	2,2	5,8	5,2	13,2
AYel	8–15	10,7	31,6	32,8	6,6	10,7	7,6	24,9
BM	35–45	18,3	27,5	22,1	11,4	12,7	8,0	32,1
Cm	50–60	16,0	27,5	26,3	8,5	14,0	7,7	30,2

Буроземы грубогумусовые характеризуются супесчаным гранулометрическим составом грубогумусового горизонта (см. табл. 3). Структурно-метаморфический горизонт более тяжелый, среднесуглинистый. Содержание физической глины ниже, чем в буроземах типичных, максимум приурочен к почвообразующей породе, имеющей признаки педогенной метаморфизации. Содержание илистой фракции ниже, чем в буроземах.

Изученные почвы характеризуются кислой реакцией среды во всех горизонтах профиля: pH водной суспензии изменяется в пределах от 3,9 до 7,1,

pH солевой суспензии – от 3,2 до 6,2 (табл. 4). Слабокислую и нейтральную реакцию имеют буроземы типичные и буроземы темнопрофильные, в формировании литогенной матрицы которых принимали участие углеродосодержащие сланцы. Буроземы грубогумусовые – сильно кислые. В их профиле максимально кислым является грубогумусовый горизонт (pHсол. 3,2–3,4). Минимальными значениями суммы обменных оснований характеризуются все буроземы грубогумусовые. В буроземах, в зависимости от подтипа, сумма обменных оснований заметно отличается: максимальные ее значения обнаружены в глееватом и типичном подтипах (Р. 3), средние – в темнопрофильном. Остальные подтипы имеют низкую или очень низкую сумму обменных оснований. Для большинства изученных почв максимальные значения суммы приурочены к поверхностному горизонту и уменьшаются вниз по профилю. Исключением является разрез № 3 бурозема типичного, в котором максимальные значения обменных оснований наблюдаются в структурно-метаморфическом горизонте и метаморфизованной почвообразующей породе, что, на наш взгляд, имеет литогенную причину. Литогенную природу имеет также преобладание поглощенного магния над кальцием в нижней части профиля бурозема темнопрофильного (см. табл. 4). Подобное явление отмечалось ранее для буроземов Урала [8]. Величина гидролитической кислотности значительно варьирует. Максимальные ее значения характерны для грубогумусового горизонта и для буроземов грубогумусовых в целом (см. табл. 4). Низкие значения гидролитической кислотности зафиксированы в буроземах темнопрофильных. Обменная кислотность обусловлена алюминием, максимальные ее значения также обнаружены в буроземах грубогумусовых. По степени насыщенности основаниями изученные почвы делятся на три группы. Минимальные значения встречаются в грубогумусовых буроземах (см. табл. 4), они являются сильно ненасыщенными. Буроземы темнопрофильные и буроземы глееватые характеризуются как слабоненасыщенные. Остальные изученные почвы относятся к категории ненасыщенных.

Содержание углерода органических соединений (Сорг), определенное по методу Тюрина, в верхнем горизонте буроземов низкое и среднее, распределение его по профилю постепенно убывающее. Подтип буроземов темнопрофильных характеризуется повышенным содержанием Сорг в срединном горизонте и почвообразующей породе. Верхний горизонт буроземов грубогумусовых содержит 20–40% органического вещества, определенного как потеря при прокаливании. Обнаружено также, что содержание Сорг (2,2–4,7%) в срединном горизонте этих почв больше, чем в буроземах типичных.

Особенности генезиса изученных почв проявляются также в групповом и фракционном составе почвенного органического вещества (рис. 3). Тип гумуса в них чаще всего гуматно-фульватный и фульватный, что обусловлено высоким содержанием фульвокислот (ФК).

Таблица 4 [Table 4]

Физико-химические свойства свойства буроземов Кузнецкого Алатау
[Chemical properties of the Kuznetsk Alatau Cambisols]

Горизонт [Horizon]	Глубина образца, см [Depth, cm]	pH		C_{org}, %	Обменные основания [Exchangeable cations]		Обменная кислотность [Exchangeable acidity]		Hг*	Степень насыщенности [Base saturation], %
		H_2O_{water}	KCl_{salt}		Ca^{2+}	Mg^{2+}	H^+	Al^{3+}		
					мг-экв на 100 г почвы [mmol/100 g]					
Разрез 3. Буроземтипичный [Profile 3. Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AY	0–10	5,3	4,2	4,2	12,5	3,2	–	–	43,8	26
AYBM	10–20	5,4	3,9	1,8	8,3	2,7	–	–	27,6	23
BM	25–35	6,6	5,5	1,2	19,2	9,2	–	–	12,6	69
Cm	40–50	7,1	6,2	0,4	21,2	10,6	–	–	7,4	81
Разрез 37. Буроземтипичный [Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AY	0–10	4,3	3,4	4,9	2,8	0,8	0,3	5,3	23,6	13
AYBM	12–20	4,5	3,5	2,6	0,7	0,2	0,5	4,9	20,5	4
BM	35–45	4,5	3,7	1,0	1,3	0,4	0,2	5,2	17,2	9
Cm	60–70	4,6	3,6	0,4	0,8	0,2	0,2	3,8	16,1	6
Разрез 20. Буроземглинисто-иллювиированный [Profile 20. Dystric Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AY	0–8	4,7	3,7	4,0	4,0	0,5	0,2	3,0	32,8	12
BMi	15–25	4,8	3,7	2,7	2,9	0,3	0,2	3,4	28,9	10
Cm	30–40	5,0	4,6	1,0	2,0	0,2	0,1	1,6	21,5	9
Разрез 65. Буроземэлювиированный [Profile 65. Dystric Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AY	0–8	4,6	3,5	5,2	6,5	0,2	0,4	1,5	24,2	22
AYel	8–18	4,7	3,5	3,2	3,2	1,6	0,3	2,5	24,5	16
BM	30–40	4,7	3,6	1,4	1,0	0,9	0,3	1,8	21,2	8
C	60–70	4,8	3,6	0,8	2,9	0,4	0,2	0,4	19,9	14
Разрез 121. Буроземглееватый [Profile 121. Eutric Gleyic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AY	0–10	5,1	4,0	3,6	14,3	3,6	–	–	13,1	58
AYBMg	10–18	5,2	3,8	2,3	9,9	2,6	–	–	10,0	55
BMg	30–40	5,8	3,8	0,2	10,1	2,7	–	–	3,7	78
Cg	60–70	5,9	3,7	0,1	11,2	2,9	–	–	3,5	80
Разрез 114. Буроземтемнопрофильный [Profile 114. Eutric Endoleptic Cambisol (Profundihumic, Loamic)]										
AYu	0–12	5,6	4,8	3,5	11,7	4,6	–	–	6,8	70
BMu	16–26	6,3	5,2	2,1	4,2	6,7	–	–	3,7	75
Cu	35–45	6,7	5,6	1,3	5,4	10,0	–	–	2,6	85
Разрез 101. Буроземгрубогумусовый типичный [Profile 101. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AO	0–11	4,0	3,2	34,9**	1,5	0,8	0,8	6,7	42,4	5
BM	16–26	4,5	3,7	4,7	0,2	0,2	0,3	5,5	21,9	2
C	40–50	4,4	3,7	2,6	0,1	0,1	0,3	5,3	19,9	1
Разрез 104. Буроземгрубогумусовый глееватый [Profile 104. Dystric Gleyic Folic Epileptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AO	0–10	4,1	3,3	30,5**	1,3	0,6	0,2	2,6	31,5	6
AO	10–20	4,3	3,5	20,8**	0,5	0,3	0,4	6,0	26,4	3
BMg	30–40	4,1	3,5	3,2	0,2	0,2	3,0	5,5	22,4	2
Разрез 107. Буроземгрубогумусовый глинисто-иллювиированный [Profile 107. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Siltic)]										
AO	0–9	3,9	3,3	40,2**	1,6	0,7	0,6	2,8	57,3	4
BMi	20–30	4,3	3,8	3,8	0,5	0,2	0,1	3,2	23,6	3
Cm	65–75	4,3	3,9	1,7	0,1	0,1	0,1	4,6	16,1	1

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Горизонт [Horizon]	Глубина образца, см [Depth, cm]	pH		C_{org}, %	Обменные основания [Exchangeable cations]		Обменная кислотность [Exchangeable acidity]		Hг*	Степень насыщенности [Base saturation], %
		H_2O_{water}	KCl_{salt}		Ca^{2+}	Mg^{2+}	H^+	Al^{3+}		
		мг-экв на 100 г почвы [mmol/100 g]								
Разрез 97. Бурозем грубогумусовый элювиированный [Profile 97. Dystric Folic Endoleptic Cambisol (Humic, Loamic)]										
AO	0–8	4,1	3,4	19,7	0,6	0,5	0,7	7,5	44,6	2
AYel	8–15	4,6	3,9	4,8	0,1	0,1	0,3	3,6	21,9	1
BM	35–45	4,8	4,3	2,2	0,2	0,1	0,1	1,7	14,5	2
Cm	50–60	4,9	4,3	0,5	0,4	0,2	0,2	0,7	10,7	3

Примечание. * – гидролитическая кислотность [extractable acidity]; ** – потеря при прокаливании [loss on ignition]; «–» – не определяли [not defined]; C_{org} – содержание органического углерода [organic carbon].

В почвах преобладают фракции свободных как гуминовых (ГК1), так и фульвокислот (ФК1а+ФК1). Доля гуминовых кислот, связанных с кальцием (ГК2), очень мала или они отсутствуют. Содержание фракции фульвокислот, связанных с фракцией 2 гуминовых кислот (ФК2), значительно варьирует. Максимум их содержания отмечен в буроземах темнопрофильных, формирующихся на породах, имеющих в своем составе продукты выветривания известняков. Содержание гуминовых и фульвокислот, связанных с глинистым веществом и устойчивыми полуторными окислами (ГК3 и ФК3), среднее и варьирует не так сильно, как другие фракции. Доля негидролизуемого остатка (НО) в составе гумуса зависит от типа и подтипа почв. Самое высокое содержание НО отмечено в буроземе темнопрофильном (60–75%), в остальных почвах количество НО низкое и среднее. Высокое содержание НО в буроземах темнопрофильных обусловлено примесью литогенного органического вещества, имеющего в своем составе высокое содержание НО. Степень гумификации органического вещества почв в основном средняя в верхних горизонтах и слабая и очень слабая в нижних: содержание ГК составляет в гумусовых горизонтах 22–28%, в срединных горизонтах – 5–19%.

Дифференциация буроземов КА на типовом уровне, различие их основных педогенных свойств проявляется в морфологических и физико-химических характеристиках и вызвано разницей гидротермических условий, которые в свою очередь обусловлены абсолютной высотой местности. Пространственная приуроченность буроземов грубогумусовых к субальпийскому поясу означает, что их педогенез происходит на большей абсолютной высоте, по сравнению с типом буроземов, в более холодных и влажных условиях. Это определяет их специфические признаки и свойства, в частности, формирование грубогумусового горизонта вследствие неполной гумифика-

ции растительных остатков. Подтиповые характеристики отражают наличие процессов перемещения вещества в профиле (иллювиирование глины), влияние грунтовых вод и специфику почвообразующих пород.

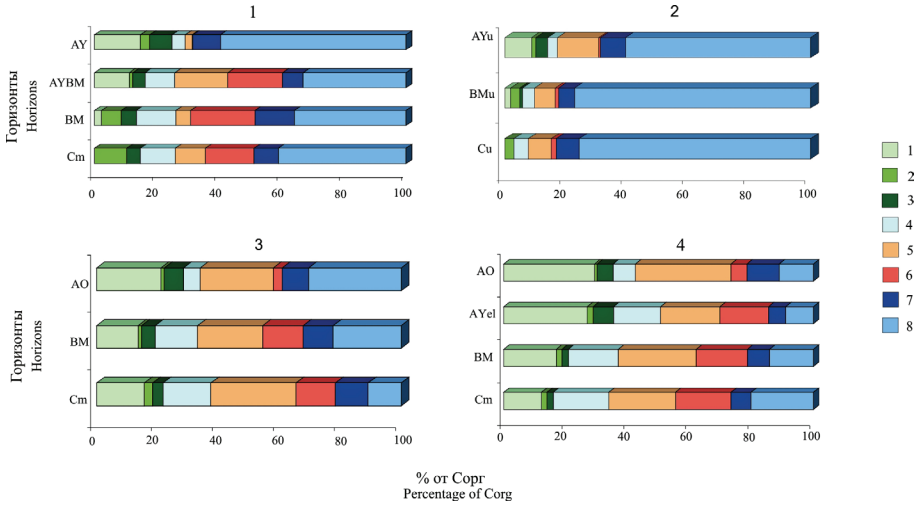

Рис. 3. Групповой и фракционный состав гумуса буроземов Кузнецкого Алатау. Почвы: *1* – бурозем типичный (Р. 37); *2* – бурозем темнопрофильный (Р. 114); *3* – бурозем грубогумусовый типичный (Р. 101); *4* – бурозем грубогумусовый элювиированный (Р. 97). Условные обозначения: *1* – ГК1; *2* – ГК2; *3* – ГК3; *4* – ФК1а; *5* – ФК1; *6* – ФК2; *7* – ФК3; *8* – НО (негидролизуемый остаток). Расшифровка условных обозначений в тексте

[**Fig. 3.** The group and fractional composition of the humus of the Kuznetsk Alatau Cambisols. Soils: *1* - Dystric Endoleptic Cambisol; *2* - Eutric Endoleptic Cambisol (Profundihumic, Loamic); *3* - Dystric Folic Endoleptic Cambisol; *4* - Dystric Folic Endoleptic Cambisol (eluvial). Legend: humic acids (HA); fulvic acids (FA): *1* - HA1; *2* - HA; *3* - HA3; *4* - FA1a; *5* - FA1; *6* - FA2; *7* - FA3; *8* - Non-hydrolysable residue]

Выявленные особенности гранулометрического состава буроземов и буроземов грубогумусовых во многом связаны с влиянием почвообразующих пород на соотношение отдельных фракций. Вклад педогенеза проявляется в распределении фракций ила и физической глины по профилю. Оно подтверждает процесс оглинивания, происходящий в средней части профиля, где отмечается максимум содержания этих фракций: в горизонте BM и в породе Cm, имеющей признаки педогенной метаморфизации. Более легкий гранулометрический состав буроземов грубогумусовых обусловлен, с одной стороны, особенностями почвообразующих пород, в которых высока доля мелкого песка и крупной пыли, с другой – условиями трансформации минеральной массы. Буроземы грубогумусовые приурочены к местоположениям с более высокими гипсометрическими отметками, для которых характерны более холодные условия, вследствие чего процесс оглинивания протекает менее интенсивно, чем в буроземах.

Для физико-химических свойств выявлены следующие закономерности. Почвы более высоких (по абсолютной высоте), а значит, и более гумидных местоположений (тип буроземы грубогумусовые) отличаются большей кислотностью, чем почвы более низких. Характер изменения с глубиной суммы обменных оснований и степени насыщенности основаниями в типе буроземов определяется особенностями почвообразующих пород, а в буроземах грубогумусовых он одинаков во всех разрезах. В обоих типах буроземов распределение поглощенных оснований свидетельствует об их биогенной аккумуляции в гумусовом горизонте. Приповерхностный аккумулятивный пик в буроземах грубогумусовых значительно меньше, как и величина суммы обменных оснований.

Особенности генезиса изученных почв проявляются также в групповом и фракционном составе почвенного органического вещества. Различия углеродного статуса между типами буроземов обусловлены различием гидротермических условий их местоположений, которые определяют характер трансформации растительного опада: полная гумификация или образование грубого гумуса.

Выводы

1. В соответствии с современными представлениями на территории КА в границах Кемеровской области выделено два типа буроземов: буроземы типичные и буроземы грубогумусовые.

2. Использование субстантивно-генетической классификации почв России для условий КА показало, что она в полной мере подходит для описания особенностей разнообразия и морфологического облика буроземов.

3. Разнообразие буроземов КА характеризуют девять подтипов, один род и четыре вида. Впервые на территории КА выделен темнопрофильный подтип буроземов.

4. Установлены закономерности распределения буроземов по изученной территории. Тип буроземы формируется повсеместно в пределах горно-таежного пояса под хвойными лесами на склонах гор различной экспозиции. Буроземы темнопрофильные приурочены к делювиальным суглинкам с примесью элюво-делювия углеродосодержащих сланцев. Буроземы грубогумусовые встречаются в субальпийском поясе под луговой растительностью и под хвойным редколесьем.

5. Наличие двух типов буроземов в КА связано с различием их гидротермических режимов и влиянием вертикальной дифференциации климатических условий.

6. Особенности некоторых свойств буроземов КА имеют литогенную природу и связаны с пространственной неоднородностью литогенного фактора, другие обусловлены климатическим фактором.

Литература

1. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
2. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
3. Ramman E. Bodenkunde. Berlin : Springer, 1905. XII. 263 p.
4. Прасолов Л.И. Горно-лесные почвы Кавказа // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. М. : Изд-во АН СССР. 1947. Т. 25. С. 5–28.
5. Зонн С.В. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 336 с.
6. Ливеровский Ю.А. К географии и генезису бурых лесных почв // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева АН СССР. 1948. Т. 27. С. 109–132.
7. Фирсова В.П. К вопросу о распределении и свойствах бурых лесных почв на Урале // Лес и почва. Красноярск : Изд-во СО АН СССР, 1968. С. 200–204.
8. Фирсова В.П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М. : Наука, 1977. 176 с.
9. Герасимов И.П. Самобытность генетических типов почв Сибири // Сибирский географический сборник. № 2. М. : Изд-во АН СССР. 1963. С. 7–27.
10. Ильиных Н.И. Почвы Кузнецкого Алатау (в пределах Красноярского края). Красноярск : Краснояр. кн. изд-во, 1970. 166 с.
11. Почвы Горно-Алтайской автономной области / под ред. Р.В. Ковалева. Новосибирск : Наука, 1973. 352 с.
12. Таранов С.А. Экологические и генетические особенности почв лесного пояса Горной Шории // Лесные почвы горного окаймления юго-востока Западной Сибири (Восточный Алтай, Горная Шория, Салаир). Новосибирск : Наука, 1974. С. 75–132.
13. Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск : Наука, 1975. 300 с.
14. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. № 106. Rome, 2015. 192 p.
15. Chesworth W., Camps A.M., Macías F., Spaargaren O., Spaargaren O. Cambisols // Encyclopedia of Soil Science. Encyclopedia of Earth Sciences Series / ed. by W. Chesworth. Dordrecht : Springer, 2008.
16. Soil Survey Staff. Illustrated guide to soil taxonomy, version 1.1. U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center. Lincoln. Nebraska, 2015. 372 p.
17. Караваева Н.А., Прокопчук В.Ф. Формирование почв с бурым профилем на севере Приамурья и Сахалина // Почвоведение. 2004. № 9. С. 1029–1039.
18. Качинский В.Л., Геннадиев А.Н. Почвенные катены в бассейнах рек Бурея и Селемджа (Приамурье) // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. 2010. № 4. С. 34–39.
19. Семаль В.А. Свойства почв южной части Сихотэ-Алиня (на примере Уссурийского заповедника) // Почвоведение. 2010. № 3. С. 303– 312.
20. Пшеничников Б.Ф., Пшеничникова Н.Ф. Генезис и эволюция приокеанических буроземов (на примере япономорского побережья). Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 2002. 292 с.
21. Пшеничников Б.Ф., Пшеничникова Н.Ф. Буроземы архипелага Римского-Корсакова // Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 2. С. 123–143.
22. Пшеничников Б.Ф., Пшеничникова Н.Ф. Влияние растительности на гумусообразование и морфологическое строение приокеанических буроземов юго-восточной части Приморья // Почвоведение. 2015. № 4. С. 387–396. doi: 10.7868/S0032180X15040085

23. Костенков Н.М., Жарикова Е.А. Почвы прибрежной территории юго-западной части Приморья // Почвоведение. 2018. № 2. С. 141–154. doi: 10.7868/S0032180X18020028
24. Пшеничников Б.Ф., Зубахо Е.Г., Ханапин Е.В., Пшеничникова Н.Ф., Лящевская М.С. Полигенетичные буроземы полуострова Муравьев-Амурский: строение, свойства, генезис // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2012. № 2 (162). С. 25–34.
25. Бугаец А.Н., Пшеничникова Н.Ф., Терешкина А.А., Краснопеев С.М., Гарцман Б.И., Голодная О.М., Ознобихин В.И. Цифровая почвенная карта бассейна р. Уссури // Почвоведение. 2017. № 8. С. 936–945. doi: 10.7868/S0032180X17080032
26. Цыбжитов Ц.Х., Корсунов В.М. Цыбикдоржиев Ц.Ц., Гончиков Б-М.Н., Хубракова Б.Ц., Давыдова Т.В., Цыбжитов А.Ц., Андреева М.Н. География и генетические особенности таежных почв Центральной зоны Байкальской природной территории // Почвоведение. 2006. № 10. С. 1165–1177.
27. Балсанова Л.Д., Гынинова А.Б., Цыбикдоржиев Ц.Ц., Гончиков Б.-М.Н., Шахматова Е.Ю. Генетические особенности почв бассейна озера Котокельское (Восточное Прибайкалье) // Почвоведение. 2014. № 7. С. 781–789. doi: 10.7868/S0032180X14070041
28. Цыбикдоржиев Ц.Ц., Ходоева С.О., Гончиков Б.-М.Н. Структура и оценка почвенного покрова Прибайкалья Бурятии (на примере Кабанского района) // Почвоведение. 2012. № 4. С. 398–407.
29. Сымпилова Д.П., Бадмаев Н.Б. Почвообразование в ландшафтах контакта тайги и степи Селенгинского среднегорья (Западное Забайкалье) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 140–151. doi: 10.1134/S0032180X1902014X
30. Самофалова И.А., Лузянина О.А. Почвы заповедника «Басеги» и их классификация // Пермский аграрный вестник. 2014. № 1 (5). С. 50–60.
31. Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Алейников А.А. Почвы и почвенный покров таежного пояса Северного Урала (верховья реки Печора) // Почвоведение. 2013. № 8. С. 911–923. doi: 10.7868/S0032180X1308008X
32. Дымов А.А., Жангуров Е.В., Страцев В.В. Почвы северной части Приполярного Урала: морфология, физико-химические свойства, запасы углерода и азота // Почвоведение. 2013. № 5. С. 507–516. doi: 10.7868/S0032180X1305002X
33. Дымов А.А., Жангуров Е.В. Морфолого-генетические особенности почв кряжа Енганэпэ (Полярный Урал) // Почвоведение. 2011. № 5. С. 515–524.
34. Хмелев В.А., Танасиенко А.А. Почвенные ресурсы Кемеровской области и основы их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 477 с.
35. Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П., Амелин И.И., Истигечев Г.И. Строение почвенного покрова северной части ареала черневой тайги юго-востока Западной Сибири // Почвоведение. 2015. № 4. С. 410–423. doi: 10.7868/S0032180X15040061
36. Смоленцева Е.Н. Структурно-метаморфические почвы Государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» // Труды Тигирекского заповедника. 2015. С. 167–172.
37. Смоленцев Б.А. Почвенный покров Государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» // Труды Тигирекского заповедника. 2015. С. 162–166.
38. Конарбаева Г.А., Смоленцев Б.А. Влияние физико-химических свойств буроземов и литоземов Кузнецкого Алатау на распределение в них йода // Агрохимия. 2016. № 12. С. 34–41.
39. Смоленцев Б.А., Смоленцева Е.Н. Состав и структура почвенного покрова территорий гумидного сектора Кузнецкого Алатау // Почвы в биосфере : сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 50-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН. Новосибирск, 2018. С. 111–115.

40. Heinze S., Ludwig B., Piepho H.-P., Mikutta R., Don A., Wordell-Dietrich P., Helfrich M., Hertel D., Leuschner C., Kirfel K., Kandeler E., Preusser S., Guggenberger G., Leinemann T., Marschner B. Factors controlling the variability of organic matter in the top- and subsoil of a sandy Dystric Cambisol under beech forest // Geoderma. 2018. Vol. 311. PP. 37–44. doi: org/10.1016/j.geoderma.2017.09.028
41. Świtoniak M., Mroczek P., Bednarek R.. Luvisols or Cambisols? Micromorphological study of soil truncation in young morainic landscapes — Case study: Brodnica and Chełmno Lake Districts (North Poland) // Catena. 2016. Vol. 137. PP. 583–595. doi: 10.1016/j.catena.2014.09.005
42. Vormstein S., Kaiser M., Piepho H., Joergensen R.G., Ludwig B. Effects of fine root characteristics of beech on carbon turnover in the topsoil and subsoil of a sandy Cambisol // Eur J Soil Sci. 2017. № 68. PP. 177–188. doi: 10.1111/ejss.12410
43. Villars T.R., Bailey S.W. Ross D.S. Four Soil Orders on a Vermont Mountaintop - One-Third of the World's Soil Orders in a 2500-Square-Meter Research Plot // Soil Horizons. 2015. Vol. 56. PP. 1–5. doi: 10.2136/sh15-06-0013
44. Životića L.B., Radmanovića S.B., Gajića B.A., Mrvićb V., Đorđevića A.R. Classification and spatial distribution of soils in the foot and toe slopes of mountain Vukan, East-Central Serbia // Catena. 2017. Vol. 159. PP. 70–83. doi: 10.1016/j.catena.2017.08.003
45. Malinova L. Cambisols Classification in "Central Balkan" National Park // Bulgarian Journal of Soil Science. 2016. Vol. 1. PP. 20–25. doi: 10.5281/zenodo.2579012
46. Khresat S. Formation and properties of Inceptisols (Cambisols) of major agricultural rainfed areas in Jordan // Archives of Agronomy and Soil Science. 2005. № 51(1). PP. 15–23. doi: 10.1080/03650340400026545
47. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Серия Алтае-Саянская. Лист N-45. Новокузнецк / Объяснительная записка. СПб. : Картфабрика ВСЕГЕИ, 2007. 665 с.
48. Гришина Л.А., Орлов Д.С. Система показателей гумусного состояния почв // Проблемы почвоведения. М. : Наука, 1978. С. 42–47.

Поступила в редакцию 04.04.2020 г.; повторно 07.05.2020 г.;
принята 15.05.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Смоленцев Борис Анатольевич – канд. биол. наук, зав. лабораторией географии и генезиса почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск 90, просп. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: pedolog@ngs.ru
Смоленцева Елена Николаевна – н.с. лаборатории географии и генезиса почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск 90, просп. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: parabraunerde@rambler.ru

Для цитирования: Смоленцев Б.А., Смоленцева Е.Н. Буроземы Кузнецкого Алатау, их свойства и разнообразие // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 6–27. doi: 10.17223/19988591/50/1

For citation: Smolentsev BA, Smolentseva EN. Cambisols of the Kuznetsk Alatau, their properties and diversity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;50:6-27. doi: 10.17223/19988591/50/1 In Russian, English Summary

Boris A. Smolentsev, Elena N. Smolentseva

Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Cambisols of the Kuznetsk Alatau, their properties and diversity

In the last decade, Cambisols of Eastern Siberia and Transbaikalia, in the Ural region, have been actively studied, whereas the data on Cambisols of the mountains of the south of Western Siberia over the last decade of the XXIth century are insufficient and incomplete. However, the study of cambisols, their properties, genesis, diversity and patterns of spatial distribution is still very important. This research is devoted to the study of the Kuznetsk Alatau Cambisols on the basis of modern diagnostic principles of the substantive-genetic classification of Russian soils and WRB. In this paper, there is a brief overview of the history of studying Cambisols in the Kuznetsk Alatau and the surrounding area. An analogue of Cambisols in the Russian classification is Burozems.

The research was conducted in the territory of Kuznetsk Alatau State Nature Reserve (Kemerovo region) within the mountain-forest and high-altitude zones where Cambisols occupy 67% of the area. Fig. 1B shows the spatial distribution of Cambisols in the studied territory. The parent rocks for the studied soils are brown clays and heavy loams of the Quaternary Period of deluvial and deluvial-proluvial origin. According to chemical composition, the parent rocks are non-carbonate and very rarely low carbonate. Field studies were carried out in 2014-2016. For soil diagnostics, we used the Russian Soil Classification (Shishov LL et al., 2004; *Field guide of soils in Russia*, 2008) and *International Soil Classification WRB*. For the analytical characteristics of soils, we selected 10 soil profiles (*See Table 1*), whose samples were analyzed. The main research methods were comparative-geographical, profile-genetic and comparative-analytical. The indicators of the humus state of soils were estimated according to Grishina and Orlov (1978).

As a result of the studies, we found out that Burozems (Cambisols) diversity is characterized by two types of soil, nine subtypes, one genus and four species. The types were distinguished by the nature of the surface horizon: Burozem and Burozem raw humic. The subsurface structural-metamorphic (Cambic) horizon and the surface horizon are diagnostic horizons for them: grey humic and raw humic. These types of soils are part of the structural-metamorphic section, which belongs to the post-lithogenic order. Burozem and Burozem raw humic correspond to RSG of WRB: Dystric Cambisols and Folic Cambisols, respectively. The following soil subtypes found in the territory of the Kuznetsk Alatau have been allocated: ordinary, eluvial, clay-illuvial, gleyey and darkprofilic (Eutric Cambisols (Profundihumic). It is dedicated to the soil parent material containing weathering products of carbonaceous slates and limestones. These sediments contain lithogenic organic substance which tinctures the soil profile in gray including the structural-metamorphic (Cambic) horizon. This feature distinguishes them from the brown colored subtypes. The regularities of Cambisols distribution across the studied territory have been revealed. Eutric Cambisols formed everywhere within the mountain-taiga zone under the fir forest on the slopes of different exposition. Folic Cambisols are found mainly in the high-mountain region under the tundra vegetation as well as under the fir and cedar pine open woodland. The influence of the soil parent material manifests itself in Eutric Cambisols (Profundihumic), which are attributed to the sediments containing weathering products of carbonaceous shales and limestones. Cambisols are characterized by acidic reaction in the soil horizons. Folic Cambisols are more acidic soils. They are characterized by higher values of

hydrolytic and exchangeable acidity and low base saturation. Eutric Cambisols (Profundihumic) have low acidity and high base saturation because of the influence of parent rock bases. Exchangeable acidity in all studied soils was caused by exchangeable aluminum. Pedogenic accumulation of organic carbon in the upper horizons of the soil profile is typical of Cambisols. Humus type is predominantly fulvate. Also, the humus is characterized by low contents of humic and fulvic acids associated with calcium. Eutric Cambisols (Profundihumic) have a high content of nonhydrolyzable residue in humin, which is caused by the lithogenic properties of the organic matter.

The paper contains 3 Figures, 4 Tables and 48 References.

Key words: burozems; mountain soils; humid pedogenesis; Cambisols; Inseptisols.

Funding: This work was supported by the government assignment of the Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Russian Soil Classification System]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
2. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide of soils in Russia]. Khitrov NB, editor. Moscow: Pochvennyy institut im V.V. Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 07.05.2020). In Russian
3. Ramman E. Bodenkunde. T. XII. Berlin: Springer Publ.; 1905. 263 p.
4. Prasolov LI, Sokolov NI. Gorno-lesnye pochvy Kavkaza [Mountain forest soils of the Caucasus]. *Trudy Pochvennogo instituta imeni VV Dokuchaeva = Transactions of the Dokuchaiev Soil Institut*. 1947;25:5-28. In Russian
5. Zonn SV. Gorno-lesnye pochvy Severo-Zapadnogo Kavkaza [Mountain-forest soils of the North-West Caucasus]. Moscow-Leningrad: Academy of Sciences of the Soviet Union Publ.; 1950. 336 p. In Russian
6. Liverovskii YuA. K geografii i genezisu buryh lesnyh pochv [On the geography and genesis of brown forest soils]. *Trudy Pochvennogo instituta imeni VV Dokuchaeva = Transactions of the Dokuchaiev Soil Institut.* 1948;27:109-132. In Russian
7. Firsova VP. K voprosu o raspredelenii i svoystvah buryh lesnyh pochv na Urale [On the distribution and properties of brown forest soils in the Urals]. In: *Les i pochvi.* Trudy Vsesoyuznoy nauchnoy konferentsii po lesnomu pochvovedeniyu [Forest and soils. Proceedings (Krasnoyarsk, Russia, 15-19 July, 1965). Krasnoyarsk: Nauka, Siberian Branch AS USSR Publ.; 1968. pp. 200-204. In Russian
8. Firsova VP. Pochvy tayezhnoy zony Urala i Zaural'ya [Soils of the taiga zone of the Urals and Trans-Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 176 p. In Russian
9. Gerasimov IP. Samobytnost' geneticheskih tipov pochv Sibiri [Originality of genetic types of soils in Siberia]. *Sibirskiy geograficheskiy sbornik.* 1963;2:7-27. In Russian
10. Il'inyh NI. Pochvy Kuznetskogo Alatau [Soils of the Kuznetsk Alatau]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe Publ.; 1970. 166 p. In Russian
11. Kovalev RV, Khmelev VA, Volkovinster VI. Pochvy Gorno-Altayskoy avtonomnoy oblasti [Soils of Gorno-Altai Autonomous Region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 357 p. In Russian
12. Taranov SA. Ekologicheskie i geneticheskie osobennosti pochv lesnogo poyasa Gornoy Shorii [Ecological and genetic features of soils of the forest belt of the Mountain Shoria]. In: *Lesnye pochvy gornogo okaymleniya yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri* [Forest soils of mountain fringing in the southeast of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 75-132. In Russian

13. Trofimov SS. Ekologiya pochv i pochvennye resursy Kemerovskoy oblasti [Soil ecology and soil resources of Kemerovo region]. Novosibirsk*:* Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. 300 p. In Russian
14. *IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015*. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO; 2015. 192 p.
15. Chesworth W, Camps AM, Macías F, Spaargaren O, Spaargaren O. Cambisols. In: *Encyclopedia of Soil Science. Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Chesworth W, editor. Dordrecht: Springer Publ.; 2008. doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3995-9_85
16. *Soil Survey Staff. 2015. Illustrated guide to soil taxonomy, version 2*. U.S. Nebraska, Lincoln: Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center; 2015. 372 p.
17. aravaeva NA, Prokopchuk VF. Genesis of brown forest soils in the North of Amur region and Sakhalin. *Eurasian Soil Science*. 2004;37(9):901-910.
18. Kachinsky VL, Gennadiev AN. Pochvennye kateny v basseynakh rek Bureya i Selemdzha (Priamur'ye) [Soil catenas in the basins of Bureya and Selemdzha rivers (the Amur River region)]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria 5, Geografiya = Moscow University Bulletin. Series 5, Geography*. 2010;4:34-39. In Russian
19. Semal' VA. Properties of soils in Southern Sikhote-Alin using the example of the Ussuri reserve. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(3):278-286. doi: 10.1134/S1064229310030051
20. Pshenichnikov BF, Pshenichnikova NF. Genezis i evolyutsiya priokeanicheskih burozemov (na primere yaponomorskogo poberezh'ya) [Genesis and evolution of maritime burozems (at the example of the Japanese Sea coast). Monograph]. Vladivostok: Dal'nevostochnyy Federal'nyy Univ. Publ.; 2002. 292 p. In Russian
21. Pshenichnikov BF, Pshenichnikova NF. Burozemy arhipelaga Rimskogo-Korsakova [Burozems of Rimsky-Korsakov Archipelago]. *Biota i sreda zapovednikov Dal'nego Vostoka = Biodiversity and Environment of Far East Reserves*. 2014;2:123-143. In Russian
22. Pshenichnikov BF, Pshenichnikova NF. The impact of vegetation on humus formation and morphology of brown forest soils in coastal areas of the southeastern part of Russian far east. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(4):337-346. doi: 10.7868/S0032180X15040085.
23. Kostenkov NM, Zharikova EA. Soils of the Southwestern Part of the Pacific Coast of Russia. *Eurasian Soil Science*. 2018;51(2):140-152. doi: 10.1134/S1064229318020059
24. Pshenichnikov BF, Zubakho EG, Khanapin EV, Pshenichnikova NF, Lyashchevskaya MS. Poligenetichnye burozemy poluostrova Murav'ev-Amurskiy: stroenie, svoystva, genezis [Polygenetic brown soils of the Muravyov-Amursky Peninsula: Structure, properties, genesis]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk = Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2012;2(162):25-34. In Russian
25. Bugaets AN, Pschenichnikova NF, Tereshkina AA, Krasnopeev SM, Gartsman BI, Golodnaya OM, Oznobikhin VI. Digital soil map of the Ussuri River basin. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(8):907-916. doi: 10.1134/S1064229317080038
26. Tsybzhitov TsKh, Korsunov VM, Tsybikdorzhiev TsTs, Gonchikov B-MN, Khubrakova BTs, Davydova TV, Tsybzhitov ATs, Andreeva MN. Genetic specificity and geography of taiga soils in the central part of the Baikal region. *Eurasian Soil Science*. 2006;39(10):1049-1061. doi: 10.1134/S1064229306100024
27. Balsanova LD, Gyninova VB, Tsybikdorzhiev TT, Gonchikov B-MN, Shakhmatova EY. Genetic features of soils in the basin of Lake Kotokel, the Transbaikal region. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(7):641-649. doi: 10.1134/S1064229314070047
28. Tsybikdorzhiev TT, Khodoeva SO, Gonchikov B-MN. Soil cover patterns and land assessment in the Baikal region of Buryatia using the example of the Kabansk district. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(4):348-356. doi: 10.1134/S1064229312040151

29. Sympilova DP, Badmaev NB. Soil Formation in the Taiga-Steppe Ecotone of the Selenga Mountains, Western Transbaikal Region. *Eurasian Soil Science.* 2019;52(2):122-132. doi: 10.1134/S1064229319020145
30. Samofalova IA, Luzyanina OA. Pochvy zapovednika «Basegi» i ih klassifikatsiya [Classification of soils of the Nature Reserve Basegi]. *Permskiy agrarnyy vestnik = Perm Agrarian Journal*. 2014;1(5):50-60. In Russian
31. Semikolennykh AA, Bovkunov AD, Aleinikov AA. Soils and the soil cover of the taiga zone in the northern Urals (upper reaches of the Pechora River). *Eurasian Soil Science*. 2013;46(8):821-832. doi: 10.1134/S1064229313080085
32. Dymov AA, Zhangurov EV, Startsev VV. Soils of the northern part of the Subpolar Urals: Morphology, physicochemical properties, and carbon and nitrogen pools. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):459-467. doi: 10.1134/S1064229313050025
33. Dymov AA, Zhangurov EV. Morphological-genetic characterization of soils on the Enganepe Ridge. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(5):471-479. doi: 10.1134/S1064229311050048
34. Khmelev VA, Tanasienko AA. Pochvennye resursy Kemerovskoy oblasti i osnovy ih ratsional'nogo ispol'zovaniya [Soil resources of Kemerovo region and the basics of its rational use]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2013. 477 p. In Russian
35. Loiko SV, Geras'ko LI, Kulizhskii SP, Amelin II, Istigechev GI. Soil cover patterns in the northern part of the area of aspen-fir taiga in the southeast of Western Siberia. *Eurasian Soil Science.* 2015;48(4):359-372. doi: 10.7868/S0032180X15040061
36. Smolentseva EN. Strukturno-metamorficheskie pochvy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kuznetskiy Alatau» [Structural-metamorphic soils of strict Nature Reserve Kuznetsky Alatau]. *Trudy Tigirekskogo zapovednika = Proceedings of Tigirek State Nature Reserve.* 2015;7:167-172. In Russian
37. Smolentsev BA. Pochvennyy pokrov Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kuznetskiy Alatau» [Soil cover of strict Nature Reserve Kuznetsky Alatau]. *Trudy Tigirekskogo zapovednika = Proceedings of Tigirek State Nature Reserve*. 2015;7:162-166. In Russian
38. Konarbaeva GA, Smolentsev BA. Vliyaniye fiziko-khimicheskih svoystv burozemov i litozemov Kuznetskogo Alatau na raspredeleniye v nih yoda [The Impact of physicochemical properties of brown forest soils and lithozems of the Kuznetsk Alatau on the distribution of iodine]. *Agrohimiya = Agrochemistry.* 2016;12:34-41. In Russian
39. Smolentsev BA, Smolentseva EN. Sostav i struktura pochvennogo pokrova territoriy gumidnogo sektora Kuznetskogo Alatau [Components and structure of the soil cover in the territories with humid climate of Kuznetsky Alatau]. In: *Pochvy v biosphere*. Sbornik materialov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem [Soils in the Biosphere. Proceedings. All-Russian Sci. Conf. with Int. Part. (Novosibirsk, Russia, 10-14 September, 2018)]. Syso AI, editor. Tomsk: Tomsk State Univ. Publ.; 2018. Pt. I. pp. 111-115. In Russian
40. Heinze S, Ludwig B, Piepho H-P, Mikutta R, Don A, Wordell-Dietrich P, Helfrich M, Hertel D, Leuschner C, Kirfel K, Kandeler E, Preusser S, Guggenberger G, Leinemann T, Marschner B. Factors controlling the variability of organic matter in the top- and subsoil of a sandy Dystric Cambisol under beech forest. *Geoderma.* 2018;311:37-44. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.09.028
41. Świtoniak M, Mroczek P, Bednarek R. Luvisols or Cambisols? Micromorphological study of soil truncation in young morainic landscapes – Case study: Brodnica and Chełmno Lake Districts (North Poland). *Catena*. 2016;137:583-595. doi: 10.1016/j.catena.2014.09.005
42. Vormstein S, Kaiser M, Piepho H, Joergensen RG, Ludwig B. Effects of fine root characteristics of beech on carbon turnover in the topsoil and subsoil of a sandy Cambisol. *Eur J Soil Sci*. 2017;68(2):177-188. doi: 10.1111/ejss.12410

43. Villars TR, Bailey SW, Ross DS. Four Soil Orders on a Vermont Mountaintop–One-Third of the World's Soil Orders in a 2500-Square-Meter Research Plot. *Soil Horizons*. 2015;56(6):1-5. doi: 10.2136/sh15-06-0013
44. Životić LB, Radmanović SB, Gajić BA, Mrvić VV, Đorđević AR. Classification and spatial distribution of soils in the foot and toe slopes of mountain Vukan, East-Central Serbia. *Catena.* 2017;159:70-83. doi: 10.1016/j.catena.2017.08.003
45. Malinova L. Cambisols Classification in "Central Balkan" National Park. *Bulgarian J Soil Science*. 2016;1:20-25. doi: 10.5281/zenodo.2579012
46. Khresat S. Formation and properties of Inceptisols (Cambisols) of major agricultural rainfed areas in Jordan. *Archives of Agronomy and Soil Science.* 2005;51(1):15-23. doi: 10.2136/sh15-06-0013
47. Babin GA, Yur'ev AA, Bychkov AI. Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossiyskoy Federatsii. Masshtab 1:1 000 000 (tret'ye pokoleniye). Seriya Altaye-Sayanskaya. List N-45. Novokuznetsk / Ob"yasnitel'naya zapiska [State geological map of the Russian Federation. Scale 1: 1,000,000 (third generation). Series Altai-Sayan. Sheet N-45. Novokuznetsk / Explanatory Note]. St. Petersburg: Cartographic Factory VSEGEI. 2007. 665 p. In Russian [Electronic resource]. Available at: https://rfgf.ru/catalog/docview.php?did=a7ee65b901e07807c69b51e77b3ff1f6 (access 08.05.2020)
48. Grishina LA, Orlov DS. Sistema pokazateley gumusnogo sostoyaniya pochv [The system of indicators of soil humus status]. In: *Problemy pochvovedeniya* [Problems of Soil Science]. Moscow: Nauka Publ.; 1978;42-47. In Russian

Received 04 April 2020; Revised 07 May 2020;
Accepted 15 May 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Smolentsev Boris A, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Soil Geography and Genesis, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Ave., Novosibirsk 90630090, Russian Federation.
E-mail: pedolog@ngs.ru
Smolentseva Elena N, Researcher, Laboratory of Soil Geography and Genesis, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Ave., Novosibirsk 90630090, Russian Federation.
E-mail: parabraunerde@rambler.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 28–51

БОТАНИКА

УДК 581.9
doi: 10.17223/19988591/50/2

А.Н. Афонин[1], О.Г. Баранова[2], Ю.А. Федорова[1]

[1] Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
[2] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Характеристика северной границы распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде в связи с определением экологических лимитов распространения вида на север

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-05-00610.

Проведен эколого-географический анализ встречаемости амброзии полыннолистной (Ambrosia artemisiifolia L.*) на северном пределе ее распространения в Канаде. В качестве ведущего фактора, лимитирующего распространение вида на север, выступает недостаточная теплообеспеченность периода созревания семян. Составлена глобальная карта сумм среднемноголетних температур за период созревания семян амброзии. Выявлены самые северные точки, в которых вид формирует самоподдерживающиеся популяции. По результатам комплексной оценки вероятности натурализации амброзии в самых северных известных местах ее произрастания в первичном ареале доказана натурализация для 5 агломераций точек. Местонахождения самых северных самоподдерживающихся популяций нанесены на карты сумм температур и определено значение сумм температур в этих местонахождениях. Установлено, что современная фактическая граница натурализации амброзии в первичном ареале не выходит за пределы территорий с суммами активных температур выше 660°С. С учетом количественно определенного экологического лимита проведена потенциальная эколого-географическая граница распространения амброзии на север, за которую принята изолиния минимальных сумм температур, достаточных для созревания семян у растений в самых северных популяциях амброзии на ее родине. Соответствующая изолиния фактора может быть принята за северную эколого-географическую границу реализованной на данный момент экологической ниши амброзии.*

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia; натурализация; инвазии; эколого-географический анализ; пределы распространения.*

Введение

Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.) внесена в список карантинных растений, ограниченно распространенных на территории Рос-

сии. Растение является сорным на полях и опасно для здоровья человека, так как вызывает поллинозы. Родиной амброзии полыннолистной является Северная Америка. Отсюда вид распространился в Европу и Азию. Вероятно, процесс инвазии еще не закончен – амброзия не достигла экологических пределов распространения и продолжает свое продвижение на север. В настоящее время северная граница натурализации в Европе проходит по северу Германии, Польши, южной границе Беларуси, далее по европейской части России (Курской, югу Липецкой и Саратовской областей) [1–4]. В целях планирования эффективных мероприятий для борьбы против инвазии *A. artemisiifolia* необходимо знать перспективы дальнейшего расширения видом своего вторичного ареала. В этом отношении информация о северных пределах распространения на ее родине в Северной Америке и, в частности, в Канаде, представляет особый интерес, поскольку позволяет оценить экологические лимиты амброзии и дать более точный прогноз ее распространения в зонах инвазий. Логично предположить, что на своей родине она характеризуется наибольшим экотипическим разнообразием, а более долгая история расселения – последнее постгляциальное наступление амброзии на север в Америке продолжалось многие тысячи лет в сравнении с немногим более чем столетней историей ее распространения в Европе – могла позволить американским популяциям амброзии наиболее полно занять экологические ниши, пригодные для ее существования. Изучение географии и экологии вида в Америке особенно актуально в настоящее время, поскольку современные технологии эколого-географического анализа позволяют при сопоставлении известных точек мест произрастания растений с экологическими картами получать количественную информацию об экологических амплитудах отдельных видов и на основе этой информации моделировать потенциал их распространения на новые территории. При этом для анализа важна не просто совокупность точек нахождения амброзии, а, прежде всего, места обнаружения самоподдерживающихся популяций на пределе их экологических потребностей. Именно такие точки мы предполагали выделить, изучая особенности распространения амброзии на северной границе ареала в Северной Америке. Таким образом, цель исследования – выявление самых северных точек натурализации амброзии на территории ее первичного ареала с целью количественного определения эколого-географического предела распространения амброзии на север.

Материалы и методики исследования

На североамериканском континенте амброзия встречается практически на всей территории США за исключением высокогорных и засушливых районов. Интерес при изучении потенциала распространения *A. artemisiifolia* на север представляет территория Канады, поскольку именно по югу Канады проходит современная северная граница естественного ареала вида.

Отметим, что и на родине амброзии часть ее ареала считается инвазионным [5]. Это связано с тем, что в ходе длительной истории существования амброзии на североамериканском континенте ее ареал испытывал многочисленные пульсации. В периоды оледенений границы ареала отступали к югу, в периоды потеплений продвигались далеко на север [6]. В ходе этих многочисленных флюктуаций происходили многократные процессы ренатурализации амброзии на тех территориях, где она в историческом процессе когда-то присутствовала, потом элиминировалась, затем снова появлялась. Современное смещение ареала происходит в северном и западном направлениях и связано с изменением климата и продвижением антропогенной деятельности в западные и северные районы. Территории, занятые амброзией в Северной Америке на протяжении индустриального периода, считаются зонами инвазии. Сложность применения термина «ренатурализация» заключается в том, что мы не знаем точно самого северного предела, до которого за миллионы лет существования вида продвигалась амброзия. Поэтому современное продвижение амброзии на север может быть как ренатурализацией – вторичной натурализацией в точках, в которых она когда-то произрастала, так и натурализацией – появлением ее в регионах, в которые она никогда ранее не проникала. Скорее всего, что мы наблюдаем ренатурализацию, поскольку за время существования вида были периоды, когда климат был существенно теплее, чем современный. Следует отметить, что для нашего исследования различия между понятиями «натурализация» и «ренатурализация» не существенны. Поэтому в дальнейшем мы используем термин «натурализация». В своей работе мы придерживаемся трактовки термина, предложенного D.M. Richardson et al. в 2000 г. [7]: натурализация – это стадия в инвазионном процессе, на которой вид на местах заноса свободно оставляет потомство и формирует самоподдерживающиеся популяции.

Сводная информация о точках местонахождения амброзии на всей территории Канады приведена в 1975 г. в работе I.J. Bassett и C.W. Crompton [8]. При составлении карты ареала *A. artemisiifolia* авторы использовали данные о фактических местонахождениях, полученные в ходе обследований юга Канады, а также информацию из различных гербарных коллекций и флористических описаний. К сожалению, карта выполнена в мелком масштабе как иллюстрация к публикации и является по существу обзорной. Дополнительная информация о натурализации амброзии в указанных точках не приводится, поэтому некоторые из них могут представлять не области натурализации, а точки случайных ненатурализованных заносов.

Более современные карты распространения амброзии полыннолистной опубликованы в 2015 г. J.T. Kartesz et al. [9]. Его карта и карта сайта EDDMaps [10] показывают довольно детально распространение амброзии в США, но не захватывают территорию Канады. Обобщенный североамериканский ареал *A. artemisiifolia* на карте Департамента сельского хозяйства США [11] представлен очень схематично – с точностью до штатов и провин-

ций. Обобщенная крупномасштабная карта распространения вида в Канаде отсутствует. Довольно подробная карта распространения амброзии полынолистной с указанием встречаемости представлена только для провинции Квебек [12].

Одним из важных источников достоверной информации о распространении амброзии и динамике инвазионного процесса служат гербарные материалы, которые широко используются при изучении инвазий [13–14]. К сожалению, далеко не всегда по гербарным этикеткам можно установить, являлись ли гербаризированные растения случайными заносами или входили в состав натурализовавшихся популяций.

Большие массивы координатно привязанных данных представлены в открытом доступе в базах данных, таких как Глобальная база данных по объектам биоразнообразия (Global Biodiversity Information Facility, GBIF).

В базе данных GBIF [15] имеется обширный материал по распространению *A. artemisiifolia* в Канаде, но при этом информация о статусе амброзии в приведенных точках отсутствует. В связи с этим точки произрастания амброзии из этой базы могут быть использованы только после тщательной проверки и подтверждения их как мест натурализации. Например, в базе GBIF представлено огромное количество местонахождений *A. artemisiifolia* на юге Швеции и Финляндии, и при некритичном использовании точек БД GBIF эти точки могут быть отнесены к территории ее натурализации. Однако при проверке выясняется, что все они фиксируют ненатурализованные заносы, которые связаны преимущественно с поставками птичьих кормов, содержащих примесь амброзии. Натурализовавшиеся популяции в Скандинавии до настоящего времени не отмечены [16–17]. Первоочередной задачей исследования ставилось выявление из всей совокупности известных северных точек распространения амброзии только тех, на которых представлены ее натурализовавшиеся популяции, и исключение из анализа точек случайных заносов.

Важную информацию для определения мест натурализации амброзии представляют данные аэропалинологических наблюдений. Аэропалинологические станции ежегодно отмечают количественно спектры пыльцы, и в состав изучаемых комплексов обязательно входит и индекс пыльцы ragweed (амброзия). Количество пыльцы и ее постоянство из года в год в периоды пыления могут служить индикатором натурализации амброзии на прилегающей к аэропалинологической станции территории. Максимальное количество аэропалинологических станций работало в Канаде в начале становления аэропалинологической сети в 1950–1960-е гг. Данные наблюдений за индексами пыльцы амброзии на станциях и методика расчета индексов приведены в монографиях I.J. Bassett et al. [18–19] и серии его статей о распространении амброзии в отдельных провинциях: Британская Колумбия, Манитоба, Саскачеван, Онтарио [20–22]. В те годы действовало 238 аэропалинологических станций, что представляло собой очень густую сеть

для территории Канады. Недостатком данных исторической сети является сравнительно короткий срок (1–5 лет) существования многих станций, и, соответственно, небольшие ряды наблюдений. В настоящее время в Канаде работают 33 аэропалинологические станции, которые имеют ряды непрерывных наблюдений до 20 лет (Daniel Coates, персональное сообщение). К сожалению, агрегатор современных аэропалинологических данных является коммерческой структурой, и его данные по станциям за современный период не представлены в открытом доступе.

Проблемой прямой диагностики натурализации амброзии полыннолистной по данным аэропалинологических наблюдений является также невысокая точность определения видовой принадлежности пыльцы. В комплекс «амброзия» (ragweed) при палинологическом мониторинге включаются пыльцевые зерна родственных амброзии полыннолистной (*A. artemisiifolia*) видов, относящихся не только к роду *Ambrosia* (*A. trifida* L., *A. psilostachya* DC.), но также и другим родам (*Cyclachaena*, *Xanthium*) [19]. Учитывая, что *Cyclachaena* проникает несколько дальше на север по сравнению с амброзией полыннолистной, присутствие ее пыльцы может снижать точность использования аэропалинологического метода при поиске северных пределов распространения интересующего нас вида. Возможность дальнего транспорта пыльцы из более южных местообитаний также снижает прогностическую точность аэропалинологических данных. Однако в случае длительных рядов наблюдений этот недостаток нивелируется.

Наличие существенного количества пыльцы комплекса амброзии не может служить однозначным доказательством натурализации амброзии на территории, но данные исторической сети мониторинга пыльцы амброзии являются ценным компонентом комплексной оценки при поиске точек натурализации амброзии в регионах Канады.

На основе собранных данных о местонахождениях амброзии полыннолистной по данным GBIF, аэропалинологических наблюдений в Канаде, а также других источников, нами разработаны критерии и способ комплексной оценки вероятности натурализации амброзии в ее местонахождениях. Этот способ применен для оценки вероятности натурализации амброзии полыннолистной в точках ее обнаружения на территории Канады.

Критериями выделения точек натурализации служили:

1. Плотность точек обнаружения амброзии на территории. Большее количество обнаруженных точек с большей вероятностью свидетельствует о натурализации амброзии на рассматриваемой территории. При этом следует учитывать, что это не абсолютный, а косвенный показатель, и возможны варианты обнаружения большого количества растений амброзии на некоторых территориях, где она не натурализовалась. В нашем варианте комплексной оценки точкам, в радиусе 100 км от которых, по данным GBIF, обнаруживалось не менее 5 местонахождений амброзии, присваивался балл 2; от 2 до 4 – балл 1; не более одного местонахождения – балл 0.

2. Индекс пыльцы комплекса ragweed на территории. Показателем вероятности натурализации амброзии на северных территориях также может являться стабильно высокое в сезон цветения количество пыльцевых зерен комплекса амброзия на изучаемой территории. Балл 3 присвоен точкам, если в радиусе 200 км от них находились аэропалинологические станции, показывающие индекс пыльцы ragweed более 1,5; балл 2 – 0,9–1,5; балл 1 – 0,3–0,8; балл 0 при индексе пыльцы менее 0,3 или в случае отсутствия аэропалинологических станций в радиусе 200 км от точки.

3. Наличие подходящей антропогенной инфраструктуры для обитания вида. Места обитания амброзии полыннолистной связаны с антропогенным или естественным нарушением растительного покрова. Оценка пригодности местообитаний для амброзии проводилась по космическим снимкам высокого и среднего разрешения. Для этого точки нахождения, полученные из GBIF, экспортировались в Google Earth и каждое местонахождение в Канаде проверялось на наличие инфраструктуры, соответствующей местам натурализации амброзии: рудеральные и сегетальные местообитания (поля, дороги и т.п.). При этом точкам GBIF, соответствующим потребностям амброзии, присваивался балл 1. Точкам, попадающим на массивы естественных растительных сообществ (леса, болота и проч.), не характерным для произрастания амброзии, присваивался балл 0. Хотя по нашим наблюдениям в США вид растет единичными особями на опушках в лесных массивах и по краям лесных тропок даже в пределах природных резерватов, вероятно, эти находки следует считать случайными заносами.

4. Широта. Амброзия – короткодневный вид, поэтому возможность продвижения на север связана с накоплением достаточных для созревания семян сумм температур, рассчитываемых от даты перехода пороговой для начала пыления длины дня до первых заморозков. Дата наступления порогового фотопериода связана с широтой. Для более низких широт дата наступления порогового фотопериода более ранняя, что делает период созревания семян более продолжительным. Опыт изучения натурализации амброзии на Европейской территории России показывает, что южнее 49°30' северной широты амброзия встречается и натурализуется повсеместно, тогда как севернее, до 51°30' с.ш., частота встречаемости и обилие уменьшаются, и севернее 51°30' с.ш. амброзия формирует самоподдерживающиеся популяции только в интразональных местообитаниях или представлена в виде ненатурализованных заносов [23]. При комплексной оценке мы учитывали влияние широты на вероятность натурализации. Балл 1 присвоен точкам обнаружения амброзии на широте южнее 50° с.ш.; балл 0 – более северным точкам (табл. 1).

Комплексная оценка вероятности натурализации амброзии на точке ее обнаружения рассчитывалась как сумма баллов по всем четырем критериям. Самые высокие показатели комплексной оценки предполагают самую высокую вероятность натурализации вида. Натурализация амброзии в точке считается доказанной, если при высоких показателях комплексной оценки

удается найти дополнительные прямые указания на присутствие популяций амброзии полыннолистной на рассматриваемой точке.

Выявленные точки натурализации в совокупности с подготовленными экологическими картами послужили материалом для проведения эколого-географического анализа, позволившего количественно определить экологический лимит амброзии при продвижении ее на север. Следует отметить, что современные методы моделирования распространения видов (Species distribution modelling [SDM]) использовались для составления региональных моделей распространения амброзии полыннолистной в Австрии [24–26], Китае [27]. Глобальное моделирование распространения амброзии проводили S. Cunze et al. [28], D.S. Chapman et al. [29–30]. В отличие от ранее проведенных исследований, мы сделали акцент на определении только северного экологического предела распространения вида. С этой целью из всей совокупности известных точек распространения амброзии мы провели тщательный отбор для эколого-географического анализа только точек ее натурализации на самом северном пределе естественного ареала. Также при моделировании впервые использованы специально составленные нами карты сумм температур за период от даты перехода длины дня через 14 часов в конце лета до первых осенних заморозков. Амброзия полыннолистная – однолетнее короткодневное растение. Сигналом для начала пыления его и, соответственно, завязывания семян служит сокращение длины дня до некоторого порогового значения – обычно это 14 часов. На широте, где проходит северный предел распространения амброзии, сокращение длины дня до 14 часов наступает в конце лета, и период созревания семян при этом приходится на осень, когда сумм активных температур может не хватить для вызревания семян. Поэтому именно фактор теплообеспеченности периода созревания семян определяет северную границу распространения амброзии.

В эколого-географическом анализе потенциала распространения амброзии на север нами использована глобальная растровая карта сумм активных температур воздуха выше 0°С в приземном слое за период от перехода длины дня в конце лета через 14 часов до первых осенних заморозков. Далее для простоты называем ее картой сумм температур. Эта карта создана нами на базе месячных слоев глобальных температур из набора WorldClim 2 [31–32]. Точки доказанной натурализации амброзии полыннолистной в Канаде были наложены на карту сумм температур, и температурные значения с самых северных местонахождений были экстрагированы. Минимальные экстрагированные значения показывают экологический лимит для амброзии по суммам температур. Последующая реклассификация карты сумм температур по значению выявленного экологического лимита позволила представить на карте потенциальную северную границу распространения амброзии полыннолистной, по сути, провести изолинию по самому экстремальному значению экологического фактора, при котором обнаружены натурализовавшиеся популяции амброзии. Детальное описание примененной методики

эколого-географического анализа дано в работе А.Н. Афонина и Ю.В. Соколовой [33].

Результаты исследования

Для расчета показателей комплексной оценки натурализации амброзии на карты накладывались слои точек местонахождения амброзии по базе GBIF и станций пыльцевого мониторинга с обозначением индексов пыльцы на станциях. Из анализа рис. 1, *a, b* видно, что западные провинции Канады характеризуются гораздо меньшей встречаемостью амброзии, чем восточные.

Картографическое представление точек в ГИС позволяет легко посчитать количество точек в агломерациях в пределах 100-километрового буфера и выявить диапазоны значений индексов пыльцы.

В **Британской Колумбии** по базе GBIF на настоящее время отмечено 15 местонахождений амброзии (см. рис. 1, *a* и табл. 1). Из них 9 расположены на западном побережье в городской агломерации Ванкувера (49°15'N, 123°7'W) и его окрестностей в пределах 100 километрового радиуса (см. рис. 1, *a*, агломерация *1*). Остальные разбросаны по территории провинции.

Историческая сеть в этой провинции состояла из 17 аэропалинологических станций, действовавших в начале 1950-х гг. Индекс пыльцы комплекса амброзии был равен или близок к нулю почти на всех станциях Британской Колумбии. Только на острове Ванкувер индексы пыльцы на станциях Виктория и Ванкувер составляли соответственно 0,8 и 0,3 [18]. Распространение амброзии или занос пыльцы в эту область в принципе возможен из расположенного в 200 км южнее Ванкувера района Уэнатчи (Wenatchee, 47°26'N, 120°19'W), штат Вашингтон, индекс пыльцы в котором очень высокий – более 40 [22].

Однако надежных опубликованных свидетельств присутствия натурализовавшихся популяций амброзии полыннолистной в Британской Колумбии нет. Комплексная оценка вероятности натурализации для самой северной точки нахождения амброзии по базе GBIF (точка 19192 вблизи Салмон Вэлли) по сумме всех четырех критериев составляет 0 баллов. Также маловероятно присутствие натурализовавшихся популяций амброзии в точках GBIF, расположенных вблизи Фрейзера (14634), Вернона (14897), Армстронга (15108) и ряда других точек с баллом вероятности натурализации от 1 до 3 (см. табл. 1).

Рассчитанная нами комплексная оценка вероятности натурализации амброзии полыннолистной в районе **Ванкувера** составила 5 баллов. Учитывая наличие некоторого количества пыльцы комплекса амброзии, наблюдавшегося в пыльцевых спектрах на острове Ванкувер в прошлом и наблюдаемых на ныне действующих аэропалинологических станциях Victoria и Vancouver, а также агрегацию 9 точек обнаружения ее вблизи г. Ванкувер, по данным GBIF, наличие соответствующих местообитаний и подходящую широту места, можно сделать предположение о возможности натурализации амброзии полыннолистной в Ванкувере и его окрестностях, а также наличии экологического потенциала для ее продвижения в этот регион в будущем.

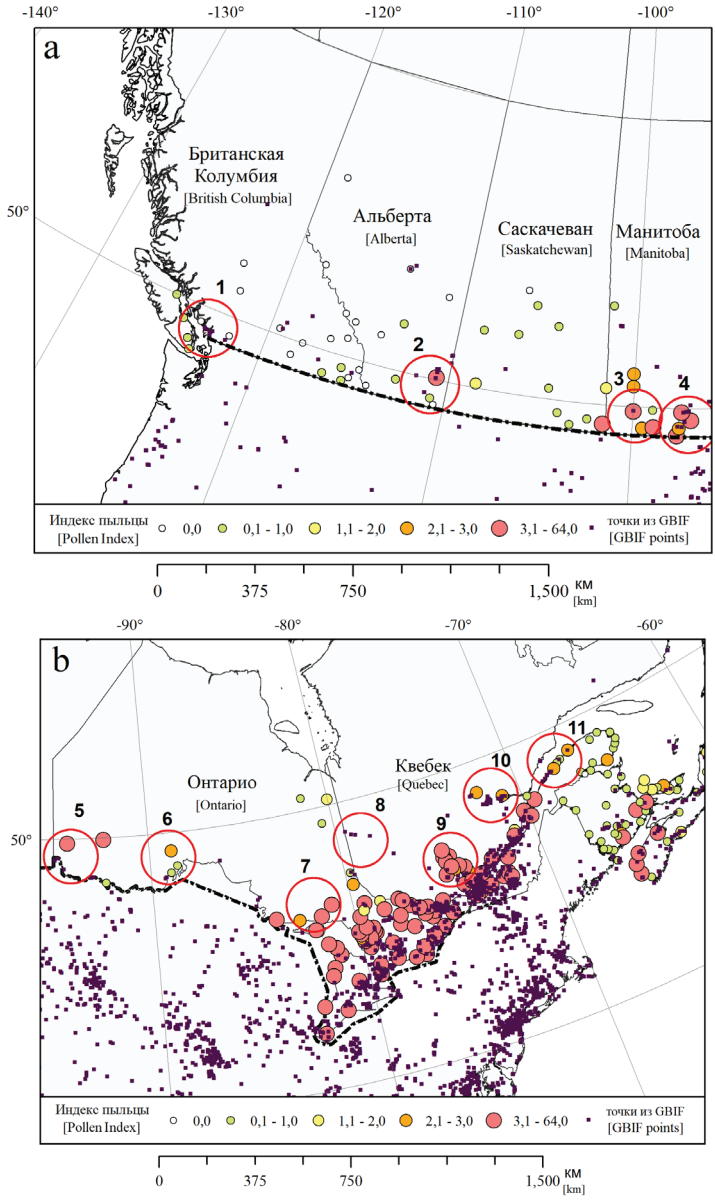

Рис. 1. Сопоставление точек нахождения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде по данным GBIF [15] с данными пыльцевого мониторинга [18]. Условные обозначения: красными окружностями помечены комплексы точек нахождения *Ambrosia artemisiifolia* по базе GBIF, перспективные с позиции вероятности натурализации на них амброзии; *a* – западная часть территории Канады, *b* – восточная

[**Fig. 1.** Comparison of the points of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in Canada according to GBIF [15] with pollen monitoring data [18]. [Legend: Red circles indicate clusters of common ragweed location points with a high probability of ragweed naturalization based on the GBIF data; *a* - Western Canada, *b* - Eastern Canada]

Таблица 1 [Table 1]

Комплексная оценка вероятности натурализации амброзии в точках ее обнаружения по БД GBIF в провинции Британская Колумбия
[Comprehensive assessment of the probability of *Ambrosia artemisiifolia* naturalization at its location points in British Columbia based on the GBIF database]

№	Населенный пункт [Location]	Широта [Latitude]	Плотность точек обнаружения [Density of points]	Ландшафт [Landscape]	Индекс пыльцы [Pollen index]	Комплексная оценка [Comprehensive assessment]
14293	–	49°18' (1)	9 (2)	Море [Sea shore] (0)	0,8 (1)	–
14253	Ванкувер [Vancouver]	49°12' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14228	Ванкувер [Vancouver]	49°12' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14209	Ванкувер [Vancouver]	49°12' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14210	Ванкувер [Vancouver]	49°12' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14286	Ванкувер, Кокуитлам [Vancouver, Coquitlam]	49°18' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14285	Ванкувер, Кокуитлам [Vancouver, Coquitlam]	49°18' (1)	9 (2)	Городская агломерация [Urban area] (1)	0,8 (1)	5
14141	Ванкувер, Суррей [Vancouver, Surrey]	49°6' (1)	9 (2)	Окраина Ванкувера [Vancouver boundary] (1)	0,8 (1)	5
14177	Чилливак [Chilliwack]	49°12' (1)	9 (2)	Город [City] (1)	0,8 (1)	5
14897	Вернон [Vernon]	50°12' (0)	2 (1)	Городок [Small town] (1)	0 (0)	3
15108	Армстронг [Armstrong]	50°30' (0)	2 (1)	Поля, фермерские постройки [Fields, farm buildings] (1)	0 (0)	3
15630	–	51°0' (0)	1 (0)	Горы [Mountains] (0)	0 (0)	0
14634	Фрейзер [Fraser]	49°36' (0)	1 (0)	Луг, фермерские постройки [Meadows, farm buildings] (1)	0 (0)	2
14565	Ферни [Fernie]	49°30' (0)	1 (0)	Поселок [Small town] (1)	0 (0)	2
19192	Салмон Вэлли [Salmon Valley]	54°6' (0)	1 (0)	Вырубка [Felling place] (0)	0 (0)	0

Примечание. В скобках указаны баллы для каждого критерия, учитываемого при расчете комплексной оценки вероятности натурализации.
[*Note*. The score for each factor is indicated in brackets].

В провинции **Альберта** перспективным с позиции натурализации амброзии представляется регион Medicine Hat (50°2'N, 110°42'W). В радиусе 100 км от этого населенного пункта по БД GBIF обнаружено 6 местонахождений амброзии полыннолистной (см. рис. 1, *a*, агломерация *2*). Индекс пыльцы амброзии по расположенной здесь станции составлял 7. Подтверждение натурализации амброзии в Альберте в районе Medicine Hat и Empress (50°57'N, 110°1'W) находим в работе L.L. Kennedy [34]. Наряду с обильно произрастающими в этих регионах видами *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. и *Iva axillaris* Pursh наземные обследования показывают и постоянное присутствие популяций амброзии. Поэтому натурализацию ее для этого региона можно считать установленной.

Саскачеван. В базе данных GBIF отмечена только одна точка обнаружения амброзии полыннолистной на всю провинцию. В провинции наблюдались сравнительно невысокие индексы пыльцы комплекса ragweed, и даже эти невысокие значения могли быть вызваны пыльцой *C. xanthifolia* [21]. Упоминаний в литературе о самоподдерживающихся популяциях амброзии полыннолистной в Саскачеване не найдено.

Манитоба. На 2019 г. в Манитобе в базе GBIF зафиксировано 13 точек, 7 из них входят в комплекс точек, группирующихся вокруг Виннипега. На основе аэропалинологических данных и точек GBIF нами выделены комплексы Брандон (49°50'N, 99°55'W) и Виннипег (49°52'N, 97°10'W) (см. рис. 1, *a*, комплексы *3* и *4*). Расположенные в пределах комплекса Брандон аэропалинологические станции показывают значения индекса пыльцы от 0,1 до 5, а в Виннипеге – от 2,1 до 18,6 [18] .

В публикации о пыльцевом мониторинге в провинциях Манитоба и Саскачеван [21] сообщается о повышенных индексах пыльцы в Моррисе и Эмерсоне – 60 и 95 км к югу от Виннипега, долина реки Рэд, и о наличии там *Ambrosia trifida* L. Амброзия полыннолистная также встречается, но данные о ее обилии не сообщаются. В 2016 г. амброзия полыннолистная была встречена только на 0,1% из 658 обследованных полей с однолетними культурами в Манитобе. Там, где амброзия отмечена, ее встречаемость составила 0,3 растения на 1 м² [35].

Онтарио. Юго-восточная часть провинции Онтарио издавна является областью натурализации амброзии полыннолистной. При этом процесс распространения амброзии продолжается с начала XX в. Так, в городе Парри-Саунд (45°20'N, 80°2'W) в 1934–1935 гг. индекс пыльцы составлял 8, а при измерениях 1955–1956 гг. – выше 19. В 1955–1956 гг. на 8 из 44 станций на юге Онтарио наблюдались значения выше 10, что считается экстремально высоким уровнем. На 7 из этих станций нахождение амброзии подтверждено натурными наблюдениями [20].

Наиболее интересны северные точки обнаружения амброзии полыннолистной по базе GBIF – комплексы Кенора (49°48'N, 94°24'W), Тандер-Бей (48°25'N, 89°18'W), Большой Садбери (46°33'N, 81°0'W) (см. рис. 1, *b*, ком-

плексы *5*–*7*). Вблизи этих пунктов низкая плотность точек по базе GBIF (от 1 до 3 находок), и натурализация амброзии в этих точках не подтверждена литературными источниками. Однако данные расположенных вблизи и даже севернее аэропалинологических станций уже в 1950-х гг. показывали высокие индексы пыльцы амброзии [18], в связи с чем можно сделать предположение о потенциальной вероятности натурализации амброзии полыннолистной на этих точках.

Квебек. Имеется обширный литературный материал о встречаемости амброзии и динамике ее распространения на северо-западной границе естественного ареала в провинции Квебек. Карта распространения в Квебеке с указанием градаций встречаемости представлена в Identifier l'herbe à poux, 2002 [12]. В этой провинции отмечено 656 местонахождений амброзии полыннолистной [15]. Перспективными с позиции натурализации амброзии в самых северных для провинции агломерациях точек обнаружения амброзии полыннолистной по БД GBIF представляются комплексы: Абитиби (48°41'N, 79°28'W), Номининг (46°24'N, 75°2'W 46,40°), Сагеней (48°23'N, 91°8'W), Римуски (48°26'N, 68°33'W).

В **Абитиби** четыре точки обнаружения сконцентрированы в сельской местности к востоку от одноименного озера (см. рис. 1, *b*, агломерация *8*). Исторические аэропалинологические станции были расположены к югу и северу от этой области. На них были зафиксированы индексы пыльцы комплекса амброзии 0,3 и 1,0 соответственно. Комплексная оценка – 5 баллов. Литературных данных, подтверждающих натурализацию амброзии в Абитиби, найти не удалось. На карте распространения ее в Квебеке этот регион представлен как область редкой встречаемости. Можно сделать предположение о потенциальной экологической пригодности региона Абитиби для натурализации амброзии полыннолистной. Этот регион интересен тем, что по температурным характеристикам периода созревания семян он является наиболее суровым для амброзии. Поэтому появление в его пределах натурализовавшихся популяций амброзии может сигнализировать о выявлении генотипов, в несколько большей степени приспособленных к существованию в неблагоприятных северных условиях, и возможности дальнейшего смещения фронта распространения амброзии на север.

В базе GBIF представлены 3 точки нахождения амброзии в **Номининге** (см. рис. 1, *b*, агломерация *9*). В радиусе 100 км от поселения преимущественно к югу от него в направлении к Монреалю обнаружено еще 21 местонахождение. Индекс пыльцы в Номининге составлял 6,5. Балл комплексной оценки потенциала натурализации для территории Номининга максимальный: 7. Обилие амброзии в регионе подтверждается постановлениями муниципалитета о необходимости борьбы с амброзией [36]. Видовая принадлежность амброзии при этом не указываются. В работе I.J. Bassett и C.W. Crompton [8] сообщается о натурализации в этом регионе амброзии многолетней (*Ambrosia psilostachya* DC.). При этом вблизи от расположенно-

го в 120 км к юго-востоку от Номининга Монреале доминирующим рудеральным видом является *A. artemisiifolia* [37]. С большой долей уверенности можно считать Номининг точкой натурализации и амброзии полыннолистной.

По результатам нашей комплексной оценки регион **Сагеней-лак-Сен-Жан** (см. рис. 1, *b*, агломерация *10*) с максимальной вероятностью может являться областью натурализации амброзии. В базе GBIF для этого региона приводится 30 ее местонахождений. Исторический индекс пыльцы амброзии составляет 3. Комплексная оценка – 7. Предположение о пригодности этого региона для натурализации подтверждают литературные данные. В настоящее время амброзия в этом регионе натурализовалась и встречается с высокой частотой и в большом обилии. Все колонии амброзии, отмеченные в Сагеней-Лак-Сен-Жан, связаны с дорожной системой и не выходят на поля. Амброзия тянется вдоль дорог непрерывными полосами шириной 25–150 см при проективном покрытии 40–80% на протяжении нескольких километров, при этом плотность растений амброзии может составлять более тысячи на квадратный метр [38]. Сагеней-лак-Сен-Жан представляет наибольший интерес как доказанный регион натурализации амброзии с самыми суровыми условиями вегетационного периода.

Территория вокруг **Римуски** (см. рис. 1, *b*, агломерация *11*) представлена множеством небольших поселений на побережье залива Сен-Лоран, к 190 км к востоку от Сагенея, на той же широте (48°24' с.ш.). По всему побережью амброзия полыннолистная встречается преимущественно вдоль дорог, а также на пустырях и строительных площадках [39]. Количество находок амброзии по базе GBIF – 13. Индекс пыльцы на четырех станциях в радиусе 100 км меняется от 0,2 до 3. Комплексная оценка – 7. Натурализацию амброзии в регионе Римуски можно считать доказанной.

Комплексная оценка вероятности натурализации по 11 предполагаемым точкам натурализации амброзии приведена в табл. 2.

Таблица 2 [Table 2]

Комплексная оценка вероятности натурализации *Ambrosia artemisiifolia* L. для территорий Канады
[Comprehensive assessment of the probability of *Ambrosia artemisiifolia* L. naturalization in Canada]

№ п/п	Название территории [Location]	Средняя широта [Average latitude]	Плотность точек GBIF в радиусе 100 км [Density of GBIF points]	Ландшафт [Landscape]	Индекс пыльцы [Pollen index]	Комплексная оценка [Comprehensive assessment]	SumT WC2
1	Ванкувер [Vancouver]	49°12' (1)	8 (2)	Крупный город в прибрежной зоне [Large city] (1)	0,2–0,8 (1)	5	1200

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

№ п/п	Название территории [Location]	Средняя широта [Average latitude]	Плотность точек GBIF в радиусе 100 км [Density of GBIF points]	Ландшафт [Landscape]	Индекс пыльцы [Pollen index]	Комплексная оценка [Comprehensive assessment]	SumT WC2
2	Медисин Хат [Medicine Hat]	50°0' (0)	9 (2)	Сельская местность, поля [Countryside, fields] (1)	2,4 (3)	6	720
3	Брандон [Brandon]	49°48' (1)	1 (0)	Сельская местность, поля [Countryside, fields] (1)	4 (3)	5	660
4	Виннипег [Winnipeg]	49°64' (1)	7 (2)	Крупный город, окружен полями [Large city surrounded by fields] (1)	8 (3)	7	680
5	Кенора [Kenora]	49°48' (1)	3 (1)	Леса, озера, сельское хозяйство не ведется [Forests, lakes, no farming] (0)	6,2 (3)	4	680
6	Тандер-Бей [Thunder Bay]	48°24' (1)	2 (1)	Городок на побережье, поля [Small town on a shore, fields] (1)	1,1 (2)	5	700
7	Большой Садбери [Greater Sudbury]	46°30' (1)	1 (0)	Леса, озера, холмистая местность [Forest, lakes, hilly terrain] (0)	4,4 (3)	4	730
8	Абитиби [Abitibi]	48°42' (1)	4 (1)	Сельская местность, поля [Countryside, fields] (1)	0,3 (1)	4	590
9	Номининг [Nominingue]	46°24' (1)	24 (2)	Леса, поселки, дороги [Forests, small towns, roads] (1)	6,2 (3)	7	740
10	Сагеней [Saguenay]	48°24' (1)	30 (2)	Небольшой город, поля [Small town, fields] (1)	3 (3)	7	660
11	Римуски [Rimouski]	48°24' (1)	13 (2)	Небольшие города на побережье; поля [Small towns on a shore, fields] (1)	1,6 (3)	7	680

Примечание. В скобках указаны баллы для каждого критерия, учитываемого при расчете комплексной оценки вероятности натурализации. SumT/WC2 – суммы температур за период от даты перехода длины дня через 14 часов в конце лета до окончания вегетационного периода.

[*Note.* The score for each factor is indicated in brackets. SumT/WC2 -The sum of average daily temperatures from the date of day length transition after 14 hours to the end of summer until the end of the growing season].

Таким образом, из 11 рассмотренных агломераций точек распространения вида 4 имеют самую высокую комплексную оценку – 7 (Виннипег, Номининг, Сагеней-Лак-Сен-Жан, Римуски). Литературные данные или муниципальные распоряжения также подтверждают присутствие в этих департаментах существенного количества амброзии полыннолистной, поэтому натурализацию в них амброзии можно считать доказанной. Территория вблизи Медисин Хат также имеет высокую комплексную оценку, и здесь натурализация вида также доказана по литературным источникам. Еще 4 местонахождения с комплексной оценкой 5 могут считаться точками предположительной натурализации амброзии на северном пределе ее распространения в Канаде. Для территорий Кенора и Большой Садбери вероятность натурализации амброзии на данный момент находится под сомнением.

Самые северные доказанные точки натурализации использованы нами в последующем эколого-географическом анализе, который позволил выявить минимальные значения сумм температур, необходимых популяциям амброзии для обеспеченного созревания семян и натурализации. Для эколого-географического анализа даже немногочисленные доказанные точки натурализации видов, обнаруженные на границах их ареалов, являются ценными и при наложении на экологические карты позволяют количественно охарактеризовать экологические пределы распространения видов.

Амброзия полыннолистная – однолетний, короткодневный вид. Растения зацветают и переходят к пылению на коротком дне в конце вегетационного периода. Сигналом для зацветания и пыления растений служит переход длины дня через пороговое значение, которым считается 14 часов [40]. С этого момента происходит завязывание семян. Созревание семян на севере продолжается от момента завязывания до первых осенних заморозков, и возможность продвижения вида на север определяется достаточной теплообеспеченностью этого периода. Определив минимальные суммы температур, достаточные для созревания семян амброзии для самых северных популяций на ее родине, и имея глобальную карту сумм температур за период от перехода длины дня через 14 часов до окончания периода вегетации, можно выделить на этой карте все территории, удовлетворяющие минимальным требованиям вида по теплообеспеченности как в Америке, так и в Евразии.

Нами составлены карты сумм температур за период от перехода длины дня через 14 часов в конце лета до первых осенних заморозков. Наложив на составленную карту выявленные северные местоположения предполагаемой натурализации амброзии, мы получили значения сумм температур в этих точках (см. табл. 2). Самыми низкими суммами температур характеризовалась территория доказанной натурализации ее в районе Сагеней-лак-Сен-Жан – 660°С. Местоположение агломерации доказанных точек натурализации вида на западе Канады в регионе Medicine Hat располагается вблизи изолинии с близкими значениями сумм температур. Популяция в Римуски также располагается в нешироком побережном поясе полуострова Гаспе, ха-

рактеризующегося аналогичными температурами (рис. 2). Таким образом, можно предположить, что современная фактическая граница натурализации амброзии в первичном ареале не выходит за пределы территорий с температурами выше 660°С, и это значение может быть принято за эколого-географическую границу реализованной на данный момент экологической ниши амброзии и экологической границей ее распространения в высокие широты.

Представленная ниже карта потенциала распространения амброзии на север составлена с использованием выше описанной карты сумм осенних температур (см. рис. 2).

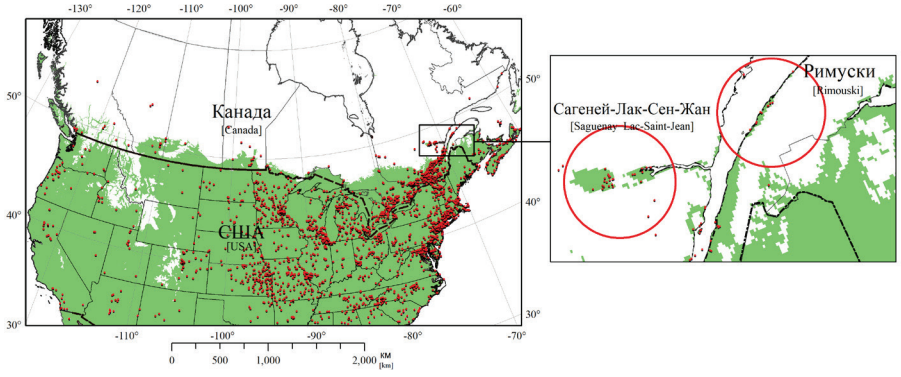

Рис. 2. Сопоставление точек фактического обнаружения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде по данным GBIF [15] с экологически пригодной для ее натурализации территории. Зеленым цветом показаны экологически пригодные для амброзии полынолистной территории, сумма температур на которых выше 660 °С, белым – территории, характеризующиеся суммами температур ниже этого значения

[**Fig. 2.** Points of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in Canada according to GBIF [15] in relation to an ecologically suitable territory for its naturalization]

Note. Green colour indicates ecologically suitable territories for ragweed where day degrees are above 660°C; white colour indicates territories characterized by the sums of temperatures below this value]

Точки, представленные в GBIF, в основном укладываются в экологически пригодную для натурализации вида территорию. Часть точек выходит за пределы экологически пригодной для натурализации территории. Это может объясняться различными причинами: точки могут являться ненатурализованными заносами, или в этих точках могут находиться внемасштабные фрагменты интразональных местообитаний, удовлетворительные по суммам температур (склоны южных экспозиций, острова тепла, связанные с селитебными территориями, и т.п.). Выход популяций амброзии за пределы моделируемой экологически пригодной зоны в некоторых точках может также объясняться и тем, что популяции вида на ряде территорий генетически адаптированы к меньшим суммам температур, чем 660°С, или ориентируются при переходе к пылению на более длинный, чем 14-часовой, день. Такие популяции представляют наибольшую опасность в плане инвазионного

риска дальнейшего продвижения их на север. Выявление и изучение таких популяций представляет большой научный и практический интерес.

Заключение

Комплексная оценка вероятности натурализации амброзии полынно-листной позволила выявить места ее натурализации на северном пределе распространения в Канаде. Самые северные доказанные точки натурализации использованы в последующем эколого-географическом анализе, который позволил предположить, что современная фактическая граница натурализации амброзии в первичном ареале не выходит за пределы территорий с температурами выше 660°С, и это значение может быть принято за экологическую границу реализованной на данный момент экологической ниши амброзии и эколого-географическую границу ее распространения в высокие широты. Последующее сопоставление эколого-географических границ распространения амброзии в первичном и вторичных ареалах позволяет количественно оценить потенциал дальнейшего распространения амброзии в зонах инвазии, в том числе на территории России.

Литература

1. Essl F., Biró K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J.M., Chapman D.S., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., Karrer G., Kazinczi G., Kueffer C., Laitung B., Lavoie C., Leitner M., Mang T., Moser D., Müller-Schärer H., Petitpierre B., Richter R., Schaffner U., Smith M., Starfinger U., Vautard R., Vogl G., von der Lippe M., Follak S. Biological flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia* // Journal of Ecology. 2015. Vol. 103, № 4. PP. 1069–1098. doi: 10.1111/1365-2745.12424
2. Резник С.Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты растений. 2009. № 2. С. 20–28.
3. Afonin A.N., Luneva N.N., Fedorova Y.A., Kletchkovskiy Yu.E., Chebanovskaya A.F. History of introduction and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in the European part of the Russian Federation and in the Ukraine // EPPO Bulletin. 2018. Vol. 48, № 2. PP. 266–273. doi: 10.1111/epp.12484
4. Терехина Т.А. Карантинные сорные растения Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам XIV Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2015. С. 41–46.
5. Invasive Alien Plants in Canada, Summary report. Ottawa : Canadian Food Inspection Agency, 2008. 22 p.
6. Basset I.J., Terasmae J. Ragweeds, *Ambrosia* species, in Canada and their history in postglacial time // Canadian Journal of Botany. 1962. Vol. 40, № 1. PP. 141–150. doi: 10.1139/b62-015
7. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6, № 2. PP. 93–107. doi: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x

8. Bassett I.J., Crompton C.W. The Biology of Canadian Weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. // Canadian Journal of Plant Science. 1975. Vol. 55, № 2. PP. 463–476. doi: 10.4141/cjps75-072
9. Kartesz J.T. Floristic Synthesis of North America, Version 1.0. The Biota of North America Program (BONAP) // North American Plant Atlas. 2015. Chapel Hill, N.C. URL: http://bonap.net/napa (дата обращения: 20.01.2020).
10. EDDMapS. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) profile. Early Detection & Distribution Mapping System. 2020. The University of Georgia – Center for Invasive Species and Ecosystem Health. URL: https://www.eddmaps.org/distribution/uscounty.cfm?sub=5076&map=density (дата обращения: 20.01.2020).
11. United States Department of Agriculture. *Ambrosia artemisiifolia* Plant profile. 2019. URL: https://plants.usda.gov/core/profile?symbol=AMAR2 (дата обращения: 20.01.2020).
12. Identifier l'herbe à poux. Distribution Géographique De L'herbe À Poux Au Québec. 2002. URL: http://extranet.santemonteregie.qc.ca/userfiles/file/sante-publique/sante-environnementale/NUISANCE-POUX-dentifier.pdf (дата обращения: 20.01.2020).
13. Lavoie C., Jodoin Y., Merlis A. How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Quebec? A historical analysis using herbarium records // Journal of Biogeography. 2007. Vol. 34, № 10. PP. 1751–1761. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01730.x
14. Chauvel B., Dessaint F., Cardinal-Legrand C., Bretagnolle F. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records // Journal of Biogeography. 2006. Vol. 33, № 4. PP. 665–673. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01401.x
15. GBIF.org (17 November 2019) GBIF Occurrence Download. doi: 10.15468/dl.9lsqy5
16. Scalone R., Lemke A., Štefanić E., Kolseth A.K., Rašić S., Andersson L. Phenological variation in *Ambrosia artemisiifolia* L. facilitates near future establishment at Northern latitudes // PLoS One. 2016. Vol. 11, № 11. doi: 10.1371/journal.pone.0166510
17. Dahl Å., Strandhede S., Wihl J.-Å. Ragweed – an allergy risk in Sweden? // Aerobiologia. 1999. Vol. 15, № 4. PP. 293–297. doi: 10.1023/A:1007678107552
18. Bassett I.J., Crompton C.W., Francton C. Canadian havens from hay fever. Ottawa : Department of Northern Affairs and National Resources, 1976. 24 p.
19. Bassett I., Crompton C., Parmelee J. An Atlas of Airborne Pollen Grains and Common Fungus Spores of Canada. Ottawa : Biosystematics Research Institute, 1978. 321 p.
20. Bassett I.J. Surveys of air-borne ragweed pollen in Canada with particular reference to sites in Ontario // Canadian Journal of Plant Science. 1959. Vol. 39, № 4. PP. 491–497. doi: 10.4141/cjps59-066
21. Bassett I.J. Air-borne pollen surveys in Manitoba and Saskatchewan // Canadian Journal of Plant Science. 1964. Vol. 44, № 1. PP. 7–14. doi: 10.4141/cjps64-002
22. Bassett I.J., Crompton C.W. Air-borne pollen surveys in British Columbia // Canadian Journal of Plant Science. 1967. Vol. 47, № 3. PP. 251–261. doi: 10.4141/cjps67-046
23. Афонин А.Н., Федорова Ю.А., Ли Ю.С. Характеристика частоты встречаемости и обилия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в связи с оценкой потенциала ее распространения на Европейской территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 30–38. doi: 10.1134/S2075111719030032
24. Essl F., Dullinger S., Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria // Preslia. 2009. № 81. PP. 119–133.
25. Dullinger S., Kleinbauer I., Peterseil J., Smolik M., Essl F. Niche based distribution modelling of an invasive alien plant: effects of population status, propagule pressure and invasion history // Biological Invasions. 2009. Vol. 11, № 10. PP. 2401–2414. doi: 10.1007/s10530-009-9424-5
26. Smolik M., Dullinger S., Essl F., Kleinbauer I., Leitner M., Peterseil J., Stadler L.-M., Vogl G. Integrating habitat distribution models and interacting particle systems to predict

the spread of an invasive alien plant // Journal of Biogeography. 2010. Vol. 37, № 3. PP. 411–422. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02227.x
27. Chen H., Chen L.J., Albright T.P. Predicting the potential distribution of invasive exotic species using GIS and information-theoretic approaches: A case of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) distribution in China // Chinese Science Bulletin. 2007. Vol. 52, № 9. PP. 1223–1230. doi: 10.1007/s11434-007-0192-2
28. Cunze S., Leiblein M.C., Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change // ISRN Ecology. 2013. PP. 1–9. doi: 10.1155/2013/610126
29. Chapman D.S., Haynes T., Beal S., Essl F., Bullock J.M. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed // Global Change Biology. 2014. Vol. 20, № 1. PP. 192–202. doi: 10.1111/gcb.12380
30. Chapman D.S., Makra L., Albertini R. et al. Modelling the introduction and spread of non-native species: international trade and climate change drive ragweed invasion // Global Change Biology. 2016. Vol. 22, № 9. PP. 67–79. doi: 10.1111/gcb.13220
31. Fick S.E., Hijmans R.J. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. Vol. 37, № 12. PP. 4302–4315. doi: 10.1002/joc.5086
32. Афонин А.Н., Милютина Е.А., Федорова Ю.А. Создание глобальных карт сумм активных температур в связи с составлением долгосрочных прогнозов распространения биологических объектов // Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы : материалы международной науч.-практ. конф. Воронеж : Цифровая полиграфия, 2019. Т. 1. С. 32–34.
33. Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС : учеб. пособие (практикум). СПб. : Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
34. Kennedy L.L. Alberta pollen survey // Journal of Allergy and Clinical Immunology. 1953. Vol. 24, № 4. PP. 355–363. doi: 10.1016/0021-8707(53)90181-6
35. Leeson J.Y., Gaultier J., Grenkow L. Manitoba Weed Survey of Annual Crops in 2016. Saskatoon : Agriculture and Agri-Food Canada, Saskatoon Research Centre, 2016. 203 p.
36. Canada Province De Québec Municipalité De Nomininge Règlement Numéro 2008-312 Règlement concernant les nuisances. URL: http://www.municipalitenominingue.qc.ca/fra/wp-content/uploads/reglements/Reglement_2008-312_FINAL.pdf (дата обращения: 20.01.2020).
37. Simard M.-J., Benoît D.-L. Distribution and abundance of an allergenic weed, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), in rural settings of southern Quebec, Canada // Canadian Journal of Plant Science. 2010. Vol. 90, № 4. PP. 549–557. doi: 10.4141/CJPS09174
38. Savard M., Larouche B. Répartition singulière des herbes à poux (*Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, *Iva xanthifolia*) au Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec. Saguenay–Lac-Saint-Jean: Agence de la santé et des services sociaux du Saguenay-Lac-Saint-Jean, 2006. 62 p.
39. CISSS du Bas-Saint-Laurent. Herbe à poux. 2019. URL: https://www.cisss-bsl.gouv.qc.ca/vivre-en-sante/sante-environnement/herbe-a-poux04/12/19 (дата обращения: 20.01.2020).
40. Deen W., Hunt L.A., Swanton C.J. Photothermal time describes common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) phenological development and growth // Weed Science. 1998. Vol. 46, № 5. PP. 561–568. doi: 10.1017/S0043174500091104

Поступила в редакцию 06.02.2020 г.; повторно 07.04.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Афонин Александр Николаевич – канд. с.-х. наук, доцент кафедры геоэкологии и природопользования, Институт наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет (Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7–90).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6433-8073
E-mail: a.afonin@spbu.ru
Баранова Ольга Германовна – профессор, д-р биол. наук, в.н.с. отдела Ботанический сад Петра Великого, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-2964-0832
E-mail: OBaranova@binran.ru
Федорова Юлия Андреевна – магистрант кафедры геоэкологии и природопользования, Институт Наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет (Россия, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7–90).
E-mail: y.fedorova383@gmail.com

Для цитирования: Афонин А.Н., Баранова О.Г., Федорова Ю.А. Характеристика северной границы распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в Канаде в связи с определением экологических лимитов распространения вида на север // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 28–51. doi: 10.17223/19988591/50/2

For citation: Afonin AN, Baranova OG, Fedorova YuA. Northern border of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in Canada in relation to the establishing of its environmental limits. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:28-51. doi: 10.17223/19988591/50/2 In Russian, English Summary

Alexandr N. Afonin[1], Olga G. Baranova[2], Yulia A. Fedorova[1]

[1] Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation
[2] Peter the Great Botanical Garden, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

Northern border of *Ambrosia artemisiifolia* L. distribution in Canada in relation to the establishing of its environmental limits

On the territory of Russia, ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is included on the list of quarantine plants. It is an invasive species that distributes to the north. Currently, the northern border of ragweed distribution in Europe passes through the north of Germany, Poland and the southern border of Belarus, then along the European part of Russia (Kursk and the south of Lipetsk and Saratov regions). In order to plan effective protection against *A. artemisiifolia* invasion, it is necessary to know the prospects for its further expansion. Information on the northern distribution limits in its homeland in North America, particularly in Canada, is of special interest in this respect, since it allows to estimate the ecological limits of ragweed and to give a more accurate forecast of its distribution in invasion zones. It is logical to assume that in its homeland ragweed has the biggest ecotypic diversity, and a longer history of habitation could allow American ragweed populations to more fully occupy its fundamental ecological niche. Therefore, the aim of the research was to identify the northernmost self-sustaining ragweed populations in its homeland in Canada to estimate the ecological amplitude and define the potential northern ecological and geographic boundary of ragweed distribution. Data for the analysis were obtained from various sources: herbarium data, information from the Global Biodiversity Information Facility, aerological observational data and literary sources. To identify the sites of *A. artemisiifolia* naturalization, we developed 4 criteria. The criteria for identifying naturalization points were: density of ragweed

detected points; pollen index of the ragweed complex; the suitability of landscape for the growth of the species; latitude of location. Ragweed naturalization at the point of detection was calculated as the sum of the scores for all four criteria (*See Table 1*).

Naturalization points were identified on the basis of the four developed criteria before carrying out ecological and geographical analysis, which allowed us to define the quantitative ecological limit of *A. artemisiifolia* in the north (*See Table 1*). The layers of ragweed distribution according to GBIF and points of pollen monitoring stations were overlaid to calculate the complex estimation of ragweed naturalization. Comparison of ragweed locations in Canada (*See Fig. 1a and 1b*) shows that the western provinces of Canada are characterized by a much lower occurrence of *A. artemisiifolia* than the eastern ones. We analyzed ragweed locations in each province of Canada. The highest value of integrated assessment suggests the highest probability of naturalization of the species at the point. The naturalization of ragweed at a point is considered proven if it is possible to find additional indications of the presence of ragweed populations at the point in literature. 11 agglomerations of ragweed location points were selected for a comprehensive assessment of the probability of *A. artemisiifolia* naturalization. We found that the four agglomerations have the highest integrated rating of "7" (Winnipeg, Naming, Saguenay-Lac-Saint-Jean, Rimouski) (*See Table 2*). Another proven point of naturalization is the area near Medicine Hat. For the remaining territories, the naturalization of the species is currently doubtful. For ecological and geographical analysis of the potential *A. artemisiifolia* spreading to the north, we used a global raster computer map of the Day Degrees above 0 °C in the period from the transition of the day length after 14 hours to the first autumn frosts. This indicator is taken because ragweed is a short-day species and shortened day length is a signal factor for flowering and the beginning of ragweed pollination. The reduction in the length of the day to 14 hours at the end of summer is the threshold value for the start of pollination, and, hence, the start of seed development. Seed ripening in the north continues from the start of seed development until the first autumn frosts, and the possibility of moving the species to the north is determined by the sufficient heat supply of this particular period. A map of Day Degrees taking into account the threshold value of the photoperiod was created on the basis of the layers of monthly average temperatures of the WorldClim 2 set. Points of ragweed naturalization in Canada were overlaid on a map of temperature sums, and temperature values from the northernmost locations were extracted (*See Fig. 2*). Potential ecological boundary for the distribution of ragweed to the north was drawn taking into account the quantitatively determined ecological limit in its homeland in Canada.

Ecological and geographical analysis showed that the current actual naturalization border of *A. artemisiifolia* in the primary distribution area does not extend beyond territories with temperatures above 660 °C (*See Fig. 2*). This quantitative value can be taken as the ecological and geographical border of the currently existing *A. artemisiifolia* ecological niche and ecological boundary of its distribution in high latitudes. The isoline of temperature sums of 660 °C for the period from the transition of the day length after 14 hours to the end of the growing season describes the actual distribution of northern populations of ragweed in its native land in Canada with high accuracy. This confirms the predicativity of the selected environmental factor and allows using it to predict the expansion of the secondary range of ragweed in invasion zones.

The paper contains 2 Figures, 2 Tables and 40 References.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*; naturalization; biological invasion; ecological niche modelling; species distribution modeling.

Funding: The research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 19-05-00610).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Essl F, Biró K, Brandes D, Broennimann O, Bullock JM, Chapman DS, Chauvel B, Dullinger S, Fumanal B, Guisan A, Karrer G, Kazinczi G, Kueffer C, Laitung B, Lavoie C, Leitner M, Mang T, Moser D, Müller-Schärer H, Petitpierre B, Richter R, Schaffner U, Smith M, Starfinger U, Vautard R, Vogl G, von der Lippe M, Follak S. Biological flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia*. *J Ecology*. 2015;103(4):1069-1098. doi: 10.1111/1365-2745.12424
2. Reznik SYa. Factors determining geographic ranges and population densities of common ragweed *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) and ragweed leaf beetle *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Plant Protection News* (*St. Petersburg)***.** 2009;2:20-28. In Russian
3. Afonin AN, Luneva NN, Fedorova YA, Kletchkovskiy YuE, Chebanovskaya AF. History of introduction and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in the European part of the Russian Federation and in the Ukraine. *EPPO Bulletin*. 2018;48(2):266-273. doi: 10.1111/epp.12484
4. Terekhina TA. Quarantine weeds of Southern Siberia. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii*: sbornik nauchnykh statey po materialam XIV mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of Botany in Southern Siberia and Mongolia: Proceedings (Barnaul, Russia, 25-29 May, 2015)]. Shmakov AI and Kopytina TM, editors. Barnaul: AltGU Publ.; 2015. pp. 41-46. In Russian
5. *Invasive Alien Plants in Canada, Summary report*. Ottawa, ON: Canadian Food Inspection Agency; 2008. 22 p.
6. Basset IJ, Terasmae J. Ragweeds, *Ambrosia species,* in Canada and their history in postglacial time. *Canadian J Botany*. 1962;40(1):141-150. doi: 10.1139/b62-015
7. Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 2000;6(2):93-107. doi: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
8. Bassett IJ, Crompton CW. The Biology of Canadian Weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian J Plant Science*. 1975;55(2):463-476. doi: 10.4141/cjps75-072
9. Kartesz JT. Floristic Synthesis of North America, Version 1.0. The Biota of North America Program (BONAP). 2015. North American Plant Atlas. Chapel Hill, N.C. [Electronic resource]. Available at: http://bonap.net/napa (accessed 20.01.2020).
10. *EDDMapS. 2020.* Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) profile. Early Detection & Distribution Mapping System. The University of Georgia – Center for Invasive Species and Ecosystem Health. [Electronic resource]. Available at: https://www.eddmaps.org/distribution/uscounty.cfm?sub=5076&map=density (accessed 20.01.2020).
11. *United States Department of Agriculture, 2019*. *Ambrosia artemisiifolia* Plant profile. [Electronic resource]. Available at: https://plants.usda.gov/core/profile?symbol=AMAR2 (accessed 20.01.2020).
12. *Identifier l'herbe à poux, 2002.* Distribution Géographique De L'herbe À Poux Au Québec. [Electronic resource]. Available at: http://extranet.santemonteregie.qc.ca/userfiles/file/sante-publique/sante-environnementale/NUISANCE-POUX-dentifier.pdf (accessed 20.01.2020). In French
13. Lavoie C, Jodoin Y, Merlis A. How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Quebec? A historical analysis using herbarium records. *J Biogeography*. 2007;34(10):1751-1761. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01730.x
14. Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, Bretagnolle F. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *J Biogeography*. 2006;33(4):665-673. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01401.x
15. *GBIF.org (17 November 2019) GBIF Occurrence Download*. doi: 10.15468/dl.9lsqy5

16. Scalone R, Lemke A, Štefanić E, Kolseth AK, Rašić S, Andersson L. Phenological variation in *Ambrosia artemisiifolia* L. facilitates near future establishment at Northern latitudes. *PLoS One*. 2016:11(11):e0166510. doi: 10.1371/journal.pone.0166510
17. Dahl Å, Strandhede S, Wihl JÅ. Ragweed – an allergy risk in Sweden? *Aerobiologia*. 1999;15(4):293-297. doi: 10.1023/A:1007678107552
18. Bassett IJ, Crompton CW, Francton C. Canadian havens from hay fever. Ottawa, Ontario: Dept. Northern Affairs and Nat. Resources; 1976. 24 p.
19. Bassett IJ, Crompton CW, Parmelee J. An Atlas of Airborne Pollen Grains and Common Fungus spores of Canada. Ottawa, Ontario: Biosystematics Research Institute; 1978. 321 p.
20. Bassett IJ. Surveys of air-borne ragweed pollen in Canada with particular reference to sites in Ontario. *Canadian J Plant Science*. 1959;39(4):491-497. doi: 10.4141/cjps59-066
21. Bassett IJ. Air-borne pollen surveys in Manitoba and Saskatchewan. *Canadian J Plant Science*. 1964;44(1):7-14. doi: 10.4141/cjps64-002
22. Bassett IJ, Crompton C.W. Air-borne pollen surveys in British Columbia. *Canadian J Plant Science*. 1967;47(3):251-261. doi: 10.4141/cjps67-046
23. Afonin AN, Fedorova YA, Li YuS. Characterization of the occurrence and abundance of the common ragweed *(Ambrosia artemisiifolia* L.) with regard to assessment of its expansion potential in European Russia. *Russian J Biological Invasions*. 2019;10(3):220-226. doi: 10.1134/S2075111719030032
24. Essl F, Dullinger S, Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria. *Preslia*. 2009;81(2):119-133.
25. Dullinger S, Kleinbauer I, Peterseil J, Smolik M, Essl F. Niche based distribution modelling of an invasive alien plant: effects of population status, propagule pressure and invasion history. *Biological Invasions*. 2009;11(10):2401-2414. doi: 10.1007/s10530-009-9424-5
26. Smolik MG, Dullinger S, Essl F, Kleinbauer I, Leitner M, Peterseil J, Stadler LM, Vogl G. Integrating habitat distribution models and interacting particle systems to predict the spread of an invasive alien plant. *J Biogeography*. 2010;37(3):411-422. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02227.x
27. Chen H, Chen LJ, Albright TP. Predicting the potential distribution of invasive exotic species using GIS and information-theoretic approaches: A case of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) distribution in China. *Chinese Science Bulletin*. 2007;52(9):1223-1230. doi: 10.1007/s11434-007-0192-2
28. Cunze S, Leiblein MC, Tackenberg O. Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change. *ISRN Ecology*. 2013:1-9. doi: 10.1155/2013/610126
29. Chapman DS, Haynes T, Beal S, Essl F, Bullock JM. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Global Change Biology*. 2014;20(1):192-202. doi: 10.1111/gcb.12380
30. Chapman DS, Makra L, Albertini R, Bonini M, Páldy A, Rodinkova V, Šikoparija B, Weryszko-Chmielewska E, Bullock JM. Modelling the introduction and spread of non-native species: International trade and climate change drive ragweed invasion. *Global Change Biology*. 2016;22(9):3067-3079. doi: 10.1111/gcb.13220
31. Fick SE, Hijmans RJ. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International J Climatology*. 2017;37(12):4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
32. Afonin AN, Milyutina EA, Fedorova YA. Sozdanie global'nykh kart summ aktivnykh temperatur v svyazi s sostavleniem dolgosrochnykh prognozov rasprostraneniya biologicheskikh ob"ektov [Making of global growing degree-day maps in relation to long-term forecasting of distribution of biological objects]. In: *Global'nye klimaticheskie izmeneniya: regional'nye effekty, modeli, prognozy: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Global Climate Changes: Regional Effects, Models, Forecasts: Proceedings of the Int. Sci. and Prac. Conf. (Voronezh, 3-5 October, 2019)]. Kurolap SA,

Akimov LM and Dmitrieva VA, editors. Voronezh: Tsifrovaya poligrafiya Publ.; 2019. Vol. 1. pp. 32-34. In Russian
33. Afonin AN, Sokolova YuV. Ekologo-geograficheskiy analiz i modelirovanie rasprostraneniya biologicheskikh ob"ektov s ispol'zovaniem GIS [Ecological and geographical analysis and modeling of the distribution of biological objects using GIS]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2018. 121 p. In Russian
34. Kennedy LL. Alberta pollen survey. *J Allergy.* 1953;24(4):355-363. doi: 10.1016/0021-8707(53)90181-6
35. Leeson JY, Gaultier J, Grenkow L. Manitoba Weed Survey of Annual Crops in 2016. Saskatoon, Saskatchewan: Agriculture and Agri-Food Canada, Saskatoon Research Centre; 2016. 203 p.
36. *Canada Province De Québec Municipalité De Nominingue Règlement Numéro 2008-312 Règlement concernant les nuisances*. [Electronic resource]. Available at: http://www.municipalitenominingue.qc.ca/fra/wp-content/uploads/reglements/Reglement_2008-312_FINAL.pdf (accessed 20.01.2020). In French
37. Simard MJ, Benoît DL. Distribution and abundance of an allergenic weed, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), in rural settings of southern Quebec, Canada. *Canadian J Plant Science*. 2010;90(4):549-557. doi: 10.4141/CJPS09174
38. Savard M, Larouche B. Répartition singulière des herbes à poux (*Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, *Iva xanthifolia*) au Saguenay-Lac-Saint-Jean. Québec: Agence de la santé etdes services sociaux du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Direction de santé publique, Service de santé environnementale. 2006. 62 p. In French
39. *CISSS du Bas-Saint-Laurent. 2019. Herbe à poux* [Electronic resource]. Available at: https://www.cisss-bsl.gouv.qc.ca/vivre-en-sante/sante-environnement/herbe-a-poux 04/12/19 (accessed 20.01.2020). In French
40. Deen W, Hunt LA, Swanton CJ. Photothermal time describes common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) phenological development and growth. *Weed Science*. 1998;46(5):561-568. doi: 10.1017/S0043174500091104

Received 06 February 2020; Revised 07 April 2020;
Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Afonin Alexandr N, Cand. Sci. (Agric.), Assoc. Professor, Department of Geoecology, Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6433-8073
E-mail: a.afonin@spbu.ru
Baranova Olga G, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Department of the Peter the Great Botanical Garden, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Prof. Popov Str., St. Petersburg 197376, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-2964-0832
E-mail: OBaranova@binran.ru
Fedorova Yulia A, Master's Degree Student, Department of Geoecology, Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya Nab., St. Petersburg 199034, Russian Federation.
E-mail: y.fedorova383@gmail.com

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 52–78

УДК 581.526.33 (571.1)
doi: 10.17223/19988591/50/3

О.Ю. Писаренко, Н.Н. Лащинский

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А17–117012610052–2), при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00822.

На основании большого массива оригинальных данных выполнена характеристика фитоценотического разнообразия заболоченных лесов подтаежной и лесостепной зон Западной Сибири. Составлен продромус заболоченных лесов, включающий три порядка, три союза, девять ассоциаций и три субассоциации класса ***Alnetea glutinosae*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946*. Показано, что на юге Западной Сибири порядку* ***Calamagrostio purpureae–Piceetalia obovatae*** Lapshina, 2010 *принадлежат заболоченные леса в пределах южнотаежной зоны, тогда как синтаксоны подтайги и лесостепи относятся преимущественно к порядку* ***Alnetalia glutinosae*** Tx. 1937 *евро-сибирского распространения. Подробно охарактеризованы ценофлора и распространение фоновой для этой территории ассоциации Thelipteridio–Betuletum albae* Lashchinsky 2009; *уточнен состав ее диагностических видов. В лесах фоновой ассоциации отмечено 18 видов, внесенных в федеральную и региональные Красные книги. Обоснована необходимость сохранения эталонных участков этих лесов как рефугиумов редких видов и как экосистем с важными ландшафтными функциями.*

Ключевые слова: ***Alnetea glutinosae****; растительность; синтаксономия; согры; лесные болота; ценофлора; мхи; рефугиум; биоразнообразие.*

Введение

На юге Западно-Сибирской равнины близкое залегание грунтовых вод, тяжелый механический состав подстилающих грунтов и слабое расчленение поверхности благоприятствуют развитию болотообразовательного процесса вопреки соотношению водного и теплового баланса [1]. Средняя заболоченность территории здесь по разным оценкам составляет от 5 до 20%; зональным типом выступают низинные осоковые и тростниково-осоковые болота – «займища» [2, 3]. В подтаежной и лесостепной подзонах Западной Сибири займища занимают огромные площади; по их широкому распространению при болотном районировании выделяют зону вогнутых евтрофных травяных болот [2, 4]. Характерной особенностью болотных комплексов этой зоны является наличие небольших островных массивов выпуклых олиготрофных кустарничково-сфагновых болот, поросших низкорослой сосной, – «рямов» [5–7].

На фоне займищ и рямов из фокуса внимания исследователей практически выпал еще один элемент болотной мозаики подтайги и лесостепи Западной Сибири – лесные болота или заболоченные леса. Между тем заболоченные осоковые и кочкарно-осоковые березовые леса или березовые согры – постоянный компонент ландшафтов юга Западной Сибири. Они широко распространены и местами преобладают по площади в северной части территории в подтайге, образуют связанную плавными переходами мозаику с занимающими более дренированные участки травяными березовыми и осиновыми лесами. В левобережье Приобской лесостепи они встречаются в центральных, наиболее пониженных частях ложбин древнего стока. В Барабинской низменности березовые согры развиты в неглубоких межгривных понижениях и на пониженных временно избыточно переувлажненных участках в центральных частях лесных массивов. На приподнятых предгорных равнинах с выраженной эрозионной овражно-балочной сетью согры приурочены к плоским днищам логов, образуя полосы в несколько десятков метров шириной и в несколько сотен метров длиной. Заболоченные леса подтайги и лесостепи выполняют ряд важных экологических функций. Они регулируют поверхностный сток, особенно в периоды снеготаяния и ливневых дождей, и препятствуют развитию процессов линейной эрозии. Они выступают естественным биологическим фильтром для твердого стока и выноса химических соединений с водоразделов. Кроме того, в условиях сельскохозяйственно освоенного ландшафта заболоченные леса остаются в числе немногих сообществ, слабо измененных антропогенным воздействием, и выступают в качестве рефугиума для редких видов растений и животных, чувствительных к влиянию хозяйственной деятельности человека.

На слабую изученность лесных болот подтайги и лесостепи обращали внимание еще создатели геоботанической карты Западной Сибири [3], отмечая недостаток имеющихся данных, – только работы А.Д. Панадиади (1953) и С.Н. Тюремнова (1957) [8, 9]. Выполненный нами анализ литературы позволил добавить к этому перечню лишь статьи Л.И. Номоконова (1950) и Г.М. Платонова (1963) [10, 11]. На сегодняшний день ситуация мало изменилась. В недавней обобщающей сводке Mires of the former Soviet Union [12] лесные болота Сибири вообще не упоминаются, хотя ольховые болота Европы (alder swamps) рассматриваются в ряду основных типов болот бывшего Советского Союза. В фундаментальной монографии Е.Д. Лапшиной [13] лесные болота бореального облика на юге Западной Сибири описываются в классе ***Alneteae glutinosae*** Br.-Bl. et Tx. 1943 в составе особого порядка ***Calamagrostio purpureae – Piceetalia obovatae*** Lapshina, 2010, как викарно замещающие европейские черноольшаники в континентальных районах. Порядок аргументирован материалами, собранными в основном в подзонах южной и средней тайги. Вообще в Западной Сибири подавляющее большинство болотоведческих работ сосредоточено в таежной зоне [4, 13, 14]. Описания заболоченных лесов подтайги и лесостепи представлены отдельными

статьями из разрозненных географических точек и не охватывают всего разнообразия явления [15–20].

Цель исследования – выявление фитоценотического разнообразия заболоченных лесов подтаежной и лесостепной подзон Западной Сибири и определение их синтаксономического статуса и положения.

Материалы и методики исследования

В работе использованы оригинальные геоботанические описания, выполненные авторами в период с 2007 по 2015 г. на пробных площадях 20×20 м в различных районах подтаежной и лесостепной зон Западной Сибири, в пределах 51°47'–57°47' с.ш. и 67°35'–88°32' в.д. Общее число описаний – 243. Для всех описаний сделана геопривязка с использованием 12-канального GPS в системе координат WGS-84. Синтаксономическая обработка проведена с использованием программного пакета IBIS 7.2 [21]. Классификация сообществ выполнена на основе принципов и методических подходов эколого-флористической классификации [22]. При анализе синтаксономического положения описанных фитоценонов использованы геоботанические описания других авторов из сопредельных территорий, опубликованные в открытой печати. Дендрограмма сходства синтаксонов на основе коэффициента Брэя–Кертиса [23] построена с использованием пакета PAST 2.14 [24]. Оценка проективного покрытия видов в таблицах приведена по шкале Браун-Бланке: + – менее 1%; 1 – 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%; 5 – 75–100%. Встречаемость видов дана в классах постоянства: r < 10%; I – 11–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%.

Номенклатура сосудистых растений следует сводке С.К. Черепанова [25], мхов – чек-листу М.С. Игнатова с соавт. [26].

Результаты исследования и обсуждение

Собранные в пределах подтаежной и лесостепной подзон Западной Сибири геоботанические описания заболоченных березовых лесов были сведены в валовую таблицу. Табличная обработка массива данных показала, что значительная часть описаний (121) хорошо распределилась между ранее обнародованными синтаксонами. В этой части наши данные лишь дополняют сведения о распространении отдельных синтаксонов, подчеркивая их спорадическую встречаемость на территории юга Сибири. Вместе с тем практически половина описаний (122) составила довольно однородный блок. Не смотря на некоторые различия между конкретными описаниями, входящими в данный блок, они показывают высокий уровень флористического сходства, позволяющий рассматривать их в рамках единого фитоценона. Данный фитоценон широко распространен на территории подтайги и лесостепи Западной Сибири. Его флористичесике и эколого-топологические особенности могут быть продемонстрированы на основе анализа ценофлоры.

Полная ценофлора ассоциации по данным всех 122 описаний включает 193 вида высших сосудистых растений из 48 семейств и 119 родов и 65 видов листостебельных мхов из 24 семейств и 41 рода.

В таксономическом спектре сосудистых растений, как и во всех бореальных флорах, преобладают семейства Cyperaceae, Poaceae и Asteraceae. Первое место по видовому богатству занимает семейство Cyperaceae (21 вид) за счет разнообразия гигрофитных видов рода *Carex*. Отличительной особенностью семейственно-видового спектра ценофлоры является богатство семейств Orchidaceae (12 видов) и Ericaceae (включая Pyrolaceae) (8 видов), занимающих 4-е и 6-е места соответственно. Представители этих семейств являются облигатными микоризообразователями, и, вероятно, видовое разнообразие этих семейств в составе ценофлоры обусловлено особенностями субстрата. В большинстве сообществ ассоциации верхний горизонт почвы состоит из сильноминерализованного торфа средней степени разложения – оптимального субстрата для развития грибного мицелия, в том числе и микоризообразующих грибов.

В родовом спектре только 30 родов представлены двумя и более видами, остальные монотипны. Ведущее место по видовому разнообразию с большим отрывом занимает род *Carex*, насчитывающий 18 видов. Далее идут роды *Calamagrostis* и *Salix*, представленные 6 видами каждый.

Таксономический спектр листостебельных мхов ценофлоры описываемого фитоценона возглавляют семейства Amblystegiaceae (10 видов), Pylaisiaceae (7 видов), Sphagnaceae (6 видов); среднюю часть спектра образуют семейства Brachytheciaceae и Dicranaceae (по 5 видов), Bryaceae и Mniaceae (по 4 вида); все перечисленные семейства входят в ведущую десятку для рассматриваемой территории в целом. Одиннадцать семейств представлены не более чем одним видом. Среди родов по числу видов преобладают *Sphagnum* (6 видов), *Dicranum* (5), *Bryum* (4), *Brachythecium* (3); все они входят в пятерку ведущих родов территории в целом. Остальные 37 родов мхов представлены 1–2 видами.

Развитый микрорельеф, образованный органогенными кочками, в сочетании с уровнем грунтовых вод, изменяющимся в течение вегетационного периода, создают под пологом древостоя мозаику микроместообитаний, контрастных по условиям увлажнения субстрата. Это разнообразие экологических условий находит свое отражение в спектре видов ценофлоры по отношению к фактору увлажнения. Основу ценофлоры составляют мезофиты – 35% сосудистых растений (*Populus tremula, Rubus saxatilis, Urtica dioica* и др.) и 51% мхов (*Dicranum polysetum, Pleurozium schreberi, Pohlia nutans, Polytrichum juniperinum, Ptilium crista-castrensis, Rhytidiadelphus triquetrus* и др.). Повышенный процент мезофитов у мхов обеспечивают виды эпифитно-эпиксильного комплекса, к которому относятся 20 из 65 видов (*Amblystegium serpens, Brachythecium rotaeanum, Brachythecium salebrosum, Callicladium haldanianum, Dicranum flagellare, D. fuscescens, D. montanum, Haplocladium microphyllum, Hygroamblystegium varium, Leskea polycarpa, Or-*

thotrichum obtusifolium, O. speciosum, Plagiomnium cuspidatum, Platygyrium repens, Pylaisia polyantha, Sanionia uncinata, Sciuro-hypnum reflexum, Stereodon pallescens и др.).

Значительно участие гигромезофитов – 28% сосудистых растений (*Dryopteris cristata, Ligularia sibirica, Cirsium palustre* и др.) и 17% мхов (*Brachythecium mildeanum, Breidleria pratensis, Dicranum bonjeanii, Fissidens adianthoides, Mnium stellare, Timmia megapolitana*) и гигрофитов – 23% сосудистых растений (*Carex appropinquata*, *Lycopus europaeus*, *Parnassia palustris* и др.) и 25% мхов (*Aulacomnium palustre, Bryum pseudotriquetrum, Calliergonella cuspidate, Campylium stellatum, Climacium dendroides* и др.). Оставшиеся 14% сосудистых растений и 7% мхов приходятся на долю гидрофитов, как погруженных, так и свободноплавающих: *Lemna minor, Utricularia intermedia, Eleocharis palustris*; *Sphagnum teres, Leptodictyum riparium, Drepanocladus aduncus, Cratoneuron filicinum, Calliergon cordifolium* и др. Разнообразие гидрофитов в составе сообществ ассоциации обусловлено наличием воды в межкочечных пространствах в течение всего вегетационного периода.

По эколого-ценотической принадлежности 40% сосудистых растений (*Orthilia secunda, Paris quadrifolia, Trientalis europaea, Viola selkirkii* и др.) и 45% мхов (все мхи эпифитно-эпиксильного комплекса, а также *Fissidens adianthoides, Pleurozium schreberi, Pohlia nutans, Polytrichum juniperinum, P. longisetum, Ptilium crista-castrensis, Pylaisiella polyantha, Rhytidiadelphus triquetrus* и др.) относятся к лесным видам; к болотным – 30 и 42% соответственно (*Eriophorum gracile, Ligularia sibirica, Petasites frigidus, Thyselium palustre, Campylium stellatum, Drepanocladus aduncus, Helodium blandowii, Sphagnum centrale, S. russowii, Sphagnum teres, Tomentypnum nitens* и др.), 16 и 6% – к водным и околоводным растениям (*Persicaria amphibia, Ranunculus lingua, Veronica anagallis-aquatica, Cratoneuron filicinum, Pohlia wahlenbergii* и др).

Такой состав ценофлоры отражает промежуточный характер сообществ между лесным и болотным типами растительности, а также избыточное увлажнение местообитаний. Присутствие среди сосудистых растений луговых видов (11% видового состава), а также нескольких видов сорных (*Brassica juncea, Cirsium setosum, Plantago major* и *Taraxacum officinale*) и инвазивных (*Acer negundo, Epilobium ciliatum*) растений показывает антропогенное воздействие на сообщества ассоциации, впрочем, довольно слабое. Сообщества класса ***Alnetea glutinosae*** Br.-Bl. et Tx. 1943 на протяжении всего ареала занимают азональные местообитания в пределах южной части лесной зоны. Естественно, что во флористическом составе сообществ постоянно присутствуют отдельные представители зональных лесных классов растительности: в Европе это виды класса ***Querco-Fagetea*** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937; в южной тайге Западной Сибири – классов ***Asaro europaei-Abietetea sibiricae*** Ermakov, Mucina et Zhitlukhina 2016 и ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, а в рассматриваемых нами подзонах лесостепи и подтайги виды класса ***Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*** Ermakov, Korolyuk et

Lashchinsky 1991 (*Rubus saxatilis, Angelica sylvestris, Calamagrostis arundinacea, Pulmonaria mollis* и др.).

Мерой «преуспевания» вида в сообществе может служить показатель активности, в смысле Б.А. Юрцева [27], который рассчитывается как корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие [28]. Поскольку как встречаемость, так и проективное покрытие в анализируемых геоботанических описаниях оценивались в процентах, показатель активности в нашем случае изменялся от 1 до 100. Нами в качестве порогового значения принята величина активности 10. Виды с меньшей активностью рассматривались как малоактивные.

Показатель активности ≥ 10 из состава ценофлоры имели только 3 вида мхов (*Plagiomnium ellipticum, Calliergonella cuspidata, Aulacomnium palustre*) и 48 видов сосудистых растений. Среди сосудистых два вида представлены деревьями – доминантами и содоминантами верхнего яруса, 4 вида кустарников и 42 травянистых многолетника; по жизненным формам среди активных травянистых многолетников преобладают длиннокорневищные растения (24 вида); остальные виды представлены короткокорневищными (15 видов) и плотнодерновинными (3 вида) растениями. Преобладание вегетативно подвижных растений среди активных видов ценофлоры хорошо коррелирует с мозаичностью и динамичностью местообитаний, позволяя растениям быстро реагировать на сезонные изменения условий обитания.

В составе ценофлоры отмечено 18 видов, включенных в Красные книги федерального (*Cypripedium calceolus, C. macranthon, Liparis loeselii*) и регионального уровней (*Anemonidium dichotomum, Betula nana, Corallorrhiza trifida, Cypripedium guttatum, Dactylorhiza fuchsii, Dryopteris cristata, Epipactis palustris, Herminium monorchis, Malaxis monophyllos, Poa remota, Pyrola chlorantha, P. media, Ranunculus lingua, Salix lapponum, Sonchus palustris*). Среди мхов не отмечено видов, включенных в Красные книги. Однако в рассматриваемых сообществах зарегистрировано около четверти от общего числа известных для территории видов листостебельных мхов [29], около 1/3 родов и более половины семейств. Следует отметить, что лесостепная и подтаежная зоны Западной Сибири являются территориями наиболее активного сельскохозяйственного освоения. В настоящее время практически все водораздельные пространства здесь распаханы или же заняты глубоко антропогенно трансформированными сообществами. В таких условиях неудобья, к которым в первую очередь относятся заболоченные территории, выполняют роль убежищ видов природной флоры, чувствительных к антропогенному воздействию.

Все это подчеркивает ценность данных сообществ как местообитаний с высоким биоразнообразием и как рефугиумов редких видов растений.

Выделенный на основании 122 описаний фитоценон мы рассматриваем в рамках единого синтаксона уровня ассоциации. Для его характеристики приводится таблица наиболее типичных описаний (32 описания) (табл. 1).

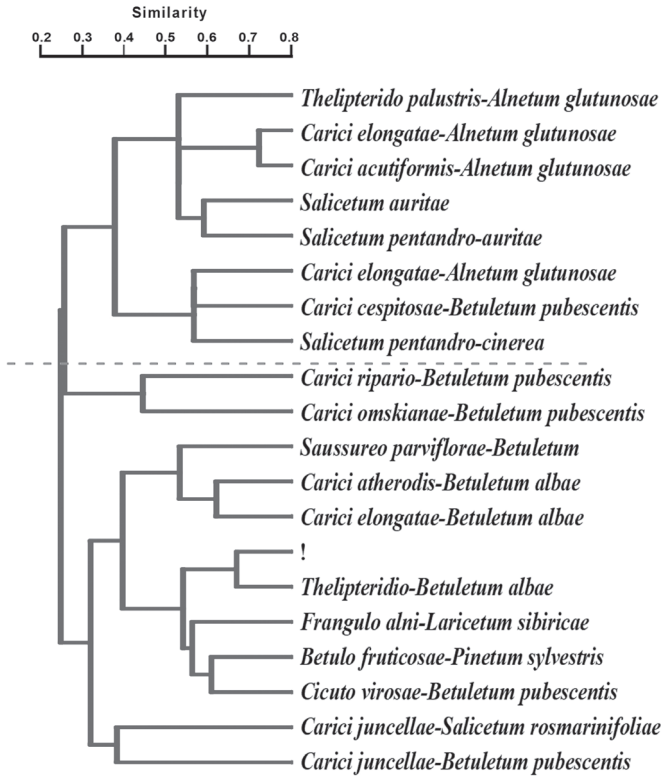

Рис. 1. Дендрограмма сходства / различия ассоциаций заболоченных лесов (коэффициент Брэя–Кертиса). Восклицательным знаком отмечен обсуждаемый фитоценон
[**Fig. 1.** Similarity dendrogram of some ***Alnetea glutinosae*** associations **(**Paired group (UPGMA), Bray-Curtis, constrained). Exclamation mark indicates the discussed syntaxon]

Для оценки синтаксономического положения выделенного фитоценона мы провели сравнение наших описаний с ранее опубликованными синтаксонами из Западной Сибири и прилежащих территорий: ***Frangulo alni-Laricetum sibiricae*** Lapshina 2010, ***Betulo fruticosae-Pinetum sylvestris*** Lapshina 2010, ***Cicuto virosae-Betuletum pubescentis*** Lapshina 2010 [13]; ***Carici ripario-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993, ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993 [15, 34]; ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae*** Korolyuk et Taran in Taran 1993 [13, 15], ***Carici juncellae-Betuletum pubescentis*** Taran 2000 [31]; ***Saussureo parviflorae-Betuletum*** Lashchinsky 2009, ***Carici atherodis-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, ***Carici elongatae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009 [20]; ***Carici cespitosae-Betuletum pubescentis*** Solomeshch et Grigoriev in Martynenko et al. 2003, ***Carici elongatae-Alnetum glutunosae*** Koch 1926 R.Tx. et Bodeux 1955, ***Salicetum pentandro-cinerea*** Passarge 1961 [32]; ***Thelipterido palustris-***

Alnetum glutunosae Klika 1940, ***Carici elongatae-Alnetum glutunosae*** Tüxen 1931, ***Carici acutiformis-Alnetum glutunosae*** Scamoni 1935, ***Salicetum auritae*** Jonas 1935, ***Salicetum pentandro-auritae*** Passarge 1957 [33]).

На дендрограмме сходства, построенной с использованием коэффициента Брэя–Кертиса (рис. 1) хорошо видно, что европейские синтаксоны заболоченных лесов (часть дендрограммы выше пунктирной линии) существенно отличаются от сибирских (ниже пунктирной линии). При этом кластер сибирских синтаксонов более гетерогенен по сравнению с европейским кластером. Среди сибирских сообществ наиболее обособленными являются ассоциации, описанные из Барабинской низменности (*Carici ripario-Betuletum* и *Carici omskianae-Betuletum*). На высоком уровне отделяются ассоциации, описанные из зоны средней тайги (*Carici juncellae-Salicetum* и *Carici juncellae-Betuletum*). Выделенный нами фитоценон обладает высоким сходством с ассоциацией ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, описанной ранее для предгорий Салаирского кряжа, поэтому мы сочли возможным рассматривать выделенный нами фитоценон в составе этой ассоциации (см. табл. 1).

Собранные данные позволяют уточнить диагноз ассоциации и изменить группу диагностических видов с учетом расширенного ареала синтаксона. Ассоциация включает заболоченные березовые леса с доминированием *Betula pubescens.* Древостой чисто березовый средней сомкнутостью 0,3–0,5 и высотой 10–16 м при диаметре стволов от 10 до 18 см, иногда с единичным участием сосны. Подлесок образован разновысокими кустарниками. С высоким постоянством встречаются *Salix cinerea* и *Ribes nigrum*. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от единичного участия до 60%. Травостой высокий (60–80 см), общее проективное покрытие составляет от 40 до 100%. Доминируют кочкообразующие осоки *Carex cespitosa* и *C. appropinquata* при значительном участии *Thelypteris palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum fluviatile* и *Menyanthes trifoliata*. Характерной особенностью является хорошо выраженный микрорельеф из органогенных кочек, высота которых достигает 40 см. В межкочечном пространстве часто стоит вода, занимающая до 30% поверхности при глубине от 5 до 20 см. Видовое разнообразие сосудистых растений составляет в среднем 25 видов на 400 м^2, варьируя от 16 до 33. Развитие мохового яруса зависит от присутствия воды на поверхности почвы. В сильно обводненных сообществах моховой ярус не выражен, тогда как при отсутствии воды мхи могут покрывать до 60% поверхности почвы. Наиболее характерные и обильные виды: *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergonella cuspidata*, *Aulacomnium palustre, Climacium dendroides*. Диагностические виды ассоциации: *Thelypteris palustris*, *Cicuta virosa*, *Galium palustre* и *Plagiomnium ellipticum.*

Для выяснения положения ассоциации ***Thelipteridio-Betuletum*** в системе высших синтаксонов близкие по экологии и флористическому составу ассоциаций сведены в синоптическую таблицу (табл. 2). В таблице отражены только виды со встречаемостью более 40% хотя бы в одном из синтаксонов; для мхов приведены только ценотически значимые виды.

Таблица 1 [Table 1]

Ассоциация *Thelipteridio-Betuletum albae* Lashchinsky 2009
[Association *Thelipteridio-Betuletum albae* Lashchinsky 2009]

Средняя высота древесного яруса, м [Average height of the tree layer, m]		10	18	10	10	6	16	16	12	14	16	18	10	16	16	18	6	6	10	14	14	12	16	16	18	14	14	10	16	16	10	16	12	
Сомкнутость крон древесного яруса [Crown density of the tree layer]		0.5	0.3	0.4	0.3	0.4	0.3	0.1	0.5	0.4	0.4	0.3	0.4	0.3	0.6	0.6	0.3	0.4	0.2	0.4	0.5	0.2	0.5	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4	0.5	0.7	0.4	0.5	0.5	
Кустарниковый ярус, ОПП [Cover of the shrub layer], %		3	20	1	60	10	15	30	3	1	60	3	1	20	10	1	20	15	20	1	10	6	5	3	30	1	1	1	3	0	1	10	3	
Травяной ярус, ОПП, % [Cover of the herb layer], %		80	80	30	20	40	60	60	60	50	40	80	40	90	60	15	40	40	80	90	70	60	80	100	40	90	40	60	60	40	30	25	80	
Моховой ярус, ОПП [Cover of the moss layer], %		10	1	3	0	6	60	20	30	3	60	0	10	7	1	5	0	6	10	10	10	10	40	5	30	1	3	0	20	7	10	3	7	
Число видов высших сосудистых растений [Number of higher vascular plant species]		21	23	19	26	22	27	24	28	25	27	16	29	22	24	31	21	24	23	17	29	22	25	34	29	25	24	23	28	31	27	24	33	
Высота над ур. моря, м [Altitude above sea level, m]		200	203	200	290	190	206	290	200	250	290	203	200	203	280	260	200	190	206	200	200	206	200	220	203	220	240	190	250	203	200	270	190	
№ описания [Releve №]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	Постоянство [Frequency]
Диагностические виды ассоциации [Diagnostic species of the association]																																		
Plagiomnium ellipticum	d	2	2	1	2	+	3	2	2	1	2	1	1	2	+	1	+	+	.	1	1	2	2	1	2	1	+	1	2	+	1	+	1	V
Thelypteris palustris	c	1	1	.	+	1	2	+	1	3	2	1	+	1	.	+	1	1	2	+	+	1	+	1	1	2	2	.	3	.	+	.	1	V
Galium palustre	c	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	IV
Cicuta virosa	c	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	+	.	1	+	.	+	.	+	.	+	+	.	1	III
Диагностические виды союза ***Alnion glutinosae***, порядка ***Alnetalia glutinosae*** и класса ***Alnetea glutinosae*** [Diagnostic species of alliance ***Alnion glutinosae***, order ***Alnetalia glutinosae*** and class ***Alnetea glutinosae***]																																		
Betula pubescens	a	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	4	4	3	3	2	3	3	2	3	2	3	2	3	3	3	4	3	3	3	V
Salix cinerea	b	1	2	+	4	2	2	3	1	+	4	+	+	+	2	+	2	2	2	+	2	2	+	1	3	1	.	+	1	.	+	1	+	V

Galium uliginosum	c	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	V
Ribes nigrum	b	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	+	2	+	IV
Frangula alnus	b	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	.	IV
Naumburgia thyrsiflora	c	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	.	IV
Scutellaria galericulata	c	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	.	+	.	+	+	.	+	+	.	+	III
Comarum palustre	c	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	+	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	III
Lycopus europaeus	c	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	II
Carex elongata	c	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	r
Calla palustris	c	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	r
Sphagnum squarrosum	d	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r
Прочие виды сосудистых растений [Other species of vascular plants]																																		
Carex appropinquata	c	2	+	+	.	3	1	+	.	2	+	2	2	2	+	1	3	3	2	.	2	1	3	4	+	4	2	2	2	+	2	2	2	V
Equisetum fluviatile	c	+	2	1	1	+	+	+	+	.	+	2	+	2	+	1	+	+	2	+	+	+	.	+	+	1	+	+	+	+	.	1	.	V
Lysimachia vulgaris	c	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	.	V
Filipendula ulmaria	c	1	2	1	2	.	2	1	1	+	1	1	.	1	1	1	.	+	1	+	+	+	+	+	1	+	1	2	+	.	1	1	2	V
Phragmites australis	c	+	+	+	.	1	+	+	+	+	+	+	1	.	1	+	1	+	1	+	+	+	+	+	.	.	+	1	+	.	+	+	+	V
Caltha palustris	c	.	+	+	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
Epilobium palustre	c	+	.	+		+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
Carex rostrata	c	+	+	2	+	+	.	+	.	+	+	1	+	1	+	.	+	+	1	+	+	+	+	+	.	+	+	1	+	.	.	.	.	IV
Rumex aquaticus	c	+	+	+		+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	IV
Menyanthes trifoliata	c	.	+	1	+	+	.	+	.	1	1	3	+	+	.	.	+	+	+	.	+	.	+	2	+	.	1	1	1	.	+	.	.	IV
Carex cespitosa	c	2	1	.	1	.	1	2	2	.	2	.	+	.	4	.	.	+	1	+	2	1	2	+	2	.	.	.	.	.	+	.	2	III
Viburnum opulus	b	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	.	.	+	III
Rubus saxatilis	c	+	.	.	1	.	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	+	+	III
Polemonium caeruleum	c	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.	+	.	.	III
Paris quadrifolia	c	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	.	1	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	III
Angelica tenuifolia	c	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	+	II
Vicia cracca	c	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	II
Pyrola rotundifolia	c	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	II
Poa angustifolia	c	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	.	II
Poa palustris	c	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	II
Dactylorhiza incarnata	c	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	II
Eriophorum polystachyon	c	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	II
Pinus sylvestris	a	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	I
Ribes spicatum	b	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	I
Geranium pratense	c	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Cypripedium macranthon	c	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.	I

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Carex dioica	c	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Ligularia sibirica	c	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	I
Calamagrostis obtusata	c	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	I
Urtica dioica	c	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	I
Calamagrostis langsdorffii	c	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	+	I
Pyrola media	c	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	I
Anemonidium dichotomum	c	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Angelica sylvestris	c	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Cacalia hastata	c	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Carex lasiocarpa	c	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r
Cirsium heterophyllum	c	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Epilobium ciliatum	c	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r
Geum rivale	c	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Parnassia palustris	c	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Poa remota	c	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	r
Viola selkirkii	c	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
Прочие виды мхов [Other moss species]																																	
Calliergonella cuspidata	d	+	+	.	+	1	2	+	1	+	2	+	1	.	+	+	+	1	+	1	1	+	2	+	+	.	+	+	+	.	1	+	1	V
Aulacomnium palustre	d	+	.	+	+	1	+	.	+	+	+	+	+	+	.	1	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	1	.	.	V
Brachythecium mildeanum	d	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	1	.	+	1	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	1	1	.	V
Climacium dendroides	d	+	+	+	+	.	.	1	2	+	2	+	+	.	+	.	.	+	.	1	.	.	+	.	+	2	.	+	+	+	.	.	.	III
Bryum pseudotriquetrum	d	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	+	1	+	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	.	+	+	.	III
Drepanocladus aduncus	d	+	+	+	.	1	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	III
Timmia megapolitana	d	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	III
Breidleria pratensis	d	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	III
Calliergon cordifolium	d	.	+	.	.	.	2	.	+	+	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	II
Helodium blandowii	d	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	1	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	II
Campylium stellatum	d	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	1	1	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	II
Calliergonella lindbergii	d	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	I
Campylium protensum	d	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Tomentypnum nitens	d	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	I
Dicranum bonjeanii	d	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r

Примечание [*Note*]. Виды, встреченные в 1–2 описаниях [Species recorded in 1-2 releves only]: *Acer negundo* [b] (15 +); *Agrostis stolonifera* [c] (32 +); *Alisma plantago-aquatica* [c] (29 +); *Angelica palustris* [c] (6 +); *Athyrium filix-femina* [c] (32 +); *Bistorta major* [c] (16 +); *Bryum* sp. [d] (3 +, 27 +); *Calamagrostis canescens* [c] (6 1, 21 +); *C. purpurea* [c] (22 +); *Campylium* sp. [d] (20 +); *Cardamine pratensis* [c] (12 +, 19 +); *Carex dioica* [c] (20 +); *C. macroura* [c] (28 +); *C. riparia* [c] (29 +); *Ceratodon purpureus* [d] (9 +); *Cirsium helenioides* [c] (10 +); *C. palustre* [c] (2 +, 13 +); *C.*

setosum [c] (15 +); *Corallorrhiza trifida* [c] (9 +); *Cratoneuron filicinum* [d] (6 +, 18 +); *Cypripedium calceolus* [c] (5 +); *Dactylorhiza* sp. [c] (4 +, 18 +); *Dryopteris carthusiana* [c] (29 +, 32 +); *D. cristata* [c] (20 +, 29 +); *Eleocharis palustris* [c] (29 +); *Equisetum palustre* [c] (24 +); *Glyceria triflora* [c] (29 +); *Humulus lupulus* [b] (32 +); *Hygroamblystegium humile* [d] (24 +, 27 +); *Lactuca sibirica* [c] (29 +); *Lathyrus palustris* [c] (32 +); *L. pratensis* [c] (32 +); *L. vernus* [c] (13 +); *Lemna minor* [c] (23 +, 25 +); *Leptobryum pyriforme* [d] (12 +, 17 +); *Leptodictyum riparium* [d] (6 +, 18 +); *Maianthemum bifolium* [c] (13 +, 24 +); *Mentha arvensis* [c] (29 +); *Milium effusum* [c] (6 +); *Moneses uniflora* [c] (21 +); *Myosotis palustris* [c] (29 +); *Orthilia secunda* [c] (23 +); *Persicaria amphibia* [c] (30 +); *Plagiomnium cuspidatum* [d] (12 +); *Plagiothecium denticulatum* [d] (12 +, 17 +); *Pleurozium schreberi* [d] (29 +); *Pohlia nutans* [d] (9 +); *Polytrichum juniperinum* [d] (29 +); *Ranunculus repens* [c] (29 +); *Rhizomnium punctatum* [d] (15 +); *Rorippa palustris* [c] (29 +); *Salix pyrolifolia* [b] (22 +); *S. rosmarinifolia* [b] (30 +); *Sanguisorba officinalis* [c] (15 +); *Scirpus sylvaticus* [c] (24 +); *Senecio fluviatilis* [c] (15 +, 32 +); *Solanum kitagawae* [c] (29 +, 32 +); *Sorbus sibirica* [b] (23 +, 25 +); *Sphagnum russowii* [d] (16 +); *Stellaria longifolia* [c] (30 +); *Taraxacum officinale* [c] (13 +, 29 +); *Thuidium recognitum* [d] (12 +, 32 +); *Thyselium palustre* [c] (8 +); *Trisetum sibiricum* [c] (32 +); *Typha latifolia* [c] (23 +, 25 +); *Veronica longifolia* [c] (15 +, 31 +).

Ярусы: a – древесный, b – кустарниковый, c – травяной, d – моховой [Layers: a – tree layer, b – shrub layer, c – herb layer, d – moss layer].

Локалитеты описаний по табличным номерам (координаты указаны в десятичных градусах). **Кемеровская обл. Крапивинский р-н** *между п.п. Новобарачаты и Плотниково, 03.VI.2011*: **5** – 55,02226°N, 86,15095°E; **16** – 55,02148° N, 86,14852°E; **17** – 55,02268°N, 86,15183°E. **Топкинский р-н** *близ п. Кокуй, 07.VI.2011*: **3** – 55,35384°N, 85,08057°E; **12** – 55,35450°N, 85,08404°E; **27** – 55,35428°N, 85,08209°E; **30** – 55,35285°N, 85,0875°E. *близ п.п. Пинигино и Черемичкино, 09.IX.2014*: **1** – 55,08419°N, 85,93855°E; **8** – 55,08395°N, 85,93874°E; **19** – 55,08498°N, 85,93734°E; **20** – 55,08476°N, 85,93780°E; **22** – 55,08794°N, 85,94225°E. **Юргинский р-н** *близ п. Арлюк, 08.VI.2011:* **9** – 55,42435°N, 84,67993°E; **26** – 55,41191°N, 84,70144°E; **28** – 55,42393°N, 84,67642°E. **Новосибирская обл. Болотнинский р-н** *долина р. Лебяжья, 08.IX.2014*: **32** – 55.67445°N, 84,56313°E. **Искитимский р-н** *близ п. Китерня, 23.VIII.2013*: **4** – 54,84110°N, 83,63262°E; **7** – 54,84208°N, 83,63159°E; **10** – 54,84300°N, 83,62746°E; **14** – 54,84180°N, 83,63135°E; *близ п. Барабка, 31.VIII.2013*: **6** – 54,66985°N, 83,38932°E; **18** – 54,66615°N, 83,39219 E; **21** – 54,66903°N, 83,38951°E. **Кыштовский р-н** *близ п. Кыштовка, 13.VII.2009*: **29** – 56,42940°N, 76,60927°E. **Мошковский р-н** *близ п. Сокур, 21.VI.2012*: **23** – 55,16641°N, 83,27879°E; **25** – 55,16556° N, 83,278696° E. **Новосибирский сельский р-н** *бассейна р. Иня, 20.VI.2012*: **2** – 55,02431°N, 83,17020°E; **11** – 55,02337°N, 83,17302°E; **13** – 55,02465°N, 83,16925°E; **24** – 55,02465°N, 83,16925°E. **Черепановский р-н** *близ п. Семеновский, 10.VI.2011*: **15** – 54,26295°N, 82,98243°E; **31** – 54,26394°N, 82,98200°E.

[Locality relevés according to the table numbers - Geographic location, description date and coordinates in decimal degrees by GPS. **Kemerovo Oblast, Krapivino district,** *between Novobarachaty and Plotnikovo Settlements 03.VI.2011:* **5** - 55.02226°N, 86.15095°E; **16** - 55.02148° N, 86.14852°E; **17** - 55.02268°N, 86.15183°E; **Topki district** *near Kokuy village 07.VI.2011:* **3** - 55.35384°N, 85.08057°E; **12** - 55.35450°N, 85.08404°E; **27** - 55.35428°N, 85.08209°E; **30** - 55.35285°N, 85.0875°E. *between Pinigino and Cheremichkino Settlements 09.IX.2014:* **1** – 55.08419°N, 85.93855°E; **8** – 55.08395°N, 85.93874°E; **19** – 55.08498°N, 85.93734°E; **20** – 55.08476°N, 85.93780°E; **22** - 55.08794°N, 85.94225°E. **Yurga district** *near Arlyuk Settlement 08.VI.2011:* **9** - 55.42435°N, 84.67993°E; **26** - 55.41191°N, 84.70144°E; **28** - 55.42393°N, 84.67642°E. **Novosibirsk Oblast Bolotnoye district** *Lebiazhya River valley 08.IX.2014:* **32** – 55.67445°N, 84.56313°E. **Iskitim district** *near Kiternya village 23.VIII.2013:* **4** - 54.84110°N, 83.63262°E; **7** - 54.84208°N, 83.63159°E; **10** - 54.84300°N, 83.62746°E; **14** - 54.84180°N, 83.63135°E. *near Barabka village 31.VIII.2013:* **6** - 54.66985°N, 83.38932°E; **18** - 54.66615°N, 83.39219 E; **21** - 54.66903°N, 83.38951°E. **Kishtovka district** *near Kishtovka village 13.VII.2009:* **29** - 56.42940°N, 76.60927°E. **Moshkovo district**

near Sokur Settlement, 21.VI.2012: **23** - 55.16641°N, 83.27879°E; **25** - 55.16556° N, 83.278696° E. **Novosibirsk district** *Inya River basin 20.VI.2012:* **2** - 55.02431°N, 83.17020°E; **11** - 55.02337°N, 83.17302°E; **13** - 55.02465°N, 83.16925°E; **24** - 55.02465°N, 83.16925°E. **Cherepanovo district** *near Semenovsky Settlement 10.VI.2011:* **15** - 54.26295°N, 82.98243°E; **31** - 54.26394°N, 82.98200°E].

Автор описаний Писаренко О.Ю. [The Author of the relevés is OYu Pisarenko].

[Frequency classes: r (< 10%); I (11-20%); II (21-40%); III (41-60%); IV (61-80%); V (81-100%). For the cover, the Braun-Blanquet scale was used: + (< 1%); 1 (1-5%); 2 (5-25%); 3 (25-50%); 4 (50-75%); 5 (75-100%). From mosses, only abundant species are given].

Таблица 2 [Table 2]

Синоптическая таблица синтаксонов заболоченных лесов подтайги и лесостепи Западной Сибири в сравнении с сообществами сходной экологии и физиономиии из сопредельных территорий

[Synoptic table of swamp forest syntaxa of the subtaiga and foreststeppe of West Siberia in comparison with ecologically and phisionomically similar communities from adjacent areas]

ds	Синтаксоны [Syntaxa]	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
AG	*Betula pubescens*	II	I	r	II	r	II	III	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
AG	*Salix cinerea*	r	II	I	IV	IV	IV	III	III	IV	III	IV	V	V	IV	I	II	IV	II	II
AG	*Scutellaria galericulata*	II	III	II	III	II	IV	IV	II	I	I	V	III	V	III	I	V	III	III	II
AG	*Galium palustre*	IV	V	V	IV	III	V	IV	II	.	r	r	IV	III	III	III	r	III	I	I
AG	*Lysimachia vulgaris*	V	V	V	IV	IV	II	IV	III	III	IV	V	V	III	IV	r	V	.	I	IV
	Filipendula ulmaria	r	II	V	I	II	I	IV	V	V	V	V	V	V	V	II	IV	r	.	IV
	Epilobium palustre	I	r	.	III	r	III	II	II	I	IV	V	IV	II	III	IV	r	II	V	I
AG	*Naumburgia thyrsiflora*	II	III	.	II	II	V	V	I	r	.	IV	IV	V	III	V	II	V	V	II
	Phragmites australis	II	II	I	I	I	II	III	V	IV	V	IV	V	.	II	II	r	.	r	III
CpPo	*Climacium dendroides*	II	II	.	II	r	I	.	I	r	IV	IV	III	V	V	IV	IV	V	III	.
AG	*Equisetum fluviatile*	III	I	II	III	I	II	III	I	IV	V	I	V	III	III	V	V	.	III	.
	Comarum palustre	II	.	.	IV	I	IV	II	I	I	.	I	III	V	V	V	V	V	IV	II
AG	*Galium uliginosum*	r	r	r	II	r	.	II	IV	V	V	V	V	III	V	IV	r	.	.	.
	Aulacomnium palustre	I	.	.	II	r	I	.	II	V	II	I	V	V	II	V	II	V	.	.
AG	*Carex elongata*	II	IV	I	r	II	I	III	I	r	I	V	r	V	.	.	II	.	.	.
	Urtica dioica	r	IV	IV	I	III	II	V	II	.	I	V	I	.	r	r	r	I	.	.
AG	*Caltha palustris*	II	III	V	I	I	.	.	.	III	V	IV	IV	I	II	IV	.	r	IV	II
	Equisetum palustre	r	r	II	II	r	I	.	I	.	III	I	r	III	r	.	r	.	.	.
AG	*Salix pentandra*	I	r	.	I	I	.	.	.	III	I	IV	.	.	I	r	II	IV	r	r
AG	*Frangula alnus*	V	II	II	III	II	III	III	IV	r	.	.	IV	III	II	I	r	.	.	.
AG	*Thyselium palustre*	III	III	.	III	II	II	II	I	.	.	.	r	V	I	II	II	.	.	.
AG	*Calamagrostis canescens*	II	III	.	III	II	IV	III	I	.	.	.	r	I	r	r	r	.	V	V
AG	*Dryopteris carthusiana*	IV	IV	I	II	I	II	III	I	.	.	.	r	.	.	r	.	III	.	.

AG	*Lycopus europaeus*	III	IV	IV	III	II	IV	V	II	.	.	r	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AG	*Alnus glutinosa*	V	V	V	I	I	I	V	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AG	*Thelypteris palustris*	I	I	r	.	.	II	II	I	.	.	.	I	V	.	IV	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Carex cinerea	III	I	r	II	I	I	I	I	.	.	.	.	.	II	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
	Lythrum salicaria	II	II	II	I	I	III	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	r
	Poa trivialis	r	II	III	I	I	I	I	I	.	.	r	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Stachys palustris	.	r	r	.	.	II	II	I	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	III	V			
	Poa palustris	.	I	r	.	r	I	III	II	.	I	V	II	.	I	.	.	r	.	.	.	.	.	.			
	Cicuta virosa	.	I	.	I	r	II	II	.	.	.	.	III	II	.	IV	II	.	.	.	.	.	.	.			
	Padus avium	.	II	r	.	r	I	III	III	I	I	.	.	III	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.			
	Angelica sylvestris	r	II	III	II	I	.	.	II	III	V	IV	r	I	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.			
AG	*Scirpus sylvaticus*	I	II	V	.	II	.	.	I	.	r	.	r	.	V	V	IV	III	r	.	.	.	.	.			
	Calliergonella cuspidata	II	II	II	r	II	.	.	I	.	.	I	.	.	IV	.	II	III	.	r	.	.	.	.			
	Carex rostrata	III	r	r	III	.	.	.	.	I	.	.	II	I	r	II	.	.	II	.	.	.	.	.			
	Ranunculus repens	r	II	III	r	I	.	.	.	.	II	I	r	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Athyrium filix-femina	II	II	III	.	r	.	.	.	.	V	V	r	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Viburnum opulus	r	r	I	.	r	.	.	III	I	.	r	III	II	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Impatiens noli-tangere	.	III	III	.	I	.	I	I	.	r	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.			
	Phalaroides arundinacea	.	III	I	r	III	.	.	I	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III			
	Bistorta major	r	r	r	r	.	.	.	II	I	IV	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.			
	Molinia caerulea	III	r	.	III	I	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Cirsium oleraceum	r	I	III	.	r	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Festuca rubra	r	.	r	II	r	.	.	.	.	.	I	IV	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.			
	Senecio nemorensis	I	I	II	.	r	.	.	.	.	.	r	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Dryopteris dilatata	II	II	II	.	r	.	.	.	.	.	III	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Cirsium palustre	III	II	II	III	I	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.			
	Myosotis palustris	I	III	IV	II	II	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.			
	Equisetum arvense	r	r	III	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.			
AG	*Solanum dulcamara*	r	IV	III	I	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
AG	*Iris pseudacorus*	r	III	I	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
AG	*Viola palustris*	V	II	I	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
AG	*Cardamine amara*	II	II	III	r	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Juncus effusus	II	II	III	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Deschampsia cespitosa	IV	III	III	II	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Plagiomnium affine	II	II	IV	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Brachythecium rutabulum	II	I	IV	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
	Crepis paludosa	II	I	III	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			

Продолжение табл. 2 [Table 2 (cont.)]

	Carex nigra	IV	r	r	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Galium aparine	r	r	III	r	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Betula pendula	III	r	r	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Picea abies	III	I	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Agrostis canina	III	r	.	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AG	*Sphagnum palustre*	III	I	.	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AG	*Sphagnum squarrosum*	.	I	r	III	I	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.	IV	III	.
	Sphagnum angustifolium	II	.	.	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AG	*Carex acutiformis*	.	II	III	r	r	.	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Vaccinium myrtillus	III	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Oxycoccus microcarpus	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Carex lasiocarpa	.	.	.	.	.	II	.	I	.	.	.	r	I	.	II	.	.	.	.
	Carex pseudocyperus	.	.	.	.	.	III	II	I	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.
	Solanum kitagawae	.	.	.	.	.	III	III	I	.	.	I	r	.	.	.	.	.	IV	IV
	Carex appropinquata	.	.	.	.	.	I	II	III	III	IV	IV	V	V	IV	V	.	.	.	.
	Lathyrus palustris	.	.	.	.	.	II	II	II	IV	r	r	r	V	V	.	V	r	r	I
	Vicia cracca	.	.	.	.	.	I	I	IV	IV	IV	IV	II	III	III	.	V	.	.	I
AG	*Ribes nigrum*	.	.	.	.	.	.	II	II	I	IV	V	IV	V	r	II	.	r	II	V
CpPo	*Plagiomnium ellipticum*	.	.	.	.	.	I	I	.	.	II	I	V	V	IV	V	V	II	.	.
CpPo	*Carex cespitosa*	.	.	.	.	.	.	IV	IV	V	V	V	III	V	V	III	V	II	.	III
CpPo	*Rubus saxatilis*	.	.	.	.	.	.	.	V	III	V	V	III	V	IV	II	.	.	.	III
CpPo	*Pleurozium schreberi*	.	.	.	.	.	I	.	I	r	r	.	II	II	.	III	.	IV	.	.
CpPo	*Pyrola rotundifolia*	.	.	.	.	.	.	.	II	V	I	I	II	V	III	III	.	III	.	.
CpPo	*Maianthemum bifolium*	r	r	r	.	r	.	.	.	III	IV	.	r	V	.	I	.	.	.	.
CpPo	*Trientalis europaea*	.	.	.	.	.	.	.	I	I	V	I	.	V	.	III	.	.	.	.
	Rumex aquaticus	.	.	.	.	.	.	.	.	r	IV	I	IV	II	II	V	r	III	.	.
	Pinus sylvestris	II	r	.	.	.	.	.	I	IV	IV	r	I	V	V	II	r	.	.	.
	Kadenia dubia	.	.	.	.	.	.	I	II	V	V	V	.	I	I	.	III	.	.	III
	Galium boreale	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	V	V	.	I	r	.	r	.	.	II
	Sanguisorba officinalis	.	.	.	.	.	.	.	III	V	IV	r	r	.	III	.	IV	.	.	.
	Polemonium caeruleum	.	.	.	.	.	.	.	.	III	V	V	III	I	.	I	.	.	.	.
	Paris quadrifolia	.	r	r	.	.	.	I	II	I	V	I	III	.	.	.	.	.	.	.
	Larix sibirica	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	I	.	V	I	V	.	.	.	.
	Saussurea parviflora	.	.	.	.	.	.	.	I	V	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.
	Vicia sepium	.	.	.	.	.	.	.	I	III	V	I	.	.	.	.	.	III	.	.
	Pulmonaria mollis	.	.	.	.	.	.	.	I	I	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.

	Cirsium heterophyllum	.	.	.	.	.	.	.	II	III	V	IV	r	.	.	.	.	.	.	.
	Lathyrus pratensis	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	V	r	r	.	.	.	.	.	.	.
	Ligularia sibirica	.	.	.	.	.	.	.	II	V	V	V	I	.	.	.	.	.	.	.
	Taraxacum officinale	.	.	.	.	.	.	.	I	I	r	IV	r	I	.	.	.	.	.	.
	Ribes spicatum	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	IV	I	.	.	.	.	.	.	.
	Calamagrostis langsdorffii	.	.	.	.	.	.	.	.	V	V	V	I	.	.	r	.	.	.	.
	Sorbus sibirica	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	r	r	I	.	r	.	.	.	.
	Carex riparia	.	.	.	.	.	.	II	.	I	I	IV	r	.	.	.	.	.	r	V
	Veronica longifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	r	IV	I	r	.	.	.	V	.	.	.
	Menyanthes trifoliata	II	.	.	I	.	I	.	I	.	.	r	IV	IV	IV	IV	.	.	.	.
	Drepanocladus aduncus	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.	III	V	III	II	III	.	.	.
	Salix rosmarinifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	r	I	IV	.	V	.	r	.
	Campylium stellatum	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	II	IV	II	r	II	.	.	.
	Calliergonella lindbergii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V	r	r	V	IV	.	.
CpPo	*Helodium blandowii*	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	II	IV	III	IV	r	.	.	.
CpPo	*Calliergon cordifolium*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	.	III	II	.	.	.
CpPo	*Calamagrostis purpurea*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	V	I	I	IV	V	.	.
CpPo	*Rubus arcticus*	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	r	.	V	III	III	IV	IV	.	.
CpPo	*Viola epipsila*	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	r	.	V	.	I	.	.	.	.
CpPo	*Picea obovata*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	V	III	III	.	.	.	.
CpPo	*Pinus sibirica*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	r	V	.	.	.	.
	Carex dioica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	II	IV	.	.	.	.
	Angelica tenuifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	II	V	III	.	.	.	.	.
	Rosa acicularis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	r	.	.	r	.	IV
	Drepanocladus polygamus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	IV	.	.	.
	Swida alba	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II	r	IV	III	.	.
	Carex juncella	.	.	.	.	.	.	II	III	.	.	.	.	V	.	r	IV	V	.	r
	Orthilia obtusata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	V	II	r	.	.	.	.
	Lonicera pallasii	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	V	r	r	.	.	.	.
	Calamagrostis phragmitoides	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	IV	.	.	.
	Lactuca sibirica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	III	.	.	I	III	.	.
	Spiraea salicifolia	r	r	.	II	r	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	V	.	.	.
	Salix pyrolifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	r	III	III	.	.	.	.	.
	Poa angustifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
	Carex panicea	II	.	.	r	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Salix viminalis	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Thalictrum minus	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Продолжение табл. 2 [Table 2 (cont.)]

	Cypripedium calceolus	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.
	Abies sibirica	.	.	.	.	.	.	.	.	r	III	.	.	.	.	r	.	.	.	.
	Angelica palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	.	r	.	.	.	.	.	.	.
	Carex capillaris	.	.	.	.	.	.	.	.	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Inula salicina	.	.	.	.	.	.	.	.	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Pedicularis resupinata	.	.	.	.	.	.	.	.	III	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Ptarmica impatiens	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Ranunculus monophyllus	.	.	.	.	.	.	.	.	r	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Chamaenerion angustifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V	r	.	.	.	I	.	.	.	.
	Melica nutans	.	.	.	.	.	.	.	I	r	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Geranium sylvaticum	.	.	.	.	.	.	.	I	.	IV	r	.	.	.	.	.	.	.	.
	Carex atherodes	.	.	.	.	.	.	.	I	.	V	I	.	.	.	.	.	.	.	.
	Veratrum lobelianum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Euphorbia lutescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	r	.	.	.	.	.	.	.	.
	Solidago dahurica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I	.	.	.	.	.	.	.	.
	Cacalia hastata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	r	.	.	.	.	.	.	.
	Stellaria graminea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V	.	.	.	.	.	.	.	.
	Calamagrostis obtusata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	I	.	.	r	.	.	.	.
	Equisetum pratense	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	II	.	.	.	.	.	.
CpPo	*Carex loliacea*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	V	.	r	.	.	.	.
CpPo	*Carex disperma*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	V	.	.	.	.	.	.
CpPo	*Carex tenuiflora*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.
	Salix bebbiana	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.
	Carex redowskiana	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.
	Lonicera altaica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III	.	.	.	.	.
	Chamaedaphne calyculata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	.	.	.	.	.
	Ribes hispidulum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	r	r	r	.	.	.
	Calamagrostis neglecta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III	.	r	r	r
	Betula fruticosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	r	.	.	.	.
	Vaccinium uliginosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.
	Galium physocarpum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.
CpPo	*Hylocomium splendens*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	r	.	III	.	.
AG	*Sphagnum fimbriatum*	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.
	Dicranum polysetum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.
	Orthilia secunda	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.
	Stellaria longifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.

	Populus tremula	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	I	.	.	.	.	.	III
	Galium trifidum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	II	V	.
	Carex omskiana	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.
	Sphagnum centrale	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.

Примечание [*Note*]. **Синтаксоны [Syntaxa]:** 1 – ***Thelipterido palustris-Alnetum glutinosae*** Klika 1940, 2 – ***Carici elongatae-Alnetum glutinosae*** Tüxen 1931, 3 – ***Carici acutiformis- Alnetum glutinosae*** Scamoni 1935, 4 – ***Salicetum auritae*** Jonas 1935, 5 – ***Salicetum pentandro-auritae*** Passarge 1957, 6 – ***Salicetum pentandro-cinerea*** Passarge 1961, 7 – ***Carici elongatae-Alnetum glutinosae*** Koch 1926 R.Tx. et Bodeux 1955, 8 – ***Carici cespitosae-Betuletum pubescentis*** Solomeshch et Grigoriev in Martynenko et al. 2003, 9 – ***Saussureo parviflorae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, 10 – ***Carici atherodis-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, 11 – ***Carici elongatae–Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, 12 – ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, 13 – ***Frangulo alni-Laricetum sibiricae*** Lapshina 2010, 14 – ***Betulo fruticosae-Pinetum sylvestris*** Lapshina 2010, 15 – ***Cicuto virosae-Betuletum pubescentis*** Lapshina 2010, 16 – ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae*** Korolyuk et Taran 1993 in Taran 1993, 17 – ***Carici juncellae-Betuletum pubescentis*** Taran 2000, 18 – ***Carici omskianae–Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993, 19 – ***Carici ripario-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993.

Аббревиатурой обозначены диагностические виды (ds): AG – класса ***Alnetea glutinosae***, CpPo – порядка ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae.*** [The abbreviation for diagnostic species (ds): AG – Class ***Alnetea glutinosae***; CpPo – Order ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae***].

Классы постоянства [Frequency classes]: r (< 10%); I (11-20%); II (21-40%); III (41-60%); IV (61-80%); V (81-100%). [The table shows species with constancy of more than 40% in at least one of the syntaxa; from mosses, only abundant species are given].

Очевидно, что все представленные в таблице синтаксоны имеют большую группу общих видов, диагностирующую их принадлежность к классу ***Alnetea glutinosae.***

Европейские синтаксоны хорошо отделяются по видам, не представленным в сибирской флоре или находящимся здесь на восточной границе ареала, включая и основной доминант европейских заболоченных лесов – *Alnus glutinosa*. Для сибирских синтаксонов Е.Д. Лапшиной [13] выделен отдельный сибирский порядок ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae***, однако в составе рассматриваемой нами ассоциации ***Thelipteridio-Betuletum*** диагностические виды ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia*** представлены слабо (см. табл. 2). Порядок ***Salicetalia auritae***, куда ранее [20] относилась ассоциация ***Thelipteridio-Betuletum***, объединяет сообщества пойм крупных рек и не соответствует характеру местообитаний ассоциации. Поэтому ассоциацию ***Thelipteridio-Betuletum*** мы рассматриваем в составе порядка ***Alnetalia glutinosae*** Tx. 1937, принимая, таким образом, существование этого порядка на территории юга Западной Сибири.

Также к порядку ***Alnetalia glutinosae*** ранее отнесены ассоциации ***Carici ripario-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993 и ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993, описанные в депонированной рукописи [15] и позднее валидизированные [34]. Сюда же следует относить ассоциации ***Carici atherodis-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, ***Saussureo parviflorae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009 и ***Carici elongatae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009, рассматривавшиеся в составе порядка ***Salicetalia auritae*** Doing 1962 et. Westh. 1969. Порядок ***Salicetalia auritae*** представлен в лесостепи Западной Сибири ассоциацией ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae*** Korolyuk et Taran 1993 in Taran 1993.

В проанализированном нами массиве данных имеются описания практически всех перечислнных выше ассоциаций, что позволяет нам существенно уточнить распространение ассоциаций класса ***Alnetea glutinosae*** на юге Западной Сибири (рис. 2). Помимо прочего, в наших материалах имеется ряд описаний с хорошо выраженным блоком видов порядка ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia.*** Однако определение их точного синтаксономического статуса проблематично ввиду слабой представленности диагностических видов синтаксонов низшего ранга. Провизорно мы относим эти сообщества в состав ассоциации *Cicuto virosae-Betuletum pubescentis* Lapshina 2010. Для подтайги Западной Сибири ранее [17] нами описаны оригинальные островные сообщества порядка ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia*** – заболоченные темнохвойные леса, находящиеся на южном пределе своего распространения и представленные изолированными массивами, приуроченными к специфическим местообитаниям. Учет этих данных позволяет очертить южную границу порядка. Ареалы ассоциаций порядка ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia*** в основном лежат в южнотаежной подзоне, севернее обследованной нами территории (рис. 2).

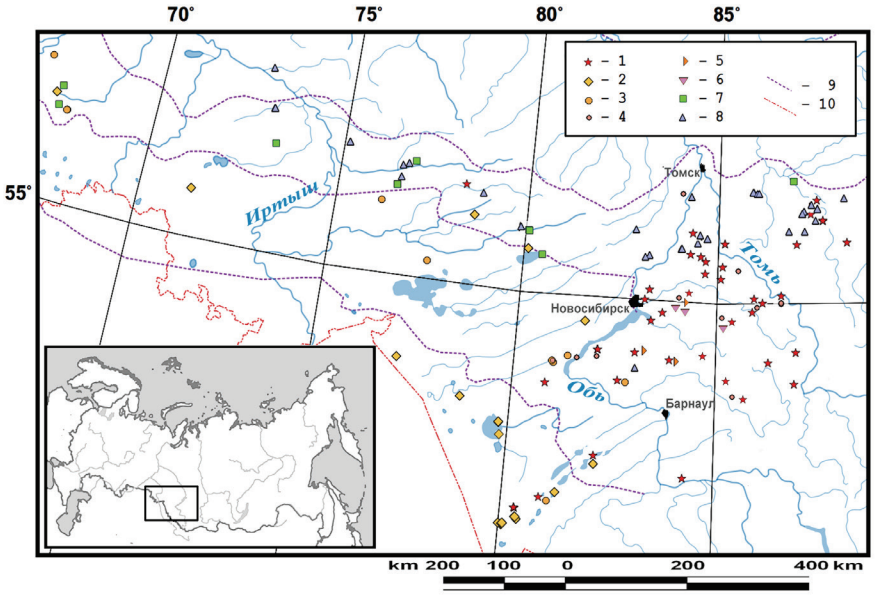

Рис. 2. Местонахождения ассоциаций ***Alnetea glutinosae***
[**Fig. 2.** Locations of ***Alnetea glutinosae*** associations]:
1 – ***Thelipteridio-Betuletum albae***; *2* – ***Carici ripario-Betuletum pubescentis***;
3 – ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis***; *4* – ***Carici elongatae-Betuletum albae***;
5 – ***Carici atherodis-Betuletum albae***; *6* – ***Saussureo parviflorae-Betuletum albae***;
7 – ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae***; *8* – сообщества порядка [communities of order] ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae***; *9* – граница биоклиматических зон и подзон (с севера на юг – южная тайга, подтайга, лесостепь, степь) [Border of bioclimatic zones and subzones (from north to south - South Taiga, Subtaiga, Foreststeppe, Steppe)]; *10* – граница России [Border of Russia]

Таким образом, продромус заболоченных лесов лесостепной и подтаежной зон Западной Сибири включает три порядка, три союза, девять ассоциаций и три субассоциации:

Класс ***Alnetea glutinosae*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946
Порядок ***Salicetalia auritae*** Doing 1962
Союз ***Salicion cinereae*** T. Müller et Görs ex Passarge 1961
Acc. ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae***
Korolyuk et Taran 1993 in Taran 1993
Субасс. ***spiraetosum salicifoliae*** Taran 1993
Порядок ***Alnetalia glutinosae*** Tx. 1937
Союз ***Alnion glutinosae*** Malcuit 1929
Acc. ***Carici atherodis-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Acc. ***Carici elongatae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Acc. ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993
Субасс. ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis pinetosum sylvestris*** Lashchinsky 2018

Acc. ***Carici ripario-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993
Acc. ***Saussureo parviflorae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Acc. ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Порядок ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae*** Lapshina 2010
Союз ***Carici cespitosae-Piceion obovatae*** Lapshina 2010
Подсоюз ***Carici cespitosae-Pinenion sibiricae*** Lapshina 2010
Acc. ***Cacalio hastatae-Piceetum obovatae*** Lashchinsky et Pisarenko 2016
Acc. ***Mnio stellari-Pinetum sibiricae*** Lapshina 2010
Субасс. ***Mnio stellari-Pinetum sibiricae caricetosum albae*** Lashchinsky et Pisarenko 2016
Acc. ***Cicuto virosae-Betuletum pubescentis*** Lapshina 2010

На картосхеме (см. рис. 2) приведены местонахождения сообществ перечисленных ассоциаций по литературным и оригинальным данным.

Заключение

Если в южной тайге Западной Сибири заболоченные леса принадлежат к недавно описанному региональному порядку ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae***, то в подтаежной и лесостепной подзонах заболоченные леса преимущественно относятся к порядку ***Alnetalia glutinosae***, несмотря на отсутствие здесь основного лесообразователя европейских заболоченных лесов *Alnus glutinosa*. От синтаксонов, описанных для Европы, западносибирские леса хорошо отделяются отсутствием большой группы видов, ареалы которых не распространяются на азиатскую часть континента. Однако отсутствие характерных видов, которые отличали бы сибирские синтаксоны от европейских, не позволяет рассматривать сибирские синтаксоны в ранге отдельного союза. В северной части западносибирской подтайги распространены заболоченные леса с участием темнохвойных деревьев. Они входят в состав сибирского порядка ***Calamagrostio purpureae – Piceetalia obovatae***, маркируя южную границу этого порядка. Наиболее распространенной ассоциацией заболоченных лесов подтайги и лесостепи Западной Сибири является ассоциация ***Thelipteridio-Betuletum albae***, сообщества которой встречаются на предгорных дренированных равнинах по днищам логов и мелких водотоков, а также в долинах малых рек. Несмотря на относительную редкость заболоченных лесов в этих ландшафтах, их флористическое и синтаксономическое разнообразие довольно велико. В составе сообществ встречаются редкие виды высших растений, многие из которых внесены в федеральную и региональные Красные книги. Необходимо выделение эталонных участков этих лесов и организация их охраны как рефугиумов редких видов и экосистем с водорегулирующей и противоэрозионной значимостью.

Литература

1. Сергеев Е.М., Герасимова А.С., Трофимов В.Т. Объяснительная записка к инженерно-геологической карте Западно-Сибирской плиты. Масштаб 1:1500 000. М. : Изд-во МГУ, 1972. 95 с.

2. Романова Е.А. Зональные особенности болот // Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / под ред. К.Е. Иванова, С.М. Новикова. Л. : Гидрометеоиздат, 1976. С. 25–33.
3. Романова Е.А. Подтаежные лесные и осоково-гипновые мезотрофно-евтрофные болота // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. С. 153–159.
4. Лисс О.Л., Березина Н.А. Болота Западно-Сибирской равнины. М. : Изд-во МГУ, 1981. 204 с.
5. Бронзова Г.А. Барабинские рямы // Почвоведение. 1936. № 2. С. 258–268.
6. Валуцкий В.И. Болотная растительность южной части Сибири и ее отражение на среднемасштабной карте // Turczaninowia. 2008. Т. 11, № 4. С. 106–128.
7. Валуцкий В.И. Растительность лесостепных рямов в восточной Барабе // Turczaninowia. 2011. Т. 14, № 1. С. 109–119.
8. Панадиади А.Д. Барабинская низменность. М. : Госгеографиздат, 1953. 232 с.
9. Тюремнов С. Н. Растительный покров // Торфяные месторождения Западной Сибири. М. : Недра, 1957. С. 30–44.
10. Номоконов Л.И. Очерк растительности Антибесского совхоза Мариинского района // Бюллютень сибирского ботанического сада. 1950. № 2. С. 59–81.
11. Платонов Г.М. Болота северной части междуречья Оби и Томи // Заболоченные леса и болота Сибири / под ред. Н.И. Пьявченко. М. : Академия наук СССР, 1963. С. 65–95.
12. Masing V., Botch M., Läänelaid A. Mires of the former Soviet Union // Wetlands Ecol Manage. 2010. Vol. 18. PP. 397–433. doi: 10.1007/s11273-008-9130-6
13. Лапшина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, 2010. 186 с.
14. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / под ред. В.Б. Куваева. Тула : Гриф и К°, 2001. 584 с.
15. Королюк А.Ю. Синтаксономия растительности юга Западной Сибири. 2. Луговая, степная и лесная растительность. М., 1993. 49 с. Деп. в ВИНИТИ 09.06.93. № 1578-В93.
16. Лащинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Ленточные болота междуречья рек Кия и Яя (Западная Сибирь) // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 1 (5). С. 42–48.
17. Лащинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения // Растительность России. 2016. № 28. С. 89–107. doi: 10.31111/vegrus/2016.28.89
18. Лащинский Н.Н., Макунина Н.И., Гуляева А.Ф. Структура растительного покрова древних террас реки Томь в центральной части Кузнецкой котловины // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 1 (7). С. 55–65.
19. Лащинский Н.Н., Тищенко М.П., Писаренко О.Ю., Лащинская Н.В. Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья Оби // Растительность России. 2014. № 24. С. 63–85. doi: 10.31111/vegrus/2014.24.63
20. Лащинский Н.Н., Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Лащинская Н.В. Синтаксономия и пространственная структура растительности Бурлинского ленточного бора // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 1 (29). С. 57–81. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81
21. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
22. Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. Whittaker R.H., editor. Hague, 1978. PP. 287–399. doi: 10.1007/978-94-009-9183-5_9
23. Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest of the southern Wisconsin // Ecological Monographies. 1957. № 27. PP. 325–349.
24. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4 (1). PP. 1–9.

25. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
26. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A.A, Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya, Dyachenko A.P., Fedosov V.E. Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya, Pisarenko O.Yu, Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya, Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006, Vol. 15. PP. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
27. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 235 с.
28. Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1602.
29. Pisarenko O.Yu. Mosses of Salair-Kuznetsk region (Altai-Sayan mountain country) and adjacent plains of West Siberia // Arctoa. 2014. Vol. 23. PP. 33−58. doi: 10.15298/arctoa.23.06
30. Лащинский Н.Н. Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск : Гео, 2009. 264 с.
31. Таран Г.С. Растительность Елизаровского государственного заказника // Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь). Новосибирск : Наука, 2004. С. 74–125.
32. Бикбаев И.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А., Баишева Э.З., Минаева Т.Ю., Сирин А.А. Сообщества класса *Alnetea glutinosae* в Южно-Уральском регионе // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2. С. 110–120.
33. Douda J. Mokřadní olšiny a vrbiny (Alnetea glutinosae) // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. Praha : Academia, 2013. PP. 166–192.
34. Королюк А.Ю., Киприянова Л.М. Продромус естественной растительности юго-востока Западной Сибири (Алтайский край и Новосибирская область) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана : сборник научных статей гербария им. В.В. Сапожникова. Барнаул : Издательство АГУ, 1998. Вып. 4. С. 63–89.

Поступила в редакцию 06.02.2020 г.; повторно 02.04.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Писаренко Ольга Юрьевна – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-4108-4821
E-mail: o_pisarenko@mail.ru
Лащинский Николай Николаевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-4196-7619
E-mail: nnl630090@gmail.com

Для цитирования: Писаренко О.Ю., Лащинский Н.Н. Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 52–78. doi: 10.17223/19988591/50/3

For citation: Pisarenko OYu, Lashchinsky NN. Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;50:52-78. doi: 10.17223/19988591/50/3 In Russian, English Summary

Olga Yu. Pisarenko, Nikolay N. Lashchinsky

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe

Swamp forests of the West Siberian subtaiga and forest-steppe zone, despite their wide distribution, are the least explored type of mire communities. At the same time, their European ecological analogies – alder swamps with *Alnus glutinosa* – are mentioned as one of the main mire types of the former Soviet Union. The aim of this research was to fill the gap in our knowledge about West Siberian swamp forests and describe their diversity, syntaxonomical status and position.

The given research is based on 243 original geobotanical relevés of birch (*Betula pubescens*) swamp forests collected in different parts of West Siberia within 51°47'-57°47' N and 67°35'-88°32'E in 2007-2015 in the frame of a geobotanical survey made by the laboratory of ecology and geobotany (Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk). All relevés were stored and developed with IBIS 7.2 and also with PAST 2.14 packages.

Syntaxonomical analysis by the Braum-Blanquet approach revealed that all relevé pool consists of two distinct nearly equal groups. The first group (121 relevés) is heterogenous and could be easily classified within the already described syntaxa. The second group (122 relevés) showed a high level of homogeneity and could be united in one syntaxon. Floristic analysis of this syntaxon showed its high similarity with ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009 association which was known only from the Salair range foothills. So, according to our results ***Thelipteridio-Betuletum*** (*See Table 1*) is characterized by a wide range and is the most widespread association of swamp forests in the West Siberian forest-steppe and subtaiga. The complete flora of this association, according to all 122 relevés, is rather rich and consists of 193 higher vascular plant species from 48 families and 119 genera and 65 moss species from 24 families and 41 genera. Due to microhabitat diversity, in the community floristic composition there are species of different ecology, from hydrophytes to mesophytes. 18 species of higher vascular plants are listed in the Red Books of the Federal (*Cypripedium calceolus, C. macranthon, Liparis loeselii*) and regional levels (*Anemonidium dichotomum, Betula nana, Corallorrhiza trifida, Cypripedium guttatum, Dactylorhiza fuchsii, Dryopteris cristata, Epipactis palustris, Herminium monorchis, Malaxis monophyllos, Poa remota, Pyrola chlorantha, P. media, Ranunculus lingua, Salix lapponum, Sonchus palustris*). In the area of high agricultural activity, swamp habitats are one of the very few places suitable for the natural flora surviving because they are left intact.

In order to find syntaxonomical position of the West Siberian birch swamp forests, we compared Siberian syntaxa with those from Western Europe and the Urals; syntaxa described from the West Siberian southern taiga zone were also taken into account (*See Table 2*). The table shows a big difference between Siberian and European syntaxa: a significant number of European species is absent or rare in Siberia. The result of the cluster analysis (*See Fig. 1*) reflects a high level of heterogeneity between Siberian syntaxa in comparison with European ones. Syntaxa from the West Siberian southern taiga zone belong to the recently described regional order ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae.*** The same refers to syntaxa of spruce (*Picea obovata*) swamp forests from the subtaiga. However, all syntaxa of birch swamp forests from the subtaiga and forest-steppe belong to the order ***Alnetalia glutinosae*** despite the absence of *Alnus glutinosa*.

Prodromus of West Siberian swamp forests from the subtaiga and forest-steppe zones was completed according to all existing data; it includes three orders, three alliances, nine associations and three subassociations:

Class ***Alnetea glutinosae*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946
Order ***Salicetalia auritae*** Doing 1962
Alliance ***Salicion cinereae*** T. Müller et Görs ex Passarge 1961
Ass. ***Carici juncellae-Salicetum rosmarinifoliae*** Korolyuk et Taran 1993 in Taran 1993
Subass. ***spiraetosum salicifoliae*** Taran 1993
Order ***Alnetalia glutinosae*** Tx. 1937
Alliance ***Alnion glutinosae*** Malcuit 1929
Ass. ***Carici atherodis-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Ass. ***Carici elongatae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Ass. ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993
Subass. ***Carici omskianae-Betuletum pubescentis pinetosum sylvestris*** Lashchinsky 2018
Ass. ***Carici ripario-Betuletum pubescentis*** Korolyuk 1993
Ass. ***Saussureo parviflorae-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Ass. ***Thelipteridio-Betuletum albae*** Lashchinsky 2009
Order ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae*** Lapshina 2010
Alliance ***Carici cespitosae-Piceion obovatae*** Lapshina 2010
Suballiance ***Carici cespitosae-Pinenion sibiricae*** Lapshina 2010
Ass. ***Cacalio hastatae-Piceetum obovatae*** Lashchinsky et Pisarenko 2016
Ass. ***Mnio stellari-Pinetum sibiricae*** Lapshina 2010
Subass. ***Mnio stellari-Pinetum sibiricae caricetosum albae*** Lashchinsky et Pisarenko 2016
Ass. ***Cicuto virosae-Betuletum pubescentis*** Lapshina 2010

Our materials allow to describe distribution of all ***Alnetea glutinosae*** class associations in the West Siberian forest-steppe and subtaiga zones (*See Fig. 2*) and to determine the southern limits of ***Alnetea glutinosae*** class and order ***Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae***. In order to protect these forests as refuges of rare species and ecosystems of a great landscape importance, a detailed conservation plan should be developed.

The paper contains 2 Figures, 2 Tables and 34 References.

Key words: *Alnetea glutinosae*; vegetation; syntaxonomy; sogra; swamp forests; coenoflora; mosses; refugium; biodiversity.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 18-04-00822).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Sergeev EM, Gerasimova AC, Trofimov VT. Ob″yasnitel′naya zapiska k inzhenerno-geologicheskoy karte Zapadno-Sibirskoy plity. Masshtab 1:1500 000. [Explanatory note to the geotechnical map of the West Siberian Plain. Scale 1:1500 000]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1972. 95 p. In Russian
2. Romanova EA. Zonal'nye osobennosti bolot [Mires zonal features] In: *Bolota Zapadnoy Sibiri, ikh stroenie i gidrologicheskiy rezhim* [Swamps of West Siberia, their structure and hydrological regime]. Ivanov KE and Novikov SM, editors. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1976. pp. 25-33. In Russian
3. Romanova EA. Podtayezhnye lesnye i osokovo-gipnovye mezotrofno-yevtrofnye bolota [Forest and sedge-mossy mesotrophic-eutrophic swamps of the subtaiga]. In: *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. pp. 153-159. In Russian
4. Liss OL, Berezina NA. Bolota Zapadno-Sibirskoy ravniny [Mires of the West-Siberian plain]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1981. 204 p. In Russian

5. Bronzova GA. Barabinskie ryamy [Baraba riams]. *Pochvovedenie*. 1936;2:258-268. In Russian
6. Valutskiy VI. Mire vegetation of the south part of Siberia and its demonstration on the middle-scale map. *Turczaninowia*. 2008;11(4):106-128. In Russian
7. Valutskiy VI. Vegetation of forest-steppe riams in the eastern part of Baraba. *Turczaninowia*. 2011;14(1):109-119. In Russian
8. Panadiadi AD. Barabinskaya nizmennost' [Baraba lowland]. Moscow: Gosgeografizdat Publ.; 1953. 232 p. In Russian
9. Tyuremnov SN. Rastitel'nyy pokrov [Vegetation cover]. In: *Torfyanye mestorozhdeniya Zapadnoy Sibiri* [Peat deposits of West Siberia]. Olenin AS, editor. Moscow: Nedra Publ.; 1957. pp. 30-44. In Russian
10. Nomokonov LI. Ocherk rastitel'nosti Antibesskogo sovkhoza Mariinskogo rayona [The essay of the vegetation of the Antibessky state farm in Mariinsky district]. *Byullyuten' Sibirskogo Botanicheskogo Sada*. 1950;2:59-81. In Russian
11. Platonov GM. Bolota severnoy chasti mezhdurech'ya Obi i Tomi [Mires of the northern part of the Ob-Tom interfluve]. In: *Zabolochennye lesa i bolota Sibiri* [Boggy forests and swamps of Siberia]. P'yavchenko NI, editor. Moscow: Akademiya nauk SSSR Publ.; 1963. pp. 65-95. In Russian
12. Masing V, Botch M, Läänelaid A. Mires of the former Soviet Union. *Wetlands Ecol Manage*. 2010;18:397-433. doi: 10.1007/s11273-008-9130-6
13. Lapshina ED. Rastitel'nost' bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Mire vegetation of West Siberian southeast]. Novosibirsk: Novosibirsk State Univ. Publ.; 2010. 186 p. In Russian
14. *Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie* [Mire systems of Western Siberia and their conservation value]. Kuvaev VB, editor. Tula: Grif i K° Publ.; 2001. 584 p. In Russian
15. Korolyuk AYu. Sintaksonomiya rastitel'nosti yuga Zapadnoy Sibiri. 2. Lugovaya, stepnaya i lesnaya rastitel'nost' [Syntaxonomy of vegetation in the South of West Siberia. 2. Meadow, steppe and forest vegetation]. Moscow. 1993. 49 s. Dep. v VINITI 09.06.93. № 1578-V93. In Russian
16. Lashchinsky NN, Pisarenko OYu. Ribbon mires in Kija-Yaya interfluve (Western Siberia). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia.* 2010;1(5):42-48. In Russian
17. Lashchinsky NN, Pisarenko OYu. Dark coniferous forests of West Siberian Plain on their Southern limit. *Vegetation of Russia. St Peterburg.* 2016;28:89-107. doi: 10.31111/vegrus/2016.28.89 In Russian
18. Lashchinsky NN, Makunina NI, Gulyaeva AF. Spatial structure of vegetation cover on ancient Tom' River terraces in central part of Kuznetskaya depression. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia.* 2011;1(7):55-65. In Russian
19. Lashchinskiy NN, Tishchenko MP, Pisarenko OYu, Lashchinskaya NV. Vegetation cover of subtaiga landscapes in peneplain on a right bank of Ob river. *Vegetation of Russia. St Peterburg.* 2014;24:63-85. doi: 10.31111/vegrus/2014.24.63 In Russian
20. Lashchinsky NN, Korolyuk AYu, Tischenko MP, Lashchinskaya NV. Syntaxonomy and spatial structure of the Burla ribbon pine forest. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia.* 2018;1(29):57-81. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81 In Russian
21. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
22. Westhoff V, Maarel E. The Braun-Blanquet approach. Classification of plant communities. Whittaker RH, editor. Hague. 1978:287-399. doi: 10.1007/978-94-009-9183-5_9
23. Bray JR, Curtis JT. An ordination of the upland forest of the southern Wisconsin. *Ecological Monographies*. 1957;27:325-349.

24. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron*. 2001;4(1):1-9.
25. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Peterburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
26. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA, Abolina AA, Akatova TV, Baisheva EZ, Bardunov LV, Baryakina EA, Belkina OA, Bezgodov AG, Boychuk MA, Cherdantseva VYa, Czernyadjeva IV, Doroshina GY, Dyachenko AP, Fedosov VE, Goldberg IL, Ivanova EI, Jukoniene I, Kannukene L, Kazanovsky SG, Kharzinov ZK, Kurbatova LE, Maksimov AI, Mamatkulov UK, Manakyan VA, Maslovsky OM, Napreenko MG, Otnyukova TN, Partyka LY, Pisarenko OYu, Popova NN, Rykovsky GF, Tubanova DY, Zheleznova GV, Zolotov VI. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
27. Yurtsev BA. Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of the Suntar-Hayat: Problems of the history of high-mountain landscapes in the North-East of Siberia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 235 p. In Russian
28. Malyshev LI. Floristicheskoe rayonirovanie na osnove kolichestvennykh priznakov [Floristic zoning based on quantitative characteristics]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1973;58(11):1581-1602. In Russian
29. Pisarenko OY. Mosses of Salair-Kuznetsk region (Altai-Sayan mountain country) and adjacent plains of West Siberia. *Arctoa*. 2014;23:33-58. doi: 10.15298/arctoa.23.06
30. Lashchinsky NN. Rastitel'nost' Salairskogo kryazha [Vegetation of Salair ridge]. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO" Publ.; 2009. 264 p. In Russian
31. Taran GS. Rastitel'nost' Elizarovskogo gosudarstvennogo zakaznika [Vegetation of the Elizarovsky State Reserve]. In: *Flora i rastitel'nost' Elizarovskogo gosudarstvennogo zakaznika (nizhnyaya Ob')* [Flora and vegetation of the Elizarovsky State Reserve (the Lower Ob)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. pp. 74-125. In Russian
32. Bikbaev IG, Martynenko VB, Shirokikh PS, Muldashev AA, Baisheva E., Minayeva TY, Sirin AA. Communities of the class *Alnetea glutinosae* in the southern Ural region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(2):110-120. In Russian
33. Douda J. Mokřadní olšiny a vrbiny (*Alnetea glutinosae*). In: *Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and Shrub Vegetation*. Chytry M, editor. Praha: Academia Publ.; 2013. pp. 166-192. In Czech
34. Korolyuk AYu, Kipriyanova LM. Prodromus estestvennoy rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri (Altayskiy kray i Novosibirskaya oblast') [Prodromus of natural vegetation of the South-East of West Siberia (Altai Krai and Novosibirsk Region)]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana. Sbornik nauchnyh statey gerbariya im. V.V.Sapozhnikova* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan. Proceedings]. Vol. 4. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: AGU Publ.; 1998. pp. 63-89. In Russian

Received 06 February 2020; Revised 02 April 2020;
Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Pisarenko Olga Yu, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk, 630090, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-4108-4821
E-mail: o_pisarenko@mail.ru
Lashchinsky Nikolay N, Dr. Sci. (Biol.), Main Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk, 630090, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-4196-7619
E-mail: nnl630090@gmail.com

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 79–100

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.11 + 591.5 (571.1)
doi: 10.17223/19988591/50/4

Л.А. Эпова[1], В.Н. Куранова[2], В.В. Ярцев[2, 3]

[1] ФГБУ «Заповедное Прибайкалье», г. Иркутск, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[3] Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

Особенности размножения живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) различных высотных поясов Кузнецкого Алатау

Для выявления специфики горных популяций широкоареального вида пресмыкающихся – Zootoca vivipara – проанализированы различные аспекты ключевого процесса, обеспечивающего их существование в экстремальных условиях, – размножения. В весенне-осенние периоды 2012–2016 гг. исследованы популяции вида подгольцового и горнолесного поясов западного макросклона центральной части хребта Кузнецкого Алатау (54–55° N, 87–88° E, юго-восток Западной Сибири). Выявлено, что длительность активного периода составляет 85–152 суток и зависит от высоты местности и погодных условий года наблюдений. Фенологические фазы репродуктивного периода, половые циклы самцов и самок отличаются временными характеристиками, корректируемыми условиями среды конкретного высотного пояса: сокращение сезона активности Z. vivipara при продвижении в горы сопровождается более поздним возрастом наступления половой зрелости самцов и самок. Для сезонной динамики относительного объема семенников характерны высокие значения параметра в периоды выхода из зимовки, размножения и к концу сезона активности. Размеры семенников коррелируют с длиной тела самцов ($p<0,01$). У самок вителлогенез отмечен после выхода с зимовки, овуляция и оплодотворение – в мае – начале июня, беременность, роды – в третьей декаде июля – августе. Выявлены более широкая вариабельность плодовитости размножающихся самок разного возраста и высокая средняя плодовитость самок в низкогорье и среднегорье по сравнению с высокогорьем. Среднемноголетняя популяционная плодовитость самок всех высотных поясов – 7,3 (7,1–7,6), что на 1,2 выше, по сравнению с равнинными популяциями вида юго-востока Западной Сибири и в целом по ареалу ($p<0,001$). Размах внутрипопуляционной изменчивости плодовитости в горах (3–11) ниже, чем на равнине (2–12). Выявлена связь длины и массы самок с размером выводка ($p<0,01$).

Ключевые слова: *Zootoca vivipara; репродуктивная биология; горные популяции; Западная Сибирь.*

Введение

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) имеет обширный евроазиатский ареал, населяя лесную и лесостепную зоны. В горы проникает до высоты 2 900 м над уровнем моря [1], что обеспечивается широкой экологической пластичностью вида [2].

Горные территории характеризуются резко выраженной вертикальной поясностью и различными климатическими условиями, что оказывает существенное влияние на пойкилотермных позвоночных животных, включая ящериц. Изменчивость одного и того же вида в пределах разных вариантов поясности носит разнонаправленный характер, что указывает на необходимость проведения исследований с учетом высотной и секторальной неоднородности горных ландшафтов [3, 4].

Сведения о специфике репродуктивной биологии горных популяций живородящей ящерицы малочисленны, хотя они представляют значительный интерес для выявления тенденций внутривидовой изменчивости данного вида, ставшего модельным объектом для изучения ряда вопросов эволюционной биологии пресмыкающихся [4–6]. В настоящее время имеются сведения об особенностях репродуктивной биологии горных популяций вида в Западных Карпатах [3], Маркакольской котловине и Южном [2] и Северо-Восточном Алтае [7].

Одной из горных территорий, которые заселяет живородящая ящерица на юго-востоке Западной Сибири, является Кузнецкий Алатау [8]. Этот меридионально расположенный хребет, входящий в состав Алтае-Саянской горной страны, обладает уникальными природно-климатическими условиями. При небольших высотах в нём встречается весь спектр поясов от лесов до горных тундр, а ледники и летующие снежники существуют на необычно низких высотах – 1200–1500 м н.у.м., что не характерно ни для одного из внутриконтинентальных районов Северного полушария аналогичных широт [8]. В настоящее время для Кузнецкого Алатау описаны характер вертикального распределения пресмыкающихся [8] и демографические особенности популяций *Z. vivipara* [9]. Цель данной работы – выявление особенностей репродуктивной биологии популяций *Z. vivipara* различных высотных поясов западного макросклона Кузнецкого Алатау.

Материалы и методики исследований

Сбор материала по экологии живородящей ящерицы осуществлен в весенне-летний период 2012–2016 гг. на трех ключевых участках различных высотных поясов западного макросклона центральной части хребта Кузнецкого Алатау (54–55° N, 87–88° E): подгольцовом (высокогорье) и горно-лесном с двумя подпоясами – темнохвойной (среднегорье) и черневой (низкогорье) тайги.

Для изучения сезонной активности *Z. vivipara* отмечали первые встречи после зимовки весной, время наступления периодических линек, начало

брачного периода, сроки появления сеголеток, даты ухода на зимовку. При проведении исследований с помощью ртутного термометра фиксировали температуры (°С) воздуха, поверхности почвы, отмечали погодные условия. Отловленных животных взвешивали на электронных весах с точностью до 0,1 г. После наркотизирования новокаином измеряли длину тела (L – *Longitudo corporis*) и хвоста (L. cd. – *Longitudo caudalis*) с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Программа исследований рассмотрена и утверждена на заседании научно-технического совета заповедника (протокол № 2 от 06.04.2012 г.). Все используемые процедуры соответствуют международным и национальным требованиям по гуманному обращению с животными.

Генеративный статус животных оценивали по окраске и размерам яичников, яйцеводов и семенников особей [10]. Половозрелыми считались самки с желтыми и желтеющими фолликулами в яичниках, либо яйцами в яйцеводах, либо с желтыми телами в яичниках (родившие). Начало беременности определяли по состоянию половой системы самок, у которых прошла овуляция. Для оценки фаз репродуктивного цикла и потенциальной плодовитости у беременных самок, отловленных в мае–июне при вскрытии оценивали окраску и размеры ооцитов, количество желтых тел и эмбрионов разных стадий развития [11]. Определение реальной плодовитости (F) проводили в конце репродуктивного периода (июль–август, среднегорье и высокогорье) при содержании беременных самок в отдельных пластиковых контейнерах до родов. В ходе наблюдений за родами хронометрировали время вылупления детенышей из пленки, количество живых и мертвых экземпляров. У всех новорожденных определяли массу тела с точностью до 0,1 г, длину тела и хвоста – с точностью до 0,01 мм.

Половозрелость самцов определена по размерам тела и семенников. Состояние половой системы самцов в течение сезона активности оценивали, измеряя максимальные длину (L_{tes}) и диаметр (D_{tes}) семенников с точностью до 0,1 мм. В качестве интегрального показателя размера семенника использовали его объём (V_{tes}) [12], который рассчитывали по формуле объёма эллипсоида

$$V_{tes} = \frac{1}{6} \times \pi \times L_{tes} \times D_{tes}^2 .$$

Состояние репродуктивных органов изучено у 114 самок и 61 самца (табл. 1).

На основе сопоставления состояния половой системы и данных об абсолютном возрасте, полученных нами ранее методом скелетохронологии [9], проведена оценка возраста наступления половой зрелости самцов и самок, проанализирована зависимость плодовитости самок от их возраста.

Для характеристики погодных условий периода наблюдений использованы данные (результаты 12 измерений в сутки температуры, влажности, силы ветра, осадков) открытой электронной базы «Метеоцентр» [13] по метео-

станциям Центральный Рудник (код 29654, 55°2' N, 87°6' E, 495 м над ур. м.) и Ненастная (код 29752, 54°45' N, 88°49 E, 1 183 м над ур. м.).

Таблица 1 [Table 1]

Координаты, абсолютная высота местообитаний, количество исследованных особей живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* Кузнецкого Алатау за период 2012–2016 гг.

[Geographic coordinates, habitat altitude and the number of the studied viviparous lizards, *Zootoca vivipara* (Kuznetsk Alatau, 2012-2016)]

Популяция (координаты и высота местности местообитания) [Population (coordinates and habitat altitude)]	♀		♂	
	Количество экземпляров [Number of individuals]	Из них половозрелые [Adult], n / %	Количество экземпляров [Number of individuals]	Из них половозрелые [Adult], n / %
Высокогорная (54°19' с. ш., 88°24'в. д., 1009–1600 м н.у.м.), III декада мая – август, 2012–2013 [Highlands (54°19' N, 88°24' E, 1009-1600 m a.s.l.), III decade of May – August, 2012-2013]	58	45 / 77,6	24	17 / 70,8
Среднегорная (54°13' с. ш., 88°57' в. д., 500–800 м н.у.м.), II декада мая – август, 2015–2016 [Midlands (54°13' N, 88°57' E, 500-800 m a.s.l.), II decade of May – August, 2015-2016]	16	10 / 62,5	4	4 / 100
Низкогорная (54° 27'с. ш., 87° 56' в. д., 290–350 м н.у.м.), III декада апреля – II декада сентября, 2012–2016 [Lowlands (54°27' N, 87°56' E, 290-350 m a.s.l.), III decade of April – II decade of September, 2012-2016]	58	25 / 43,1	33	29 / 87,9
Всего [Total]	114	80 / 70,2	61	50 / 82,0

Статистическая обработка данных проведена в программе StatSoft STATISTICA 8.0. Рассчитаны следующие описательные статистики: размер выборки (n), средняя арифметическая величина (M), границы минимальных и максимальных значений (Min-Max), стандартная ошибка средней арифметической величины (m_M), коэффициент вариации (Cv, %) и его стандартная ошибка (m_{cv}). Для выявления межгодовых отличий встречаемости самок с неоплодотворенными яйцами (ооцитами), а также родивших мертвых детенышей использован критерий Фишера (F). Для попарного сравнения выборочных совокупностей использованы критерии: Стьюдента (t_{st}) – для признаков, имеющих нормальное распределение, и Манна–Уитни (*U-test*) – в случае отличного от нормального распределения. Уровень связей между репродуктивными параметрами оценен через коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Во всех случаях статистическую значимость различий результатов считали при достижении порога вероятности 5% ($p \leq 0{,}05$).

Результаты исследования

Фенология репродуктивного периода. В Кузнецком Алатау, в зависимости от хода весны, выход с зимовок *Z. vivipara* происходит при повышении дневных температур воздуха выше 8 °С, субстрата – 7 °С. В низкогорье этот период начинается со II–III декады апреля, в холодные весны затягивается до первой декады мая. В среднегорье первые встречи отмечены в первой декаде мая, а самое раннее пробуждение за период исследований – 30 апреля. В высокогорье активный период, по сравнению с низкогорьем и среднегорьем, начинается позже на две-четыре недели (вторая половина мая – начало июня). Предпочитаемые температуры сходны с таковыми в низкогорье.

Весной в зависимости от погодных условий ящерицы активны ближе к полудню и во второй половине дня: наибольшая встречаемость отмечена в ясные безветренные дни при температуре воздуха 16–20 °С, субстрата – 19–22 °С, наименьшая – в пасмурную погоду после продолжительных осадков, при температурах воздуха 8–15 °С, субстрата – 9–15 °С. Они линяют и через 5–7 дней после пробуждения приступают к размножению. В низкогорье Кузнецкого Алатау спаривание происходит вскоре после выхода с зимовок, в I–II декаде мая. Сроки спаривания варьируют в разные годы и у отдельных животных, поэтому появление сеголеток в популяциях происходит со значительным интервалом (от одной недели до месяца).

В июле особи *Z. vivipara* наиболее активны днем с 12 до 16 ч при широком диапазоне температур воздуха (12–38 °С) и субстрата (18–42 °С). В целом в жаркую погоду ящерицы прячутся в убежища, однако единичные молодые особи зарегистрированы в 13–14 ч при температуре воздуха 35–38 °С на россыпях камней с нагретой поверхностью до 38–42 °С.

Появление молодых в низкогорье происходит в I–II декадах июля, среднегорье – I–III декадах июля, а в высокогорье – III декаде июля – II декаде августа. В среднегорной популяции *Z. vivipara* рождение детенышей происходит раньше, чем в высокогорной. Так, в 2016 г. в среднегорье появление сеголеток зарегистрировано 1 июля, а в высокогорье – 11–15 августа. Межгодовые отличия в сроках начала родов достигают трех недель, а межпопуляционные – до полутора месяцев и определяются погодными условиями конкретного года. По распределению температуры и осадков существенно выделился 2013 г.: в высокогорье зарегистрировано самое высокое годовое количество осадков – 2 060 мм, сумма положительных температур за период, когда среднесуточная температура воздуха выше +10 °С, составила 1 161 °С, средняя годовая температура –2 °С, ГТК = 2,1. При этом в начале сентября выпал снег (по данным метеостанции «Ненастная» [13]). Во II декаде августа 2013 г. в высокогорье у самок в яйцеводах отмечены эмбрионы разных стадий развития (от 30-й до 39-й стадии). Последние особи зарегистрированы 29 августа, и, возможно, часть беременных самок ушла на зимовку с эмбрионами. Таким образом, за период 2012–2016 гг. колебания

длительности активного периода *Z. vivipara* составили от 85 до 152 суток (низкогорье – 115–145, среднегорье – 128–152, высокогорье – 85–123 суток) и зависят от погодных условий периода наблюдений. Уход в зимовку *Z. vivipara* в различных высотных поясах западного макросклона Кузнецком Алатау происходит с III декады августа по III декаду сентября.

Возраст наступления половой зрелости. В низкогорной популяции *Z. vivipara* самки размножаются в возрасте 2–6 лет, но репродуктивное ядро составляют трехлетние особи (64%) (рис. 1, *A*). Зарегистрированный возраст размножающихся самцов – 2–4 года, доминируют особи двух (42,4%) и трех (51,5%) лет (рис. 1, *B*). В среднегорье возраст размножающихся самок – 3–5 лет, самцов – 2–3 года, большую долю в выборке составляют трехлетние самки (50%) и двухлетние самцы (75%). В высокогорной популяции в размножении участвуют самки в возрасте 3–8 лет, при этом значительную часть составляют особи четырех (26,7%) и пяти (40%) лет. В популяции *Z. vivipara* высокогорья, по сравнению с низкогорьем, отмечен больший размах возраста размножающихся самцов – от двух до восьми лет, при этом максимальную долю составляют особи, пережившие две зимовки (54,2%) (рис. 1, *A*, *B*).

В низкогорной и высокогорной популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау средний возраст размножающихся самок выше, по сравнению с самцами (U=1531; Z=5,5; $p<0,001$). В среднегорной популяции не выявлены отличия по возрасту наступления половой зрелости самцов и самок (U=4,5; Z=1,8; $p>0,05$). Размножающиеся самки высокогорной популяции старше, чем низкогорной (U=949; Z=4,3; $p<0,001$), а в среднем возрасте размножающихся самцов не обнаружено межпопуляционных различий (U=363; Z=0,53; $p>0,05$).

Репродуктивный цикл самцов. В период исследований наблюдали следующую картину сезонной динамики размеров семенников самцов трех популяций (рис. 2). Высокие значения относительного объема семенника отмечены у самцов в период выхода из зимовки и размножения – I–III декады мая. После окончания брачного периода и спаривания эти показатели снижаются, такая тенденция продолжается до конца июня, когда зарегистрированы наименьшие относительные объемы семенников. В июле семенники вновь увеличиваются в объемах, а к концу сезона активности наблюдаются наибольшие значения относительного объема семенников. Во всех исследованных популяциях выявлена высокая положительная корреляция между длиной тела самцов и размерами семенников (r_s=0,63; $p<0,01$; n=50). Минимальная длина тела размножающихся самцов составила 46–47 мм.

Репродуктивный цикл самок. За время наблюдений отмечены все три этапа репродуктивного цикла самок: 1 – с момента пробуждения до овуляции (вителлогенез, спаривание); 2 – от оплодотворения до рождения детенышей; 3 – от родов до ухода на зимовку.

В низкогорье сразу после пробуждения (III декада апреля – I декада мая) у половозрелых самок фолликулы желтые, некрупные, диаметром 2–3 мм.

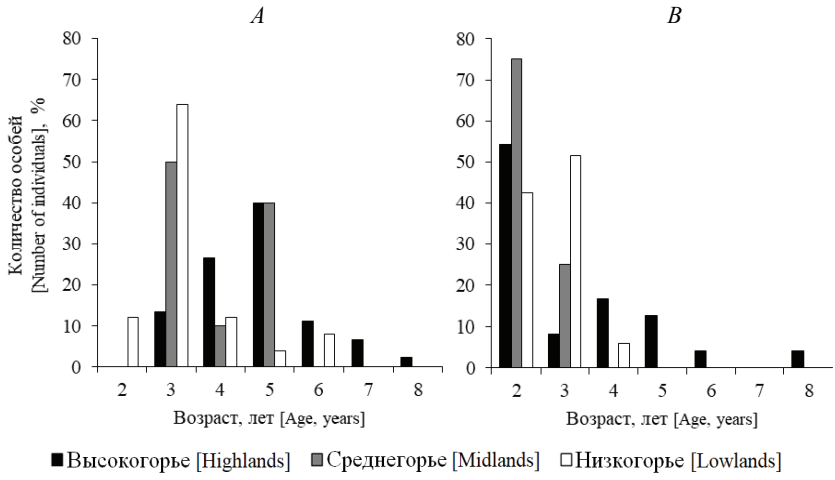

Рис. 1. Возрастной состав размножающихся самок (*A*) и самцов (*B*) (n=80 и 50 соответственно) живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* трех высотных поясов Кузнецкого Алатау
[**Fig. 1.** Age distribution of mature females (*A*) and males (*B*) (n=80 and 50 respectively) of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* in three high-altitude zones of the Kuznetsk Alatau]

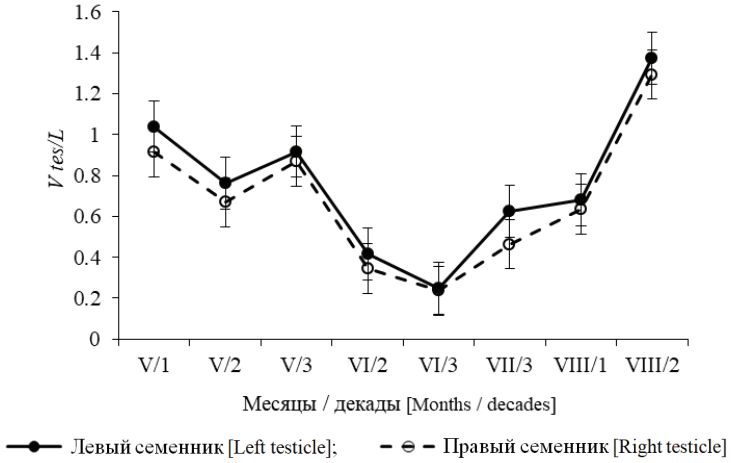

Рис. 2. Сезонная динамика относительного объема семенников $M_{V.\,tes/L} \pm m_M$ половозрелых самцов живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* в течение периода активности (n=50)
[**Fig. 2.** The dynamics of the relative volume of the testes $M_{V.\,tes/L} \pm m_M$ of mature *Zootoca vivipara* males during the period of their activity (*n*=50)]

Непосредственно перед овуляцией, во II–III декадах мая, самки имеют фолликулы двух типов: мелкие белые и крупные (4–5 мм) ярко-желтые фолликулы. После овуляции и оплодотворения (III декада мая – II декада июня) фолликулы еще больше увеличиваются в размерах (5–6 × 8–10 мм) и выхо-

дят в яйцеводы. Далее происходит развитие эмбрионов, которое продолжается до конца июля – начала августа.

Роды, плодовитость. Длина тела рожавших самок варьирует в пределах 54,1–79,3 (69,6±0,63) мм. При анализе объединенной выборки отмечена зависимость плодовитости от длины (r_s=0,4) и массы (r_s=0,42) тела самок (p<0,01; n=80) (рис. 3).

Согласно нашим данным, в Кузнецком Алатау самки живородящей ящерицы рожают в среднем 7,2±0,2 (*lim* 3–10) (высокогорье), 7,1±0,3 (*lim* 4–11) (среднегорье) и 7,6±0,3 (*lim* 4–10) (низкогорье) детенышей. Статистически значимые межпопуляционные отличия плодовитости самок живородящей ящерицы не выявлены (U=483,5; Z=–0,96; p>0,05). Тем не менее следует отметить тенденцию к снижению плодовитости с высотой: наибольшая средняя плодовитость самок *Z. vivipara* характерна для низкогорья Кузнецкого Алатау, в высокогорье эти показатели ниже. Минимальная плодовитость (3) зарегистрирована в высокогорье Кузнецкого Алатау, максимальная (11) – в среднегорье.

Наименьшие размеры выводков отмечены для самок двух-трех лет, наибольшие – для самок пяти-шести лет (см. рис. 3). Плодовитость самок семи (n=3) и восьми лет (n=1) ниже, по сравнению с пяти- (n=23) и шестилетними (n=7). В целом связь плодовитости с возрастом самок не выявлена (r_s=0,16, p>0,05), хотя коэффициент корреляции длины тела и возраста высок (r_s=0,63, p<0,01). Однако в выборке самок двух-шести лет отмечена статистически значимая положительная слабая связь плодовитости с возрастом (r_s=0,24, p<0,05).

В отличие от низко- и среднегорной популяций *Z. vivipara* в высокогорье у части самок (15%, n=8) в яйцеводах отмечены неоплодотворенные яйца. По частоте их встречаемости выявлены межгодовые отличия: в 2012 г. доля самок с неоплодотворенными яйцами выше, чем в 2013 г. ($\varphi_{эмп}$=2,59; p<0,01). Часть детенышей (n=4) в выборках – мертворожденные, при этом их доля в 2013 г. ниже, чем в 2012 ($\varphi_{эмп}$=2,01; p<0,05) (табл. 2).

Новорожденные (97%) появлялись в оболочках и освобождались от них в интервале от 30 до 150 минут (рис. 4). Длина их тела составила в среднем 21,05±0,2 мм (табл. 3). Мертвые детеныши выглядели полностью сформированными, но по сравнению с живыми имели меньшие размеры (p<0,01).

Пол новорожденных не определяли, поэтому мерные признаки и индексы представлены для смешанной выборки. Установлены межпопуляционные различия: длина тела новорожденных среднегорной популяции *Z. vivipara* больше, по сравнению с высокогорной (U=235; Z=4,6; p<0,001) (см. табл. 3). Значимых межпопуляционных различий массы и длины хвоста не обнаружено. Выявлена обратная зависимость размеров детенышей от плодовитости самок *Z. vivipara* (r_s=–0,51, p<0,05).

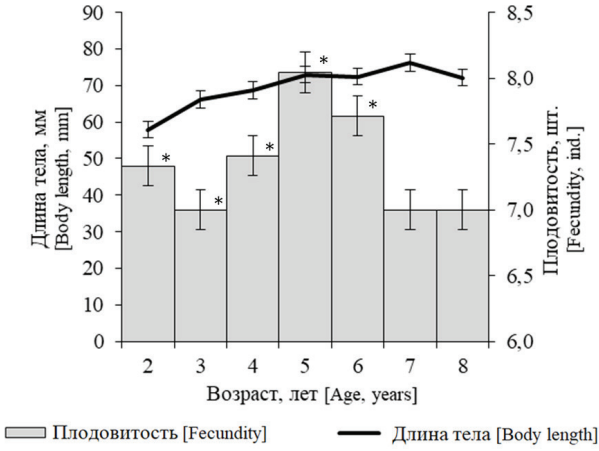

Рис. 3. Длина тела $M_L \pm m_M$ и плодовитость $M_F \pm m_M$ самок живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (n=80) разных возрастных групп. *Примечание.* *Статистическая значимость связи плодовитости с возрастом самок (p<0,05)
[**Fig. 3.** Body length $M_L \pm m_M$ and fecundity $M_F \pm m_M$ of *Zootoca vivipara* females (n=80) by different age groups. *Note.* *Correlation of fecundity with females' age is statistically significant (p<0.05)]

Таблица 2 [Table 2]

Общая плодовитость самок живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* и доля жизнеспособных особей в выводках (Кузнецкий Алатау, высокогорье, 2012–2013 гг.)
[Females' fecundity of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* and the proportion of live individuals in the clutch (Kuznetsk Alatau, high mountains, 2012-2013)]

Показатель [Indicator]	2012 г.	2013 г.
Количество отловленных самок, всего / с неоплодотворенными яйцами, экз. [The number of captured females, total / with unfertilized eggs, n]	7 / 4	39 / 4
Общая плодовитость, экз. [Fecundity, n]	50	285
Жизнеспособное потомство, экз. / % [Viable offspring, n / %]	45 / 90	280 / 98,2
Неоплодотворенные яйца, экз. / % [Unfertilized eggs, n / %]	3 / 6	3 / 1,1
Мертворожденные, экз. / % [Stillborn, n / %]	2 / 4	2 / 0,7

Таблица 3 [Table 3]

Параметры тела новорожденных особей живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* в популяциях Кузнецкого Алатау
[Newborn individuals' body parameters of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* of the Kuznetsk Alatau]

Популяция [Population]	Показатель [Indicator]	$M \pm m_M$	(Min-Max)
Среднегорная [Midlands] (n=27)	*P*, г	0,21±0,01	0,15–0,25
	***L*., мм**	**22,5±0,16**	**20,2–23,9**
	L.cd., мм	24,0±0,34	20,7–27,2
	L./L.cd.	0,94±0,01	0,8–1,06
Высокогорная [Highlands] (n=48)	*P*, г	0,23±0,01	0,2–0,25
	***L*., мм**	**21,05±0,2**	**17,4–23,5**
	L.cd., мм	22,6±0,51	11,07–27,8
	L./L.cd.	0,96±0,03	0,8–1,9

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Популяция [Population]	Показатель [Indicator]	$M \pm m_M$	(Min-Max)
Высокогорная, мертворожденные детеныши [Highlands, stillborn] (n=4)	***L.*, мм**	**17,9**	**16,7–19,1**
	***L.cd.*, мм**	**19,7**	**18,6–20,7**
	L./L.cd.	**0,9**	**0,9–0,9**

Примечание. Полужирным выделены статистически значимые межпопуляционные отличия (p<0,001).

[*Note.* Statistically significant differences between populations (p<0.001) are in bold].

Рис. 4. Роды живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (самка, 6 лет, в выводке 7 детенышей). Кузнецкий Алатау, высокогорье, 15.08.2016 г. Фото Л.А. Эповой
[**Fig. 4.** The birth of offspring of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (female, 6 years old, clutch size – 7). Kuznetsk Alatau, high mountains, 15.08.2016. Photo by Lidia Epova]

Обсуждение результатов исследования

Фенология репродуктивного периода. В горных районах на сравнительно небольшой территории крайне своеобразно проявляется совокупность природных факторов, коренным образом меняющих условия существования животных в разных природных поясах [14]. Одним из ведущих факторов является температура, которая на каждый километр высоты убывает на 5–6°. Контрастность климатических условий и орографические особенности Алтае-Саянского горного региона, в состав которого входит меридионально расположенный хребет Кузнецкий Алатау, определяют довольно сложную картину распределения основных растительных высотно-климатических поясов и характер вертикального распространения и особенности экологии *Z. vivipara*. Сроки зимней спячки живородящей ящерицы варьируют в различных частях ареала и зависят от климатических и погодных условий [1]. Период активности *Z. vivipara* сокращается в направлении с запада на восток, с центральных областей – на север ареала, а также при увеличении вы-

соты над уровнем моря [2, 7, 15–16]. В азиатской части ареала в годовом цикле пресмыкающихся на период активности приходится меньшая часть времени, по сравнению с периодом зимовки. В Кузнецком Алатау активный период *Z. vivipara* отличается меньшей продолжительностью, по сравнению с расположенным южнее Северо-Восточным Алтаем (183–187 суток) и равнинной частью северной лесостепи и южной тайги юго-востока Западной Сибири (147–163 суток) [7, 9].

Возраст наступления половой зрелости. Ранее установлено, что сокращение активного сезона *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау сопровождается повышением продолжительности жизни, а также приводит к увеличению линейных размеров самцов и самок [9]. Выявленные в данной работе сроки наступления половой зрелости для самцов – 2–3 года, самок – 3–4 года также являются следствием короткого периода активности ящериц в Кузнецком Алатау. В условиях мягкого климата сезон активности ящериц более продолжителен, что приводит к уменьшению возраста наступления половой зрелости [6, 17]. Так, в европейской части ареала на высоте 1200 м над ур. м. (Центральный массив, Франция) молодые ящерицы появляются в августе, половой зрелости достигают на следующий сезон и впервые приступают к размножению в двухлетнем возрасте. Двух-трехлетние самки обеспечивают 86% оборота популяции. При этом средняя продолжительность жизни в таких условиях короче и составляет 3–4 года [18]. В северных частях ареала (северо-запад Европы, север Западной Сибири) продолжительность жизни ящериц значительно выше и составляет 8–12 лет [9, 15].

В зависимости от условий каждого конкретного года варьируют сроки размножения и появление сеголеток. Сроки спаривания меняются в разные годы и у отдельных особей *Z. vivipara*, поэтому рождение молодых в разных популяциях Кузнецкого Алатау происходит со значительным интервалом (от одной недели до месяца). Одной из причин межпопуляционных различий по срокам появления сеголеток может быть разный возраст размножающихся самок в среднегорье и высокогорье: молодые приступают к размножению позднее старых [19].

Репродуктивные циклы. Живородящая ящерица, как и многие виды ящериц, населяющие районы с холодной и продолжительной зимой, характеризуется половым циклом смешанного типа: летний сперматоцитогенез, весенний спермиогенез, спаривание и овуляция в конце весны [17, 20–22]. В целом по ареалу спаривание и овуляция *Z. vivipara* происходят в апреле – мае, молодые рождаются в июле – августе [7, 16]. В разных частях ареала продолжительность развития эмбрионов варьирует от 46 до 90 суток [19, 23–25].

В Кузнецком Алатау, как и разных частях обширного ареала живородящей ящерицы, в половом цикле самцов сохраняются общие тенденции. На основе имеющихся сведений о сперматогенном цикле *Z. vivipara* в томской популяции вида [20] можно предположить следующее. Увеличение размеров семенников, происходящее после окончания зимовки, связано с активным

сперматогенезом, направленным на подготовку к размножению. Активное формирование сперматозоидов и их расход в ходе размножения вызывают уменьшение размеров гонад в конце периода размножения. Во второй половине лета происходит повторное увеличение размеров семенников, которое связано с новым циклом сперматогенеза и необходимостью наработки пула сперматогенных клеток к следующему размножению. Сопоставимость временных этапов сезонной динамики состояния семенников самцов популяций вида в Кузнецком Алатау и окрестностях Томска (юго-восток Западной Сибири) [20] указывает на пластичность репродуктивных циклов самцов.

В целом репродуктивные циклы самок *Z. vivipara* в Кузнецком Алатау соотносятся с общими тенденциями, известными для вида: после выхода животных из зимовки яичники увеличиваются в размерах из-за созревания вителлогенных фолликулов, овуляция происходит весной, роды – в середине или конце лета [10, 23, 26]. В горных популяциях репродуктивный цикл самок более сжат по сравнению с равнинными, а появление новорожденных отличается синхронностью и поздними сроками родов [27]. Значительный интерес представляет продолжительность отдельных этапов в связи с особенностями условий периода активности, в том числе и запаздывание сроков начала родов до наступления заморозков. Подобные случаи отмечены и для северных популяций вида, когда в исключительных случаях детеныши перезимовывают внутри самки и рождаются весной следующего года [19].

Роды, плодовитость. Основные репродуктивные характеристики (плодовитость, возраст и размеры размножающихся особей) в значительной мере зависят от комплекса экологических факторов конкретных местообитаний [23]. Каждая локальная популяция характеризуется определенным диапазоном межгодовых колебаний плодовитости, что следует учитывать при анализе закономерностей географической изменчивости репродуктивных показателей [10].

С целью выявления общих закономерностей изменения плодовитости в горных популяциях живородящей ящерицы собственные сведения, представленные в данной работе, сопоставлены с таковыми из литературы [7]. В Алтае-Саянском горном регионе по природно-климатическим условиям и типам экосистем Кузнецкому Алатау наиболее близок Северо-Восточный Алтай (максимальная высота – 3 148 м над ур. м.) [28]. Отмечено, что для средне- и низкогорья Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая, по сравнению с высокогорьем, характерен наибольший размах внутрипопуляционной изменчивости плодовитости. В высокогорных популяциях Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая большинство самок (50–60%) рожают 7–8 детенышей (табл. 4), а другие значения плодовитости встречаются намного реже. В низкогорной популяции Кузнецкого Алатау около 60% самок рожают 7–9 детенышей, в среднегорной – 8 (см. табл. 4). В Прителецком районе Северо-Восточного Алтая у 50% самок плодовитость составила 7 детенышей. В Китайском Алтае на берегу реки Сангадыр (49° N, 87,3° E; высота 2 600 м над ур. м.) нами отловлена беременная самка с длиной туловища

70 мм, родившая 13.08.2006 г. 8 детенышей (В.Н. Куранова, неопубликованные данные). Таким образом, в горных популяциях *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау и Северо-Восточного Алтая отмечены сходные тенденции – широкий диапазон значений и высокая плодовитость самок в низкогорье и среднегорье по сравнению с высокогорьем.

Таблица 4 [Table 4]

Изменчивость плодовитости живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* равнинных и горных ландшафтов Западной Сибири [Variability of fertility in the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* from the plain and mountain landscapes of Western Siberia]

№ п/п	Популяция (локалитет) / показатели [Population (locality) / indicators]	*N*	$M \pm m_M$ (Min-Max)	$CV \pm m_{cv}$, %	Ссылки [References]
Равнинные ландшафты [Plain landscapes]					
1	Северная тайга Западной Сибири [Northern taiga of Western Siberia]	18	6,1±0,34 (4–9)	–	[15]
2	Средняя тайга Западной Сибири [Middle taiga of Western Siberia]	15	6,5±0,61 (4–11)	31,0±5,7	[15]
3	Южная тайга Западной Сибири (окрестности Томска, 2006–2011 гг., *объединенные данные*) [Southern taiga of Western Siberia (vicinity of Tomsk, 2006-2011, combined data)]	192	6,3±0,1 (2–12)	22,0±1,1	[10]
Горные ландшафты [Mountain landscapes]					
4	Кузнецкий Алатау, низкогорье (< 350 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, lowlands (< 350 m a.s.l.)]	25	7,6±0,3 (4–10)	20,7±2,9	Наши данные [Present study]
5	Кузнецкий Алатау, среднегорье (500–800 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, midlands (500-800 m a.s.l.)]	35	7,1±0,3 (4–11)	25,2±3,0	Наши данные [Present study]
6	Кузнецкий Алатау, высокогорье (1000–1600 м н.у.м.) [Kuznetsk Alatau, highlands (1000-1600 m a.s.l.)]	54	7,2±0,2 (3–10)	21,8±2,1	Наши данные [Present study]
7	Кузнецкий Алатау, западный макросклон, *объединенные данные* [Kuznetsk Alatau, western slope, combined data]	144	7,3±0,15 (3–11)	22,5±1,5	Наши данные [Present study]
8	Северо-Восточный Алтай (< 600 м н.у.м.) [Northeast Altai (< 600 m a.s.l.)]	15	8,0±0,6 (4–12)	28,0±5,1	[7]
9	Северо-Восточный Алтай (более 1500 м н.у.м.) [Northeast Altai (> 1500 m a.s.l.)]	39	7,2±0,25 (4–10)	22,1±2,5	[7]
10	Северо-Восточный Алтай, *объединенные данные* [Northeast Altai, combined data]	54	7,4±0,25 (4–12)	24,5±2,36	[7]

Среднемноголетняя популяционная плодовитость самок всех высотных поясов Кузнецкого Алатау – 7,3 (7,1–7,6) и Северо-Восточного Алтая 7,4 (7,2–8,0) [10], что на 1,2 выше, по сравнению с равнинными популяциями

вида юго-востока Западной Сибири – 6,2 (6,1–6,5) (соответственно – t_{st}= 5,55; p < 0, 001 и t_{st}= 4,05; p<0, 001) и в целом по ареалу [6, 23], а также соответствует показателям плодовитости горных популяций из других частей ареала [3, 6]. Размах внутрипопуляционной изменчивости плодовитости в горах (3–11 детенышей) нижепо сравнению с равнинными популяциями юго-востока Западной Сибири – (2–14) [23] и (2–12) [10].

Анализ объединенных данных показал, что несмотря на увеличение возраста наступления половой зрелости, продолжительности жизни и размеров тела самок *Z. vivipara* при сокращении активного периода в условиях гор, их плодовитость зависит не от возраста, а размеров тела самки. Зависимость плодовитости от возраста носит более сложный характер. В интервале от 2 до 5 лет плодовитость возрастает, а у самок большего возраста, напротив, уменьшается (см. рис. 3), что связано, вероятно, с другими физиологическими факторами, роль которых возрастает у старых самок. Наиболее важный показатель для репродуктивного успеха *Z. vivipara* – размер тела матери, так как крупные самки производят более сильное и многочисленное потомство [29]. Тем не менее плодовитость в определенной степени зависит от микроклиматических условий, структуры и степени гетерогенности конкретных местообитаний и подвержена межгодовым колебаниям [2, 10, 25]. Исследованиями популяций *Z. vivipara* в горах Швейцарии установлено, что в высокогорьях (1 500 м над ур. м.) в среднем на каждую самку приходится больше детенышей, чем на низких высотах (500 м над ур. м.). Сеголетки с больших высот имели большую массу тела, чем в низкогорье [17]. Известно, что в группе кавказских скальных ящериц размеры тела самок и величина кладки *Darevskia valentini* и *D. caucasica* увеличиваются в высокогорных популяциях [30]. На обширном материале показано, что у *Z. vivipara* величина выводка, статистически приведенная к длине тела самки, не различалась значимо между западной и восточной живородящими кладами, а внутри клад географическая изменчивость этого параметра положительно коррелирует со средней температурой воздуха летних месяцев [6].

Наличие неоплодотворенных яиц и мертворожденных детенышей в выборке из популяции высокогорья и отсутствие таковых в низко- и среднегорной популяциях косвенно указывает на сильные колебания климатических условий в высокогорье. Встречаемость в пометах неоплодотворенных яиц и недоразвитых эмбрионов в отдельных популяциях *Z. vivipara* может быть значительной – от 32,5 до 100% и определяется аномальным ходом весенних и летних температур [25]. Явления «резорбция яиц» и «эмбриональная смертность на поздних стадиях развития» связаны со скоротечностью депонирования сперматозоидов в половых путях самки. Порционность овуляции при неблагоприятных термических условиях среды приводят к тому, что часто первые из овулировавших яиц оказываются неоплодотворенными, а эмбрионы в последних оплодотворенных яйцах ко времени рождения оказываются еще нежизнеспособными [22].

В целом современное состояние информации о плодовитости широко распространенных видов пресмыкающихся, включая живородящую ящерицу, исключает возможность статистически подтвердить (или опровергнуть) наличие гипсоморфного эффекта (явление уменьшения плодовитости по мере увеличения высоты местности в горах) методом сравнения средних по причине большей частью неудовлетворительной репрезентативности данных. Существенное влияние оказывают гетерогенность мест обитания, сезонные и межгодовые колебания комплекса абиотических факторов.

Заключение

В Кузнецком Алатау период активности *Z. vivipara* продолжается с конца апреля – начала мая до конца августа – начала сентября, сокращается при увеличении абсолютных высот местности. Даты начала основных фенологических явлений, особенности роста и демографической структуры популяций *Z. vivipara* различных высотных поясов определяет комплекс экологических факторов: мезо- и микрорельеф, экспозиция, тип почвы, термический режим, увлажненность, характер растительности, а также погодные условия конкретного года.

Репродуктивные циклы самцов и самок популяций *Z. vivipara* Кузнецкого Алатау, по сравнению с таковыми других популяций вида, имеют сходный характер, незначительно различаясь хронометрически, и корректируются условиями среды. В условиях холодного климата гор репродуктивный цикл самцов живородящей ящерицы характеризуется коротким периодом весеннего спермиогенеза и спермиации, спариванием в сжатые сроки до наиболее теплого периода года, который оптимален для вынашивания потомства самками. Для репродуктивного цикла самок характерен краткий период вителлогенеза, а развитие эмбрионов в значительной степени зависит от температурных условий внешней среды и в отдельные годы может затягиваться вплоть до начала зимовки. Средние размеры выводков в популяциях *Z. vivipara* западного макросклона Кузнецкого Алатау сходны с таковыми Юго-Восточного Алтая и выше, чем в равнинных популяциях региона и в целом по ареалу. Для горных популяций вида характерны широкий диапазон значений плодовитости размножающихся самок разного возраста, а также высокая средняя плодовитость самок в низкогорье и среднегорье, по сравнению с высокогорьем.

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам научного отдела государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» за помощь в организации полевых работ, студентам кафедры зоологии позвоночных и экологии Е.Н. Абсалямовой и С.В. Сенько (Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет) – за участие в сборе материала.

Литература

1. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М. : Фитон XXI, 2017. 328 с.
2. Дуйсебаева Т.Н., Орлова В.Ф. Распространение и экология живородящей ящерицы, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в Маркакольской котловине и прилежащих районах Восточного Казахстана // Современная герпетология. 2009. Т. 9, вып. 3/4. С. 91–102.
3. Horváthová T., Baláž M., Jandzik D. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from Montane Populations in Slovakia // Zoological science. 2013. Vol. 30, № 2. PP. 92–99. doi: 10.2108/zsj.30.92
4. Watson C.M., Makowsky R., Bagley J.C. Reproductive mode evolution in lizards revisited: updated analyses examining geographic, climatic and phylogenetic effects support the cold-climate hypothesis // Journal of Evolutionary Biology. 2014. Vol. 27, № 12. PP. 2767–2780. doi: 10.1111/jeb.12536
5. Сергеев А.М. О происхождении живорождения рептилий. По данным зоогеографии. М. : Моск. об-во испыт. природы, 1940. 36 с.
6. Roitberg E.S., Kuranova V.N., Bulakhova N.A., Orlova V.F., Eplanova G.V., Zinenko O.I., Shamgunova R.R., Hofmann S., Yakovlev V.A. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging reptile species: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate // Evolutionary Biology. 2013. Vol. 40, № 3. PP. 420–438. doi: 10.1007/s11692-013-9247-2
7. Яковлев В.А. Материалы по биологии живородящей ящерицы в Алтайском заповеднике // Геоэкология Алтае-Саянской горной страны : ежегодный междунар. сб. науч. статей / отв. ред. М.И. Яськов. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2007. Вып. 4. С. 203−213.
8. Эпова Л.А., Куранова В.Н., Бабина С.Г. Видовое разнообразие, биотопическое распределение и численность земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» в градиенте высотной поясности (юго-восток Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 77–97.
9. Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В., Абсалямова Е.Н. Возраст, размеры тела и рост в горных популяциях живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Кузнецкого Алатау (юго-восток Западной Сибири) // Современная герпетология. 2016. Т. 16, вып. 1/2. С. 51–60.
10. Куранова В.Н., Ярцев В.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) // Вопросы герпетологии: материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского / отв. ред. Р.В. Новицкий. Минск : Право и экономика, 2012. С. 142–149.
11. Dufaure J.P., Hubert J. Table de developpement du lezard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin // Archives d'anatomie microscopique et de morphologie experimentale. 1961. Vol. 50, № 3. PP. 309–327.
12. Van Wyk J.H. Seasonal testicular activity and morphometric variation in the femoral glands of the lizard Cordylus polyzonus polyzonus (Sauria: Cordylidae) // Journal of Herpetology. 1990. Vol. 24. PP. 405–409.
13. Метеоцентр. Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра. Электрон. дан. [Б. м.], 2003. URL: http://meteocenter.net (дата обращения: 10.02.2017).
14. Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / отв. ред. А.А. Максимов. Новосибирск : Наука, 1979. 296 с.
15. Шамгунова Р.Р. Эколого-географическая характеристика рептилий средней и северной тайги Западной Сибири : автореф. дис. … канд. биол. наук. Екатеринбург : Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2010. 20 с.

16. Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R.F. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations // Journal of Thermal Biology. 1986. Vol. 11, № 4. PP. 219–222.
17. Thiesmeier B. Die Waldeidechse: ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen. Bielefeld : Laurenti-, Verlag, 2013. 160 S.
18. Pilorge T. Strategie adaptative dune population de montagne de *Lacerta vivipara* // Oikos. 1982. Vol. 39, № 2. PP. 206–212.
19. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Земноводные и пресмыкающиеся : для учащихся общеобразовательных учреждений. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 2002. 153 с.
20. Ярцев В.В., Куранова В.Н., Абсалямова Е.Н. Репродуктивный цикл самцов в популяции живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири // Современная герпетология. 2019. Т. 19, вып. 1/2. С. 56–67. doi: 10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67
21. Saint-Girons H. Les cycles sexuels des lizards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des famelles // Annales des Sciences Naturelles – Zoologie et Biologie Animale. 1984. Vol. 6. PP. 221–243.
22. Saveliev S.V., Bulakhova N.A., Kuranova V.N. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia // Herpetologia Bonnensis II: Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica / eds by M. Vences, J. Köhler, T. Ziegler, W. Böhme. Bonn, 2006. PP. 133–137.
23. Орлова В.Ф., Куранова В.Н., Булахова Н.А. Размножение живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) в восточной части ареала // Вестник Томского государственного университета. 2003. Приложение № 8. С. 150–158.
24. Voipio P. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq // Annales Zoologici Fennici. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. 1968. Vol. 5, № 4. PP. 315–323.
25. Епланова Г.В. Репродуктивная биология живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) в Пермском крае // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 179–184.
26. Méndez de la Cruz F.R., Manríquez Morán N.L., Ríos E.A., Ibargüengoytía N. Male reproductive cycle in lizards // Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara / eds by J.L. Rheubert, D.S. Siegel, S.E. Trauth. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group, 2015. PP. 302–339.
27. Roig J.M., Carretero M.A., Llorente G.A. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*) // Netherlands Journal of Zoology. 2000. Vol. 50, № 1. PP. 15–27.
28. Триликаускас Л.А. Шорский национальный парк – роль и значение в сохранении биологического и ландшафтного разнообразия российской части Алтае-Саянского экорегиона // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18, № 2. С. 239–246.
29. Liu P., Zhao W. G., Liu Z.T., Dong B.J., Chen H. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China // Asiatic Herpetological Research. 2008. Vol. 11. PP. 98–104.
30. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л. : Наука, 1967. 214 с.

Поступила в редакцию 25.12.2019 г.; повторно 21.03.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Эпова Лидия Алексеевна – канд. биол. наук, н.с. отдела науки, ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» (Россия, 664050, г. Иркутск, ул. Байкальская, 291Б).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6052-3263
E-mail: lepova88@mail.ru
Куранова Валентина Николаевна – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1952-9310
E-mail: kuranova49@mail.ru
Ярцев Вадим Вадимович – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина 36); доцент кафедры биологии и генетики, Сибирский медицинский университет (Россия, 634055, г. Томск, Московский тракт, 2).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-7789-7424
E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Для цитирования: Эпова Л.А., Куранова В.Н., Ярцев В.В. Особенности размножения живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) различных высотных поясов Кузнецкого Алатау // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 79–100. doi: 10.17223/19988591/50/4

For citation: Epova LA, Kuranova VN, Yartsev VV. Reproduction features of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sguamata, Lacertilia) from different high altitude zones of the Kuznetsk Alatau. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:79-100. doi: 10.17223/19988591/50/4 In Russian, English Summary

Lidia A. Epova[1] , Valentina N. Kuranova[2] , Vadim V. Yartsev[2,3]

[1] Western Baikal Protected Areas, Irkutsk, Russian Federation
[2] Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation
[3] Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

Reproduction features of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Sauria, Lacertidae) from different high-altitude zones of the Kuznetsk Alatau

In order to identify the specific features of mountain populations of the wide-range species of reptiles *Zootoca vivipara*, we analyzed various aspects of reproduction. This is the key process that ensures the existence of the species in extreme mountain conditions.

From spring to autumn 2012-2016, we studied of *Z. vivipara* populations in the subalpine and mountain forest belts on the western slope in the central part of the Kuznetsk Alatau ridge (54-55° N, 87-88° E, southeast of Western Siberia). We studied the phenology of the active period of *Z. vivipara* (dates of the first and last encounters, copulation, birth of yearlings and duration of the active period). The age of animals was determined by the method of skeletochronology. As a result, life expectancy, growth rates of different sexes, gender and age structure during the activity season were estimated. The state of the reproductive system of males (n=61) and females (n=114) during the activity season was studied (*See Table 1*). The scientific and technical council of the Nature Reserve “Kuznetsk Alatau” approved the research program (Protocol No. 2 as of April 6, 2012). The procedures for trapping and collecting animals comply with international and national requirements for the humane treatment of animals.

We detected that the duration of the active period in the studied populations varied from 85 to 152 days. It depended on the height of the territory above sea level and weather conditions in the observed year. The phenological phases of the reproductive period and the sexual cycles of males and females differed depending on the environmental conditions of a particular altitudinal zone: in the mountains, the season of *Z. vivipara* activity was reduced, which led to a decrease in the growth rate and an increase in the age of puberty of males (2-3 years) and females (3-4 years). As a result, the linear sizes and life expectancy of *Z. vivipara* individuals were greater in mountain populations than in plain populations.

We found that the reproductive core of the low and mid-mountain populations were three-year-old females, and the high-mountain populations were four to five-year-old females. The reproductive core of the high-mountain and mid-mountain populations were two-year-old males, and the low-mountain ones were two- or three-year-old males. The maximum age of breeding males and females in the highlands reaches 8 years (*See Fig. 1*).

The reproductive cycles of males and females of the populations of *Z. vivipara* of the Kuznetsk Alatau and other populations of the species are similar, but slightly differ in temporal characteristics. It depends on environmental conditions. The cold mountain climate of the Kuznetsk Alatau leads to the fact that spring spermiogenesis, spermation, and mating in the reproductive cycle of males occur a short time before the onset of the warmest period. It is necessary so that the gestation of the offspring by females occurs in optimal thermal conditions.

There were no differences in the seasonal dynamics of the relative volume of the testes: the highest values of this parameter were in the beginning and at the end of the active period, as well as during reproduction (*See Fig. 2*). The sizes of the testes correlated with the length of the males' body ($p<0.01$). The relationship of the females' length and weight with the brood size was revealed (n=80; $p<0.01$) (*See Fig. 3*). In the reproductive cycle of females, vitellogenesis occurs in a short time, and the period of embryonic development can be different in time as it largely depends on the temperature conditions of the environment. In some years, the embryo development may be delayed until wintering begins. In the females, vitellogenesis took place after wintering; ovulation and fertilization were in May – early June, and pregnancy and childbirth took place in the third decade of July-August (*See Fig. 4*). In the mid-mountain population of *Z. vivipara*, the body length of newborns is longer compared to the high-mountain population (U=235; Z=4.6; $p<0.001$) (*See Table 3*). For mountain populations, a wider range of values was shown; a higher fecundity of females was in low and middle mountains, then in high mountains. In all altitudinal zones, the average long-term population fecundity of females, equal to 7.3 (from 7.1 to 7.6; $p<0.001$), was 1.2 times higher than in the plain populations in the southeast of Western Siberia and throughout the range (*See Table 4*). The range of intra-population variability of fertility in the mountains (3-11) was lower than on the plain (2-12). The relationship of the length and weight of females with the brood size was revealed (n = 80; $p<0.01$).

The paper contains 4 Figures, 4 Tables and 30 References.

Key words: *Zootoca vivipara*; reproductive biology; mountain populations; Western Siberia.

Acknowledgments: The authors express their sincere gratitude to the employees of the Scientific Department of the Kuznetsk Alatau State Nature Reserve for their help in organising field works and to EN Absalyamova and SV Sen'ko, students of the Department of Vertebrate Zoology and Ecology (Institute of Biology, Tomsk State University), for participating in the material collection.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Dunaev EA, Orlova VF. Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel' [Amphibians and reptiles of Russia. Key Atlas]. Moscow: Fiton XXI Publ.; 2017. 328 p. In Russian
2. Dujsebayeva TN, Orlova VF. Rasprostranenie i ekologiya zhivorodyashchey yashcheritsy, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) v Markakol'skoy kotlovine i prilezhashchikh rayonakh Vostochnogo Kazakhstana [Distribution and ecology of viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), in Markakol depression and surrounding areas of Eastern Kazakhstan]. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2009;9(3/4):91-102. In Russian
3. Horváthová T, Baláž M, Jandzik D. Reproduction and morphology of the common lizard (*Zootoca vivipara*) from montane populations in Slovakia. *Zoological Science.* 2013;30(2):92-99. doi: 10.2108/zsj.30.92
4. Watson CM, Makowsky R, Bagley JC. Reproductive mode evolution in lizards revisited: Updated analyses examining geographic, climatic and phylogenetic effects support the cold-climate hypothesis. *Evolutionary Biology.* 2014;27(12):2767-2780. doi: 10.1111/jeb.12536
5. Sergeev AM. O proiskhozhdenii zhivorozhdeniya reptiliy. Po dannym zoogeografii [On the origin of the live birth of reptiles. According to zoogeography]. Moscow: Moskovskoe Obshchestvo Ispytateley Prirody Publ.; 1940. 36 p. In Russian
6. Roitberg ES, Kuranova VN, Bulakhova NA, Orlova VF, Eplanova GV, Zinenko OI, Shamgunova RR, Hofmann S, Yakovlev VA. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging reptile species: Testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evolutionary Biology*. 2013;40(3):420-438. doi: 10.1007/s11692-013-9247-2
7. Yakovlev VA. Materialy po biologii zhivorodyashchey yashcheritsy v Altayskom zapovednike [Materials on the biology of the viviparous lizard in the Altai Nature Reserve]. In: *Geoekologiya Altae-Sayanskoy gornoy strany.* Ezhegodnyy mezhdunar. sb. nauch. statey [Geoecology of the Altai-Sayan mountain country. Proceedings]. Iss. 4. Yas'kov MI, editor. Gorno-Altaysk: RIO GAGU Publ.; 2007. pp. 203-213. In Russian
8. Epova LA, Kuranova VN, Babina SG. The distribution, biotopical and vertical allocation, and abundance of the amphibians and reptiles in Kuznetsk Alatau Natural Reserve in a gradient of high-altitude zone (south-east of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;4(24):77-97. In Russian, English Summary
9. Epova LA, Kuranova VN, Yartsev VV, Absalyamova EN. Vozrast, razmery tela i rost v gornykh populyatsiyakh zhivorodyashchey yashcheritsy, *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) Kuznetskogo Alatau (yugo-vostok Zapadnoy Sibiri) [Age, body sizes and growth of *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) from its mountain populations in the Kuznetsk Alatau (southeast of the Western Siberia)]. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2016;16(1/2):51-60. In Russian
10. Kuranova VN, Yartsev VV. Some aspects of reproductive biology of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) In: *Voprosy gerpetologii*. Materialy V s'yezda Gerpetologicheskogo obshchestva im. AM. Nikol'skogo [The Problems of Herpetology. Proc. of the 5th Congress of the AM. Nikolsky Herpetological Society (Minsk, Belarus, 24-27 September, 2012)]. Novitskiy RV, editor. Minsk: IOOO Pravo i ekonomika Publ.; 2012. pp. 142-149. In Russian
11. Dufaure JP, Hubert J. Table de developpement du lezard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin [Viviparous lizard development table: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin].

Archives d'anatomie microscopique et de morphologie experimentale. 1961;50(3):309-327. In French
12. Van Wyk JH. Seasonal testicular activity and morphometric variation in the femoral glands of the lizard *Cordylus polyzonus polyzonus* (Sauria: Cordylidae). *Herpetology*. 1990;24:405-409.
13. *Meteotsentr*. In: *Pogoda v Rossii i mire, prognoz pogody ot Meteotsentra*, 2003 [Weather in Russia and in the world. Weather forecast from the meteocenter] [Electronic resource]. Available at: http://meteocenter.net (accessed 10.02.2017).
14. Yudin BS, Galkina LI, Potapkina AF. Mlekopitayushchie Altae-Sayanskoy gornoy strany [Mammals of the Altai-Sayan mountain country]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 296 p. In Russian
15. Shamgunova RR. *Ekologo-geograficheskaya kharakteristika reptiliy sredney i severnoy taygi Zapadnoy Sibiri* [Ecological and geographic characteristics of reptiles of the middle and northern taiga of Western Siberia. CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Yekaterinburg: Institute of Plant and Animal Ecology Russian Academy of Sciences; 2010. 20 p. In Russian
16. Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Thermal Biology.* 1986;11(4):219-222.
17. Thiesmeier B. Phänologie [Phenology]. In: *Die Waldeidechse: ein Modellorganismus mit zwei Fortpflanzungswegen*. Bielefeld: Laurenti; 2013. pp. 68-74. In German
18. Pilorge T. Strategie adaptative d'une population de montagne de *Lacerta vivipara* [Adaptive strategy of a mountain population of *Lacerta vivipara*]. *Oikos*. 1982;39(2):206-212. In French
19. Ivanter EV, Korosov AV. Zemnovodnye i presmykayushchiesya [Amphibians and Reptiles]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2002. 153 p. In Russian
20. Yartsev VV, Kuranova VN, Absalyamova EN. Male Reproductive Cycle in a Population of the Common Lizard *Zootoca vivipara* (Squamata, Lacertidae) from Southeast of Western Siberia. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2019;19(1/2):56-67. doi:10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-56-67 In Russian
21. Saint-Girons H. Les cycles sexuels des lizards males et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteur des femelles [Sexual cycles of male lizards and their relationship to climate and reproductive cycles of females]. *Annales des Sciences Naturelles = Zoologie et Biologie Animale*. 1984;6:221-243. In French
22. Saveliev SV, Bulakhova NA, Kuranova VN. Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Western Siberia. In: *Herpetologia Bonnensis II*. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica (Bonn, Germany, 27 September - 2 October, 2005). Vences M, Köhler J, Ziegler T and Böhme W, editors. Bonn. 2006. pp. 133-137.
23. Orlova VF, Kuranova VN, Bulakhova NA. Some aspects of reproductive biology of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in the Asian part of its area. *Russian J Herpetology.* 2005;12(Suppl.):201-204.
24. Voipio P. Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. Annales Zoologici Fennici. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*. 1968;5(4):315-323.
25. Eplanova GV. Reproductive biology of the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) in the Perm region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* 2011;13(5)179-184. In Russian
26. Méndez de la Cruz FR, Manríquez Morán NL, Ríos EA, Ibargüengoytía N. Male reproductive cycle in lizards. *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Rheubert JL, Siegel DS and Trauth SE, editors. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group Publ.; 2015. pp. 302-339.

27. Roig JM, Carretero MA, Llorente GA. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*). *Netherlands Zoology*. 2000;50(1):15-27.
28. Trilikauskas LA. Shorskiy natsional'nyy park – rol' i znachenie v sokhranenii biologicheskogo i landshaftnogo raznoobraziya rossiyskoy chasti Altae-Sayanskogo ekoregiona [Shorskiy National Park – the role and value in preservation of biological and landscape diversity of the russian part of Altai-Sayan ecoregion]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2016;18(2):239-246. In Russian
29. Liu P, Zhao WG, Liu ZT, Dong BJ, Chen H. Sexual dimorphism and females reproduction in *Lacerta vivipara* in Northeast China. *Asiatic Herpetological Research*. 2008;11:98-104.
30. Darevskiy IS. Skal'nye yashcheritsy Kavkaza: Sistematika, ekologiya i filogeniya polimorfnoy gruppy kavkazskikh yashcherits podroda *Archaeolacerta* [Rock Lizards of the Caucasus: Systematics, Ecology and Phylogeny of the Polymorphic Group of Caucasian Lizards of the Subgens *Archaeolacerta*]. Leningrad: Nauka Publ.; 1967. 214 p. In Russian

Received 25 December 2019; Revised 21 March 2020;
Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Epova Lidia A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Science Department, Western Baikal Protected Areas, 291B Baikal Str., Irkutsk 664050, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6052-3263
E-mail: lepova88@mail.ru
Kuranova Valentina N, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1952-9310
E-mail: kuranova49@mail.ru
Yartsev Vadim V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Assoc. Professor, Department of Biology and Genetics, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky Tr., Tomsk 634055, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-7789-7424
E-mail: vadim_yartsev@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 101–118

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 575.22
doi: 10.17223/19988591/50/5

О.В. Шейкина[1], Ю.Ф. Гладков[2]

[1] Поволжский государственный технологический университет, г. Йошкар-Ола, Россия
[2] Филиал ФБУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Республики Марий Эл», г. Йошкар-Ола, Россия

Генетическое разнообразие и дифференциация ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сформированных в болотных и суходольных экотопах

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13-04-00483) и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках выполнения базовой части государственного задания высшим учебным заведениям и научным организациям в сфере научной деятельности (г/б НИР 37.8531.2017).

На основе метода полимеразной цепной реакции с ISSR-праймерами проведены исследования генетической изменчивости и дифференциации трех болотных и четырех суходольных ценопопуляций сосны обыкновенной в Республике Марий Эл. С использованием шести ISSR-праймеров выявлено 215 ISSR-локусов, из которых 208 оказались полиморфными. Количество обнаруженных ISSR-локусов варьировало в разных ценопопуляциях от 162 до 194. Показатели генетического разнообразия исследованных ценопопуляций существенно варьировали (P = 67,9–88,5%; Na = 1,679–1,842; Ne = 1,279–1,331; He = 0,174–0,207) и не зависели от почвенно-гидрологических условий. Установлено, что суходольные и болотные ценопопуляции статистически значимо ($p<0,01$) различались по частоте встречаемости ISSR-маркеров, полученных с пятью ISSR-праймерами из шести, что указывает на отличающуюся генетическую структуру. На генетическую изменчивость между группами суходольных и болотных ценопопуляций пришлось 9% всего генетического полиморфизма. Общий уровень генетической подразделённости ценопопуляций составил 17,0% (G_{ST} = 0,170), следовательно, основная часть генетической изменчивости находилась внутри изученных ценопопуляций (83%).

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L.; *ISSR-маркеры; внутри- и межценопопуляционная изменчивость; влажность почвы.*

Введение

Одной из ключевых проблем биологии является изучение механизмов формирования внутривидовой изменчивости, в том числе механизмов образования популяционной структуры видов под воздействием гетерогенных условий окружающей среды. Для изучения экологических механизмов дивергенции популяций у древесных видов большой интерес представляет

сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), которая, обладая высокой экологической пластичностью, формирует ценопопуляции в различных почвенно-гидрологических условиях. С целью изучения влияния экологических факторов на фенотипическую и генетическую дифференциацию популяций для исследований часто выбирают систему контрастных объектов «болото – суходол». Между болотными и суходольными древостоями сосны обыкновенной ранее выявлены различия по размеру пыльцевых зерен [1], окраске микростробил и семян [2], числу нераскрывающихся макростробил [3]. Установлено, что для деревьев из болотных популяций разных видов Pinaceа характерны большее число вторичных перетяжек и ядрышек в интерфазных ядрах, наличие широкого спектра хромосомных мутаций и патологий по сравнению с деревьями из суходольных популяций [4]. На основе анализа изоферментов выявлены генетический полиморфизм и наличие репродуктивного барьера между болотными и суходольными популяциями [5, 6]. Предполагается, что фенотипическая и генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной являются следствием совместного действия репродуктивной изоляции и дизруптивного отбора в условиях контрастных экотопов [7]. Причиной возникновения репродуктивной изоляции между смежными суходольными и болотными насаждениями сосны обыкновенной в условиях Средней Сибири и Русской Равнины является стабильная асинхронность фенологических фаз пыления и рецепции деревьев, вызванная различиями в гидротермических режимах почвы [6].

Таким образом, полученные к настоящему времени данные свидетельствуют о существование фенотипической и генетической дифференциации между популяциями сосны обыкновенной, произрастающими в болотных и суходольных экотопах. Однако необходимо отметить, что до сих пор для изучения влияния почвенно-гидрологических условий на генетическую дифференциацию популяций древесных видов в основном применялся анализ полиморфизма продуктов экспрессии генов (изоферментов). В то же время в последнее десятилетие ДНК-маркеры стали общепризнанным инструментарием для проведения популяционно-генетических исследований. Поэтому необходимы исследования, направленные на изучение механизмов формирования популяционной структуры древесных растений с использованием более информативных методов молекулярно-генетического анализа, позволяющих выявлять различия на уровне ДНК.

Цель работы – изучить показатели генетического разнообразия и дифференциации ценопопуляций сосны обыкновенной, произрастающих в контрастных болотных и суходольных условиях на основе использования ISSR-маркеров.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены на территории Республики Марий Эл, находящейся в среднем течении р. Волга на территории Среднего Поволжья.

Среднее Поволжье расположено в Европейской части России между 54° и 58° с.ш. и между 44° и 52° в.д. В качестве объектов исследования подобраны две группы ценопопуляций сосны обыкновенной, произрастающие на песчаных почвах с разным режимом увлажнения на территории четырех лесничеств (табл. 1). Первая группа ценопопуляций представляла собой четыре суходольных насаждения, произрастающие на сухих и влажных песках. Возраст суходольных насаждений варьировал от 50 до 90 лет. Суходольные насаждения представлены сосняком лишайниковым (III класс бонитета), брусничным (I класс бонитета) и лишайниково-брусничным (II класс бонитета). Вторая группа ценопопуляций включала три насаждения сосны обыкновенной, сформированные на верховых болотах. Все болотные насаждения, сформированные в типе условия произрастания A_5, представляли собой сосняк сфагновый (V класс бонитета). Для изученных болот характерен практически сплошной сфагновый покров, состоящий из нескольких видов сфагнума. Все ценопопуляции представляли собой либо чистые насаждения сосны обыкновенной, либо доля участия данного вида составляла 90%. С учетом того, что наиболее интенсивное изреживание древостоев в ходе естественного отбора у сосны обыкновенной наблюдается в возрасте до 40 лет, для исследований подобраны ценопопуляции возраста 40 лет и выше. Все насаждения находились на территории Республики Марий Эл, сформированы в однородных климатических условиях. В каждой из ценопопуляций для молекулярно-генетического анализа отобрано по 30 деревьев, произрастающих на расстоянии не менее 40–50 м друг от друга.

ДНК для анализа генетического полиморфизма выделена из камбиального слоя ствола с использованием CTAB-метода [8]. Для выявления генетической изменчивости и дифференциации ценопопуляций применен ISSR-анализ с праймерами $(CA)_6AGCT$, $(CA)_6AG$, $(CA)_6GT$, $(CA)_6AC$, $(AG)_8T$ и $(AG)_8GCT$ [9]. Для амплификации ДНК с ISSR-праймерами использована следующая реакционная смесь общим объемом 10 мкл: 1 мкл ПЦР-буфера; 0,2 мкл 10 мМ dNTPs; 0,1 мкл 100мкМ праймера; 1 мкл образца ДНК; 0,1 мкл Taq-полимеразы (2 ед/мкл); 7,6 мкл воды. Режим ПЦР: 5 мин денатурация при 94°С, 35 циклов: 0,5 мин денатурация при 94°С, 45 с отжиг при 60°С, элонгация 45 с при 72°С, финальная элонгация в течение 7 мин при 72°С. ПЦР выполнена с использованием коммерческого набора Encyclo Plus PCR kit (ЗАО «Евроген», Россия) и термоциклера MJ MiniTM Gradient Thermal Cycler (Bio-Rad, США). Визуализация результатов ПЦР проведена путем электрофореза в 1,5% агарозном геле в TBE буфере. Фиксирование результатов и обработка данных выполнены с использованием системы гель-документирования GelDoc 2000 (Bio-Rad, США) и программного пакета Quantity One® Version 4.6.3. Длины обнаруженных амплифицированных фрагментов ДНК рассчитаны по отношению к маркеру длин ДНК «100+ bp DNA Ladder» (ЗАО «Евроген», Россия). На основе анализа электрофореграмм составлены бинарные матрицы, в которых присутствующие ПЦР-фрагменты обозначались «1» (аллель 1), а отсутствующие «0» (аллель 0).

Таблица 1 [Table 1]

Местонахождение и характеристика ценопопуляций сосны обыкновенной в Республики Марий Эл

[Location and characteristics of the *Pinus sylvestris* L. coenopopulations in the Mari El Republic]

Шифр ценопопуляции [Coenopopulation code]	Местонахождение [Location]	Возраст, лет [Age, year]	Состав [Stand composition]	Полнота / бонитет [Stand density / bonitet]	Тип леса [Forest type]	Тип условий произрастания / почвы [Forest growth conditions / soil]
Суходольные ценопопуляции [Upland coenopopulations]						
UOL	Учебно-опытное лесничество, квартал 77 [Uchebno-Opytnoe forestry, forest compartment 77]	90	10Ps	0,9 / I	бр [ling]	A_2 – влажный сосновый лес / влажный песок [Fresh coniferous forest / fresh sand]
KL	Килемарское лесничество, квартал 107 [Kilemarskoe forestry, forest compartment 107]	85	10Ps1Bp	0,8 / I	бр [ling]	A_2 – влажный сосновый лес / влажный песок [Fresh coniferous forest / fresh sand]
ML	Моркинское лесничество, квартал 19 [Morkinskoe forestry, forest compartment 19]	50	10Ps	0,7 / III	лш [lich]	A_1 – сухой сосновый лес / сухой песок [A_1 - dry coniferous forest / dry sand]
PL	Пригородное лесничество, квартал 17 [Prigorodnoe forestry, forest compartment 17]	80	10Ps	0,7 / II	лш-бр [ling-lich]	A_1A_2 – переходный тип соснового леса / сухой–влажный песок [Transitional type of coniferous forest / sand-fresh sand]
Болотные ценопопуляции [Bog land coenopopulations]						
Izi Kup	Пригородное лесничество, квартал 17, болото «Изи Куп» [Prigorodnoe forestry, bog Izi Kup, forest compartment 17]	60	10Ps	0,6 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]
Ilushkino	Пригородное лесничество, болото «Илюшкино» квартал 34 [Prigorodnoe forestry, bog Iluskino, forest compartment 34]	40	10Ps1Bp	0,7 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

Шифр ценопопуляции [Coenopopulation code]	Местонахождение [Location]	Возраст, лет [Age, year]	Состав [Stand composition]	Полнота / бонитет [Stand density / bonitet]	Тип леса [Forest type]	Тип условий произрастания / почвы [Forest growth conditions / soil]
45 km	Пригородное лесничество, болото «45-й километр», квартал 3 [Prigorodnoe forestry, bog 45 km, forest compartment 3]	100	10Ps	0,8 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]
Шифр ценопопуляции [Coenopopulation code]	Местонахождение [Location]	Возраст, лет [Age, years]	Состав [Stand composition]	Полнота / бонитет [Stand density / bonitet]	Тип леса [Forest type]	Тип условий произрастания / почвы [Forest growth conditions / soil]
Суходольные ценопопуляции [Upland cenopopulations]						
UOL	Учебно-опытное лесничество, квартал 77 [Uchebno-Opytnoe forestry, forest compartment 77]	90	10Ps	0,9 / I	бр [ling]	A_2 – влажный сосновый лес / влажный песок [Fresh coniferous forest / wet sand]
KL	Килемарское лесничество, квартал 107 [Kilemarskoe forestry, forest compartment 107]	85	10Ps1Bp	0,8 / I	бр [ling]	A_2 – влажный сосновый лес / влажный песок [Fresh coniferous forest / wet sand]
ML	Моркинское лесничество, квартал 19 [Morkinskoe forestry, forest compartment 19]	50	10Ps	0,7 / III	лш [lich]	A_1 – сухой сосновый лес / сухой песок [A_1 - dry coniferous forest / dry sand]
PL	Пригородное лесничество, квартал 17 [Prigorodnoe forestry, forest compartment 17]	80	10Ps	0,7 / II	лш-бр [ling-lich]	A_1A_2 –переходный тип соснового леса / сухой-влажный песок [Transitional type of coniferous forest / dry sand-wet sand]
Болотные ценопопуляции [Bog land cenopopulations]						
Izi Kup	Пригородное лесничество, квартал 17, болото «Изи Куп» [Prigorodnoe forestry, Izi Kup bog, forest compartment 17]	60	10Ps	0,6 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Шифр ценопопуляции [Coenopopulation code]	Местонахождение [Location]	Возраст, лет [Age, year]	Состав [Stand composition]	Полнота / бонитет [Stand density / bonitet]	Тип леса [Forest type]	Тип условий произрастания / почвы [Forest growth conditions / soil]
Ilushkino	Пригородное лесничество, болото «Илюшкино» квартал 34 [Prigorodnoe forestry, Iluskino bog, forest compartment 34]	40	10Ps1Bp	0,7 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]
[45 km]	Пригордное лесничество, болото «45-й километр», квартал 3 [Prigorodnoe forestry, 45 km bog, forest compartment 3]	100	10Ps	0,8 / V	сфаг [sphag]	A_5 – сосновый лес на болотистых почвах / мокрый песок [Coniferous forest in boggy soil / wet sand]

Примечание. Состав: Ps – сосна обыкновенная *Pinus sylvestis* L., Bp – береза повислая *Betula pendula* Roth. Типы леса: бр – брусничный, лш – лишайниковый, бр-лш – брусничнo-лишайниковый, сфаг – сфагновый.
[*Note.* Stand composition: Ps - *Pinus sylvestis* L., Bp - *Betula pendula* Roth. Forest type: ling - lingonberry, lich - lichen, ling-lich - lingonberry-lichen, sphag - sphagnum].

Расчет параметров генетической изменчивости и подразделённости ценопопуляций выполнен в программе POPGENE 1.31 [10]. Генетическая дифференциация ценопопуляций оценивалась на основе анализа генетической дистанции Нея [11] и G_{ST}-статистики Нея [12]. Для оценки статистической значимости различий встречаемости аллелей использован χ^2-тест, различия считались статистически значимыми при $p<0,01$. Дендрограмма генетического взаимоотношения ценопопуляций построена в программе POPTREEW [13] методом UPGMA на основе генетических дистанций Нея [11]. Анализ молекулярной вариансы (AMOVA) выполнен в программе GenAlEx [14], анализ главных координат (PCoA) и тест Мантеля для установления корреляции между матрицей географических и генетических дистанций по Нею выполнены с использованием программы PAST 3.25 [15].

Результаты исследования и обсуждение

ISSR-маркеры позволяют провести оценку уровня внутрипопуляционного и межпопуляционного генетического разнообразия, а также определить степень дивергенции популяций. ISSR-маркеры относятся к полилокусным ДНК-маркерам, у которых при использовании одного праймера обнаруживается множественное число локусов. В результате ПЦР с шестью ISSR-праймерами у 240 деревьев из семи ценопопуляций выявлено всего 215 локусов, из которых 208 оказались полиморфными. Количество локусов

у разных праймеров варьировало от 27 до 40, а их длина находилась в пределах от 200 до 2 500 п.н. Из табл. 2 видно, что изученные ценопопуляции отличались по количеству обнаруженных ISSR-локусов.

Таблица 2 [Table 2]

Параметры генетического разнообразия ценопопуляций сосны обыкновенной [Genetic diversity indicators of *Pinus sylvestris* L. coenopopulations] ($M \pm m_M$)

Ценопопуляции [Coenopopulations]	N	P	Na	Ne	He
Суходольные ценопопуляции [Dry land coenopopulations]					
UOL	187	79,1	1,791±0,028	1,321±0,021	0,205±0,011
KL	190	77,2	1,772±0,029	1,331±0,022	0,207±0,012
ML	162	67,9	1,679±0,032	1,289±0,022	0,182±0,012
PL	179	75,8	1,758±0,029	1,279±0,023	0,174±0,012
Для суходольных ценопопуляций [Across all dry land population. Total]	190	94,9	1,949±0,015	1,347±0,011	0,224±0,006
Болотные ценопопуляции [Bog land coenopopulations]					
Izi Kup	183	79,3	1,795±0,028	1,299±0,022	0,187±0,012
Ilushkino	194	84,2	1,842±0,025	1,308±0,020	0,201±0,011
45 km MD	192	88,5	1,805±0,027	1,316±0,022	0,201±0,012
Для болотных ценопопуляций [Across all bog land population]	194	93,5	1,935±0,014	1,327±0,014	0,211±0,006
Для всех ценопопуляций [Across all coenopopulations]	215	97,2	1,972±0,010	1,359±0,008	0,232±0,004
Ценопопуляции [Coenopopulations]	N	P	Na	Ne	He
Суходольные ценопопуляции [Dry land cenopopulations]					
UOL	187	79,1	1,791±0,028	1,321±0,021	0,205±0,011
KL	190	77,2	1,772±0,029	1,331±0,022	0,207±0,012
ML	162	67,9	1,679±0,032	1,289±0,022	0,182±0,012
PL	179	75,8	1,758±0,029	1,279±0,023	0,174±0,012
Для суходольных ценопопуляций [Across all dry land oenopopulations. Total]	190	94,9	1,949±0,015	1,347±0,011	0,224±0,006
Болотные ценопопуляции [Bog land cenopopulations]					
Izi Kup	183	79,3	1,795±0,028	1,299±0,022	0,187±0,012
Ilushkino	194	84,2	1,842±0,025	1,308±0,020	0,201±0,011
45 km MD	192	88,5	1,805±0,027	1,316±0,022	0,201±0,012
Для болотных ценопопуляций [Across all bog land population. Total]	194	93,5	1,935±0,014	1,327±0,014	0,211±0,006
Для всех ценопопуляций [Across all coenopopulations. Total]	215	97,2	1,972±0,010	1,359±0,008	0,232±0,004

Примечание. N – количество локусов; P – процент полиморфных локусов, Na – наблюдаемое число аллелей на локус; Ne – эффективное число аллелей; He – ожидаемая гетерозиготность. [*Note.* N - Number of loci; P - Percentage of polymorphic loci; Na - Observed number of alleles per loci; Ne - Effective number of alleles; He - Expected heterozygosity].

Наименьшее количество ISSR-локусов обнаружено в суходольной ценопопуляции из Моркинского лесничества «МЛ» (162 шт.), в то время как наибольшее количество наблюдалось в болотной ценопопуляции «Илюшкино» (194 шт.).

Доля полиморфных локусов при 100-процентном критерии полиморфности в большинстве случаев оказалась выше у выборок деревьев из болотных ценопопуляций (79,3–88,5%) по сравнению с деревьями из суходольных насаждений (67,9–79,1%). Также для болотных ценопопуляций выявлены наибольшие значения наблюдаемого числа аллелей на локус (от 1,795 до 1,842). Напротив, для суходольных ценопопуляций установлены наименьшие значения наблюдаемого числа аллелей на локус (от 1,679 до 1,791). Интересно отметить, что суходольные ценопопуляции различались между собой в большей мере по эффективному числу аллелей и ожидаемой гетерозиготности, чем болотные. Об этом свидетельствует тот факт, что именно в суходольных ценопопуляциях выявлены как минимальные значения эффективного числа аллелей и ожидаемой гетерозиготности (1,279 и 0,174 соответственно), так и максимальные (1,331 и 0,207 соответственно). В целом значения основных показателей генетического разнообразия ISSR-маркеров свидетельствовали о высоком уровне генетического полиморфизма изученных болотных и суходольных ценопопуляций, так как полученные значения не уступали аналогичным показателям, установленным для сосны обыкновенной другими авторами с использованием того же вида ДНК-маркеров [9, 16].

Обобщенные значения параметров генетического разнообразия для суходольных и болотных ценопопуляций оказались близкими: доля полиморфных локусов составила 94,9 и 93,5%, наблюдаемое число аллелей – 1,949 и 1,935, эффективное число аллелей – 1,347 и 1,327 и ожидаемая гетерозиготность – 0,224 и 0,211 соответственно для суходолов и болот. Существенной зависимости уровня генетического разнообразия, выраженного через гетерозиготность, от почвенно-экологических условий не выявлено. Другими авторами на основе анализа разных видов молекулярных маркеров для популяций древесных видов также показано отсутствие связи между уровнем гетерозиготности и почвенно-экологическими условиями [5, 17, 18].

Свидетельством отличающейся генетической структуры может служить разная частота встречаемости ПЦР-фрагментов (аллелей). Анализ встречаемости ISSR-маркеров у обобщенных выборок деревьев из суходольных и болотных экотопов показал, что одинаковые ПЦР-фрагменты могут встречаться в разных ценопопуляциях как с близкой, так и с существенно различающейся частотой. Например, при использовании праймера $(CA)_6AC$ ПЦР-фрагмент длинной 2 500 п.н. обнаружен у 70% деревьев из болотных ценопопуляций. У группы деревьев из суходольных ценопопуляций тот же самый фрагмент найден только у 15% деревьев. В то же время для ряда ПЦР-фрагментов установлена близкая встречаемость у сравниваемых групп деревьев. Например, близкой встречаемостью характеризуются полученные

с праймером $(CA)_6AC$ ПРЦ-фрагменты длинной 1 450, 740, 450 п.н. и др. Сравнение рядов распределения встречаемости ПЦР-фрагментов у выборок деревьев из болотных и суходольных экотопов выполнено на основе расчета критерия χ^2 (табл. 3). Установлено, что различия математически значимы для 5 случаев из 6 ($p<0,01$). Только для праймера $(AG)_8T$ установлено, что частоты встречаемости ПЦР-фрагментов у выборок деревьев из болотной и суходольных ценопопуляций отличались статистически не значимо. Выявленная статистическая значимость различий встречаемости ISSR-маркеров, полученных с пятью праймерами, позволяет говорить об отличающейся генетической структуре болотных и суходольных ценопопуляций сосны обыкновенной, сформированных в относительно однородных климатических условиях в пределах Республики Марий Эл. Формирование отличающейся генетической структуры может происходить вследствие ярко выраженной репродуктивной изоляции между суходольными и болотными популяциями, выявленной ранее для сосны обыкновенной [6]. Ранее также были установлены различия в количестве аллелей аллозимных локусов для насаждений сосны обыкновенной и сосны черной, произрастающих в разных почвенно-экологических условиях [5, 17].

Таблица 3 [Table 3]

Результаты χ^2-теста встречаемости ISSR-маркеров в болотных и суходольных ценопопуляциях
[Result of Chi-square tests for occurrence of ISSR-markers in the bog land and dry land coenopopulations]

Критерий χ^2 [Criterion χ^2]	Значение χ^2 для различных ISSR-праймеров [Value χ^2 for different ISSR-primers]					
	$(CA)_6AGCT$	$(CA)_6AG$	$(CA)_6GT$	$(CA)_6AC$	$(AG)_8T$	$(AG)_8GCT$
Расчетный χ^2 [Calculated χ^2]	189,21	135,39	196,94	337,80	46,63*	492,17
Табличный χ^2, $p<0,01$ [Table χ^2, $p<0.01$]	63,87	72,06	65,25	70,70	54,05	72,06

Примечание. * статистически не значимо ($p<0,01$).
[*Note.* * not significant, $p<0.01$].

Наименьшие генетические дистанции Нея установлены между выборками деревьев из суходольных ценопопуляций «ML» и «PL» (0,100) и между болотными ценопопуляциями «Izi Kup» и «45 km» (0,111). Самые большие значения генетической дистанции Нея выявлены между древостоем болота «Изи Куп» и суходольным насаждением «PL» (0,317), а также между болотной ценопопуляцией «45 km» и суходольной ценопопуляцией «KL» (0,308). Построенная методом UPGMA дендрограмма показала, что болотные насаждения составляют отдельный кластер (рис. 1). Это может указывать на наличие генетических процессов, обусловливающих дивергенцию суходольных и болотных ценопопуляций сосны обыкновенной.

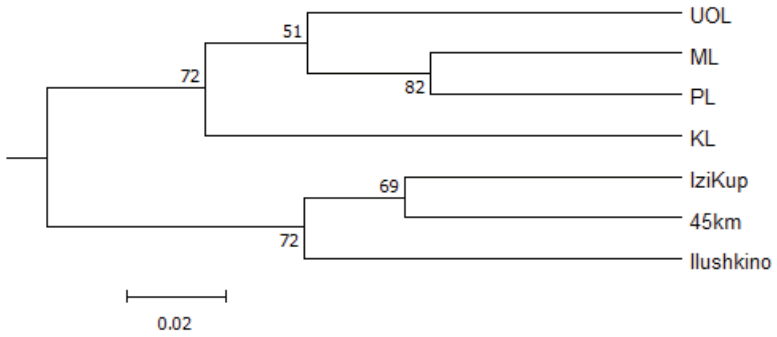

Рис. 1. UPGMA дендрограмма, построенная с использованием генетической дистанции по Нею между болотными и суходольными ценопопуляциями. В узлах ветвления приведены значения бутсрэп-поддержки (10 000 репликаций)
[**Fig. 1.** UPGMA tree constructed using Nei's genetic distances of bog land and dry land coenopopulations]

На основе результатов анализа главных координат (PCoA) все изученные ценопопуляции можно разделить на 3 группы (рис. 2). В первую группу отнесены все болотные ценопопуляции (Изи Куп, Илюшкино и 45 км), вторую группу составили суходольные ценопопуляции из Пригородного лесничества (PL), Моркинского лесничества (ML) и Учебно-опытного лесничества (UOL).

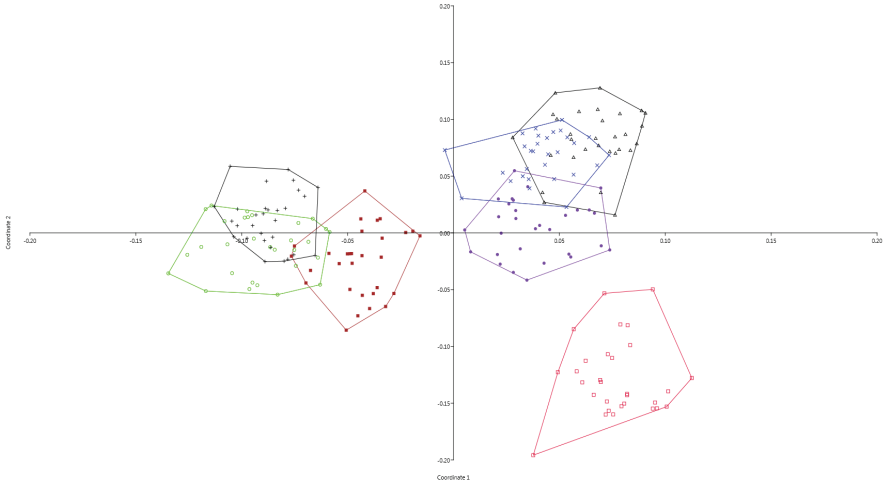

Рис. 2. Расположение в пространстве главных координат (PCoA) деревьев сосны обыкновенной из суходольных и болотных ценопопуляций
[**Fig. 2.** Projection of *Pinus sylvestris* L. individuals from upland and bog land coenopopulations on the two-coordinate system according to the PCoA analysis]
● UOL; □ KL; × ML; Δ PL; ○ Izi Kup; ■ Ilushkino; + 45 km

Обособленное положение ценопопуляции из Килемарского лесничества (KL) может быть объяснено некоторым удалением данного насаждения от всех других, вследствие чего может наблюдаться изоляция расстоянием. Для оценки влияния изоляции расстоянием выполнен тест Мантеля, который показал наличие слабой положительной корреляции между генетической и географической дистанциями для изученных ценопопуляций сосны обыкновенной ($R = 0{,}3085$, $p = 0{,}1728$).

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) показал, что в составе общей генетической изменчивости 9% генетического разнообразия приходилось на изменчивость между группами суходольных и болотных ценопопуляций, 13% – на изменчивость между ценопопуляциями внутри групп и 78% – на внутрипопуляционный полиморфизм (табл. 4).

Оценка структуры генетического разнообразия и дифференциации по ISSR-локусам выполнена путем расчетов ожидаемой доли гетерозиготных генотипов во всей выборке (H_T), ожидаемой доли гетерозиготных генотипов в ценопопуляциях (H_S) и показателя генетической подразделённости (G_{ST}) (табл. 5). Ожидаемая доля гетерозигоных генотипов для всех суходольных и болотных ценопопуляций, а также ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельных суходольных и болотных ценопопуляциях оказались близкими (0,222 и 0,211; 0,192 и 0,192 соответственно). Суходольные ценопопуляции более генетически дифференцированы друг от друга по сравнению с болотными, на что указывает большее значение показателя генетической подразделенности G_{ST} (0,138 против 0,093).

Таблица 4 [Table 4]

Значения молекулярной вариансы (AMOVA) в ценопопуляциях сосны обыкновенной
[Values of molecular variance (AMOVA) for *Pinus sylvestris* coenopopulations]

Источник изменчивости [Source of variation]	Число степеней свободы [Degrees of freedom, df]	Сумма квадратов [Sum of squares, SS]	Средний квадрат [Mean square, MS]	Дисперсия [Variance, V]	Процент изменчивости [Percentage of variation]
Между группами ценопопуляций [Among groups of coenopopulations]	1	471,96	471,96	3,01	9
Между ценопуляциями внутри групп [Among coenopopulations within groups]	5	810,63	162,13	4,52	13
Внутри ценопопуляций [Within coenopopulations]	203	5371,87	26,46	26,46	78
Итого [Total]	209	6654,46		33,99	100

Таблица 5 [Table 5]

Показатели структуры генетического разнообразия и дифференциации болотных и суходольных ценопопуляций сосны обыкновенной [Indicators of the structure of genetic diversity and differentiation of the bog land and dry land *Pinus sylvestris* coenopopulations] ($M \pm m_M$)

Группа ценопопуляций [Group of coenopopulations]	Ожидаемая доля гетерозиготных генотипов во всей популяции [The expected proportion of heterozygous genotypes in the general population], H_T	Ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в ценопопуляциях [The expected proportion of heterozygous genotypes in the coenopopulations], Hs	Показатель генетической подразделённости, [Genetic differentiation index], G_{ST}
Суходольные ценопопуляции [Dry land coenopopulations]	0,222±0,03	0,192±0,02	0,137
Болотные ценопопуляции [Bog land coenopopulations]	0,211±0,03	0,192±0,02	0,093
Итого [Total]	0,232±0,02	0,192±0,01	0,170

Показатель генетической подразделённости всех изученных ценопопуляций (Gst) составил 0,170, а это означает, что основная доля полиморфизма ISSR-локусов (0,83) приходится на изменчивость внутри насаждений сосны обыкновенной. Сосредоточенность основной части генетического полиморфизма внутри популяций древесных видов также выявлена с использованием анализа аллозимов [5], ISSR-маркеров [9], SNPs [19] и ядерных микросателлитов [20]. Необходимо отметить, что установленная генетическая подразделённость географически близких болотных и суходольных ценопопуляций сосны обыкновенной по ISSR-маркерам превышает уровень подразделённости, выявленный ранее с использованием такого же набора праймеров, для насаждений сосны обыкновенной, находящихся на расстоянии 150–600 км друг от друга (0,170 против 0,127) [21]. Данный вывод согласуется с результатами исследования роли экологических факторов в формировании генетической структуры популяций ели европейской, в ходе которых выявлен более высокий эффект экологической изоляции по сравнению с влиянием изоляции расстоянием [22].

Заключение

В результате сравнительных исследований болотных и суходольных ценопопуляций сосны обыкновенной выявлены их высокое генетическое разнообразие и отличающаяся генетическая структура. Зависимость между уровнем генетической изменчивости ценопопуляций и почвенно-гидрологическими условиями не установлена, так как и среди болот и среди суходолов

встречались насаждения с относительно высокими и низкими значениями показателей генетического разнообразия. Важным результатом исследований является то, что выявлены статистически значимые различия по встречаемости ISSR-маркеров, полученных с пятью ISSR-праймерами из шести, у групп деревьев из суходольных и болотных ценопопуляций, произрастающих в одинаковых климатических условиях Республики Марий Эл. Кроме этого, дендрограмма, построенная на основе генетической дистанции Нея, и анализ главных компонентов показали, что все болотные ценопопуляции отнесены в одну изолированную от суходольных насаждений группу. Статистически значимые различия по встречаемости ISSR-локусов и отнесение всех болотных ценопопуляций в одну группу могут указывать на наличие репродуктивной изоляции между ценопопуляциями, сформированными в болотных и суходольных экотопах. На основе анализа молекулярной вариансы (AMOVA) можно утверждать, что общая генетическая изменчивость включает 9% генетического разнообразия, приходящегося на изменчивость между группами ценопопуляций, 13% изменчивости между ценопопуляциями внутри групп и 78% внутриценопопуляционного полиморфизма. Показатель генетической подразделённости всех ценопопуляций (Gst) составил 0,170, это указывает на то, что основная доля полиморфизма ISSR-маркеров (0,83) приходилась на изменчивость внутри ценопопуляций сосны обыкновенной.

Литература

1. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. № 6. С. 58–75.
2. Пименов А.В., Седельникова Т.С. Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30, № 1–2. С. 157–161.
3. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.
4. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 11. С. 1543–1520.
5. Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 1–2. С. 120–126.
6. Петрова И.В., Санников С.Н., Черепанова О.Е. Репродуктивная изоляция и генетическая дифференциация суходольных и болотных популяций *Pinus sylvestris* L. Западной Сибири и Русской равнины // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 28–37.
7. Petrova I.V., Sannikov S.N., Cherepanova O.E., Sannikova N.S. Reproductive isolation and disruptive selection as factors of genetic divergence between *Pinus sylvestris* L. populations // Russian Journal of Ecology. 2013. № 4. PP. 296–302. doi: 10.1134/S1067413613040103
8. Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochemical Bulletin. 1987. Vol. 19. PP. 11–15.

9. Hui-yu L., Jing J., Gui-feng L., Xu-jun M., Jing-xiang D., Shi-jie L. Genetic variation and division of *Pinus sylvestris* provenances by ISSR markers // Journal of Forest Research. 2005. Vol. 16 (3). PP. 216–218.
10. Yeh F.C., Yang R., Boyle T.J., Ye Z., Xiyan J.M. POPGENE 32, Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis, Version 1.32; Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta: Edmonton, Canada. 2000. URL: https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene.pdf (accessed 15.04.2019).
11. Nei M. Genetic distance between populations // The American Naturalist. 1972. Vol. 106 (949). PP. 283–292.
12. Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam : North-Holland Publ. Co, 1975. 288 p.
13. Takezaki N., Nei M, Tamura K. POPTREEW: Web Version of POPTREE for Constructing Population Trees from Allele Frequency Data and Computing Some Other Quantities // Molecular Biology and Evolution. 2014. Vol. 31 (6). PP. 1622–1624. doi: 10.1093/molbev/msu093
14. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update // Bioinformatics. 2012 Vol. 28 (19). PP. 2537–2539. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460
15. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4 (1). PP. 1–9.
16. Vidyakin A.I., Boronnikovab S.V., Nechayeva Y.S., Pryshnivskaya Y.V., Boboshina I.V. Genetic variation, population structure, and differentiation in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the northeast of the Russian Plain as inferred from the molecular genetic analysis data // Russian Journal of Genetic. 2015. Vol. 51 (12). PP. 1213–1220. doi: 10.1134/S1022795415120133
17. Boyle. T., Liengsiri C., Piewluang C. Genetic structure of black spruce on two contrasting sites // Heredity. 1990. Vol. 65. PP. 393–399.
18. O'reilly G.J., Parker W.H., Cheliak W.M. Isozyme differentiation of upland and lowland *Picea mariana* stands in northern Ontario // Silvae Genetica. 1985. Vol. 34. PP. 214–220.
19. Mosca E., Eckert A.J., Di Pierro E.A., Rocchini D., La Porta N., Belletti P., Neal D.B. The geographical and environmental determinants of genetic diversity for four alpine conifers of the European Alps // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21 (22). PP. 5530–5545. doi: 10.1111/mec.12043
20. Oreshkova N.V., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P. Analysis of genetic structure and differentiation of the bog and dry land populations of *Pinus sibirica* Du Tour based on nuclear microsatellite loci // Russian Journal of Genetic. 2014. Vol. 50 (9). PP. 934–941. doi: 10.1134/S1022795414090105
21. Криворотова Т.Н., Шейкина О.В. Генетическая структура лесосеменных плантаций и насаждений сосны обыкновенной в Среднем Поволжье // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 1 (21). С. 77–86.
22. Захарова К.В., Сейц К.С. Роль экологических факторов в формировании генетической структуры популяций *P. abies* (L.) Karst // Экологическая генетика. 2017. Т. 15, № 2. С. 11–20. doi: 10.17816/ecogen15211-20

Поступила в редакцию 27.05.2019 г.; повторно 06.11.2019 г.;
принята 29.05.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Шейкина Ольга Викторовна **–** канд. с.-х. наук, доцент кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии Поволжского государственного технологического университета (Россия, 424000, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3).

ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7507-8588
E-mail: shejkinaov@volgatech.net
Гладков Юрий Федорович **–** начальник отдела защиты леса и государственного лесопатологического мониторинга Филиала ФБУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Республики Марий Эл» (Россия, 424000, г. Йошкар-Ола, ул. Комсомольская, 83).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-6059-7601

Для цитирования: Шейкина О.В., Гладков Ю.Ф. Генетическое разнообразие и дифференциация ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), сформированных в болотных и суходольных экотопах // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 101–118. doi: 10.17223/19988591/50/5

For citation: Sheikina OV, Gladkov YuF. Genetic diversity and differentiation of *Pinus sylvestris* L. coenopopulations growing in bog land and upland ecotopes. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:101-118. doi: 10.17223/19988591/50/5 In Russian, English Summary

Olga V. Sheikina[1], Yuriy F. Gladkov[2]

[1] Volga State University of Technology, Yoshkar-Ola, Russian Federation
[2] Branch of the Federal Budgetary Institution Russian Center for Forest Protection – Center for Forest Protection of the Republic of Mari El, Yoshkar-Ola, Russian Federation

Genetic diversity and differentiation of *Pinus sylvestris* L. coenopopulations growing in bog land and upland ecotopes

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forming coenopopulations in diverse soil-hydrological conditions is of utmost interest in studying the environmental mechanisms of divergence among populations of tree species. The analysis of protein polymorphism educed the genetic differentiation between bog land and upland coenopopulations of Scots pine, emerging from phenological isolation. Thus, we find it essential to study further the mechanisms of developing the population structure of tree plants with the use of more meaningful methods of molecular genetic analysis that would allow identifying differences at the DNA level. The aim of the research is to study the indicators of genetic diversity and differentiation of coenopopulations of Scots pine growing in contrastive swamp and dry land conditions, using ISSR markers.

The polymerase chain reaction (PCR) method with ISSR primers was used to identify the level of genetic polymorphism and differentiation. DNA for analysis was isolated from the cambial layer of the trunk using the CTAB method. Four upland and three bog coenopopulations were studied in total (*See Table 1*). Within each coenopopulation, 30 trees were analyzed using $(CA)_6AGCT$, $(CA)_6AG$, $(CA)_6GT$, $(CA)_6AC$, $(AG)_8T$ and $(AG)_8GCT$ primers. We used the following reaction mixture (total volume of 10 µl) to amplify DNA with ISSR primers: 1 µl of PCR buffer; 0.2 µl 10 mM dNTPs; 0.1 µl of 100 µm primer; 1 µl of DNA sample; 0.1 µl of Taq polymerase (2 u / µl); 7.6 µl of water. PCR mode: 5 min. denaturation at 94 °C, 35 cycles: 0.5 min. denaturation at 94 ° C, 45 sec. annealing at 60 ° C, 45 sec elongation at 72 °C, final elongation for 7 min at 72 °C. The PCR results were visualized by electrophoresis in 1.5% agarose gel in TBE buffer. The results were recorded and data were processed using the GelDoc 2000 gel documentation system (Bio-Rad, USA) and the Quantity One® Version 4.6.3 software package. The date analysis was performed by the software tools POPGENE ver. 1.31., POPTREEW, GenAlEx and PAST 3.25.

We revealed that out of 215 ISSR-loci elicited in 240 trees out of eight coenopopulations 208 ISSR-loci were polymorphic. The number of elicited ISSR

loci in different coenopopulations varied from 162 to 194 (*See Table 2*). The studied coenopopulations were characterized by different levels of genetic diversity. Indicators of genetic diversity ranged within the following: the proportion of polymorphic loci was 67.9-88.5; the observed number of alleles was 1.679-1.805; effective number of alleles 1.279-1.331; the expected heterozygosity was 0.174-0.207. However, no dependency of genetic diversity indicators on soil-hydrological conditions has been found. Moreover, we considered that dry and bog coenopopulations differed significantly in the ISSR-markers frequency obtained with five of six ISSR-primers, which indicates a different genetic structure (*See Table 3*). Nei's genetic distance between different coenopopulations varied from 0.100 to 0.317. The UPGMA dendrogram and analysis of principal coordinates (PCoA) show that the bog forests make up a separate cluster (*See Fig. 1 and 2*). This may be a sign that there are genetic processes inducing the divergence of dry and bog coenopopulations of Scots pine. The Mantel test shows that genetic distance between populations had a weak positive correlation with geographic distance (R=0.3085, P=0.1728). Analysis of molecular variance (AMOVA) shows that 9% of total variation was accounted for by differences between groups of upland and bog land coenopopulations (*See Table 4*). The percentage of genetic variation among coenopopulations within compared groups was 13%. The majority of the variation was found within populations (78%). The overall level of genetic subdivision of coenopopulations was 17% (G_{ST}=0.17), hence, the main part of genetic variation is inside the coenopopulations (83%) (*See Table 5*). Thus, we showed a significant impact on the genetic structure formation of *P. sylvestris* population in this research.

The paper contains 5 Tables, 2 Figures and *22 References.*

Key words: *Pinus sylvestris* L.; ISSR-markers; intra- and intercoenopopulational variability; soil moisture.

Funding: The study was funded by the Russian Foundation for Basic Research, the research project No 13-04-00483, and the Ministry of Education and Science of the Russian Federation within the framework of the basic part of the national assignment for higher education institutions and research organizations in the field of scientific activities No 37.8531.2017.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Sedel'nikova TS, Pimenov AV, Efremov SP. Morfologiya pyl'tsy sosny obyknovennoy na bolotakh i sukhodolakh [Morphology of pollen in scots pine trees growing in bogs and dry valleys]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2004;6:58-75. In Russian
2. Pimenov AV, Sedel'nikova TS. Kachestvennaya otsenka formovogo raznoobraziya sosny obyknovennoy v lesobolotnykh kompleksakh Zpradnoy Sibiri [Qualitative assessment of Scots pine shape diversity in the forest-bog complexes of Western Siberia]. *Khvoynye boreal'noy zony = Coniferous of the Boreal Area*. 2012;30(1-2):157-161. In Russian
3. Sedel'nikova TS, Pimenov AV, Efremov SP, Muratova EN. Osobennosti generativnoy sfery sosny obyknovennoy bolotnykh i sukhodol'nykh populyatsiy [Specific features of the generative sphere in scots pine of bog and dry valley populations]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2007;4:44-50. In Russian
4. Sedel'nikova TS, Muratova EN, Pimenov AV. Ekologicheskaya obuslovlennost' differentsiatsii kariotipov bolotnykh i sukhodol'nykh populyatsiy vidov Pinaceae [Ecological determination of karyotypes differentation in bog and dry valley populations of *Pinaceae* species]. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2010;95(11):1543-1520. In Russian

5. Larionova AY, Ekart AK. Geneticheskoe raznoobrazie i differentsiatsiya bolotnykh populyatsiy sosny [Genetic diversity and differentiation of swamp populations pine]. *Khvoynye boreal'noy zony = Coniferous of the Boreal Area*. 2010;27(1-2):120-126. In Russian
6. Petrova IV, Sannikov SN, Cherepanova OE. Reproductive isolation and genetic differentiation of dry land and bog populations of *Pinus sylvestris* L. in Western Siberia and Russian Plain. *Sibirskiy lesnoy zurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2017;4:28-37. doi: 10.15372/SJFS20170403 In Russian, English Summary
7. Petrova IV, Sannikov SN, Cherepanova OE, Sannikova NS. Reproductive isolation and disruptive selection as factors of genetic divergence between *Pinus sylvestris* L. populations. *Russian Journal of Ecology*. 2013;4:296-302. doi: 10.1134/S1067413613040103
8. Doyle JJ, Doyle JL. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 1987;19:11-15.
9. Hui-yu L, Jing J, Gui-feng L, Xu-jun M, Jing-xiang D, Shi-jie L. Genetic variation and division of *Pinus sylvestris* provenances by ISSR markers. *J Forest Research*. 2005;16(3):216-218.
10. Yeh FC, Yang R, Boyle TJ, Ye Z, Xiyan JM. POPGENE 32, Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis, Version 1.32; Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta: Edmonton, Canada. 2000. Available at: https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene.pdf (accessed 15.04.2019)
11. Nei M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist.* 1972;106(949):283-292.
12. Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam: North-Holland Publ. Co; 1975. 288 p.
13. Takezaki N, Nei M, Tamura K. POPTREEW: Web Version of POPTREE for Constructing Population Trees from Allele Frequency Data and Computing Some Other Quantities. *Molecular Biology and Evolution*. 2014;31(6):1622-1624. doi: 10.1093/molbev/msu093
14. Peakall R, Smouse PE. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2537-2539. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460
15. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9.
16. Vidyakin AI, Boronnikova SV, Nechayeva YS, Pryshnivskaya YV, Boboshina IV. Genetic variation, population structure, and differentiation in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the northeast of the Russian Plain as inferred from the molecular genetic analysis data. *Russian Journal of Genetic*. 2015;51(12):1213-1220. doi: 10.1134/S1022795415120133
17. Boyle T, Liengsiri C, Piewluang C. Genetic structure of black spruce on two contrasting sites. *Heredity*. 1990;65:393-399.
18. O'reilly GJ, Parker WH, Cheliak WM. Isozyme differentiation of upland and lowland *Picea mariana* stands in northern Ontario. *Silvae Genetica*. 1985;34:214-220.
19. Mosca E, Eckert AJ, Di Pierro EA, Rocchini D, La Porta N, Belletti P, Neal DB. The geographical and environmental determinants of genetic diversity for four alpine conifers of the European Alps. *Molecular Ecology*. 2012;21(22):5530-5545. doi: 10.1111/mec.12043
20. Oreshkova NV, Sedel'nikova TS, Pimenov AV, Efremov SP. Analysis of genetic structure and differentiation of the bog and dry land populations of *Pinus sibirica Du Tour* based on nuclear microsatellite loci. *Russian Journal of Genetic*. 2014;50(9):934-941. doi: 10.1134/S1022795414090105
21. Krivorotova TN, Sheykina OV. Geneticheskaya struktura lesosemennykh plantatsiy i nasazhdeniy sosny obyknovennoy v Srednem Povolzh'e [Genetic structure of seed orchards and natural stands of *Pinus sylvestris* in the Middle Volga region]. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya.*

Prirodopol'zovanie = Vestnik of Volga State University of Technology. Series "Forest. Ecology. Nature Management". 2014;1(21):77-86. In Russian

22. Zakharova KV, Seyts KS. The role of environmental factors in the formation of the genetic structure of *P. abies* populations. *Ecological Genetics*. 2017;15(2):11-20. doi: 10.17816/ecogen15211-20 In Russian, English Summary

Received 27 May 2019; Revised 06 November 2019;
Accepted 29 May 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Sheikina Olga V, Cand. Sci. (Agric.), Assoc. Prof., Department of Forest Plantation, Selection and Biotechnology, Volga State University of Technology, 3 Lenina Sq., Yoshkar-Ola 424000, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7507-8588
E-mail: shejkinaov@volgatech.net
Gladkov Yuriy F, Head of the Department of Forest Protection and State Forest Health Monitoring, Branch of the Federal Budgetary Institution Russian Office of Forest Protection, Office of Forest Protection in the Republic of Mari El, 83 Komsomolskaya Str., Yoshkar-Ola 424000, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-6059-7601
E-mail: dladkov-yuriy@yandex.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 119–134

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.121
doi: 10.17223/19988591/50/6

Т.А. Сизоненко

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги

Работа выполнена в рамках проекта «Вертикальные потоки углеродсодержащих парниковых газов в экосистемах бореальных лесов и болот в условиях современного климата» (№ 18-4-4-17) Комплексной программы Уральского отделения РАН 2018–2020 гг.

Дыхание тонких корней растений играет значительную роль в углеродном балансе лесных экосистем. Изучены сезонная и суточная динамики дыхания тонких корней пихты сибирской. Исследования проведены в течение двух вегетационных сезонов 2016 и 2018 гг. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги Республики Коми на неотрезанных тонких корнях пихты, расположенных в лесной подстилке торфянисто-подзолисто-глееватой почвы, с помощью инфракрасного газоанализатора. Установлено, что средние значения интенсивности выделения CO_2 тонкими корнями статистически значимо ($p<0,001$) различаются между двумя годами исследований. В сезонной динамике наблюдали усиление интенсивности дыхания тонких корней в июле или августе. Наиболее низкие значения выделения CO_2 зафиксированы в июне или сентябре. Как правило, снижение или увеличение интенсивности дыхания корней происходило равномерно в течение всего дня. В течение суток наблюдали тенденцию снижения дыхания корней в послеполуденное время. Показана положительная связь выделения CO_2 корнями пихты от температуры и отрицательная – от влажности лесной подстилки.

Ключевые слова: *суточная и сезонная динамика; температура почвы; влажность почвы; Республика Коми.*

Введение

Возрастание интереса к исследованию физиолого-биохимических процессов в корнях древесных растений в последние два десятилетия связано, прежде всего, с оценкой их вклада в углеродный баланс и обмен лесных фитоценозов. За счет корней и ассоциированных с ними микроорганизмов образуется от 50 до 70% углерода, аккумулированного в почве [1]. Корневое дыхание в лесных экосистемах варьирует в пределах 7–56%, а в луговых – 24–60% от общей эмиссии CO_2 с поверхности почвы [2], достигая в бореаль-

ных лесах в летний период значений свыше 70% [3]. Известно, что содержание углерода в корнях хвойных растений на Севере достигает 50% от сухой массы [4], поэтому вклад корневого дыхания в эмиссию CO_2 из почвы может быть значительным. Так, по нашим данным [5], дыхание тонких корней ели сибирской в подстилке елового леса средней тайги в течение вегетационного сезона обеспечивает до 55% суммарной почвенной эмиссии.

Дыхательная активность корневых окончаний зависит от условий окружающей среды, интенсивности физиологических процессов в надземных органах растения, активности микроорганизмов и наличия симбионтов. При снижении температуры почвы и дефиците влаги интенсивность дыхания уменьшается [6–8]. В течение вегетационного периода интенсивность газообмена связана с ростом корней. В корнях его максимум наступает раньше, чем у надземной части растений. Молодые активно растущие корни характеризуются более активным выделением CO_2, поскольку имеют большее количество меристематических клеток [9, 10].

У поглощающих корней диаметром менее 0,5–0,7 мм дыхание гораздо выше, чем у корней более крупной фракции. Эта разница особенно заметна в период их активного роста [10–12]. Величина Q_{10} дыхания корней, которая отражает степень увеличения скорости реакции при повышении температуры на 10 °С, находится обычно в пределах 1,6–3. Нарушение этой закономерности происходит в результате изменений окружающей среды или в неблагоприятных условиях, например при недостатке или избытке влаги в почве [13].

Выделение CO_2 тонкими корнями связано с содержанием азота в почве и усиливается при внесении азотных удобрений [12, 14, 15]. Отмечено, что микоризные окончания корней дышат активнее немикоризных [16], поскольку в них содержится компонент гриба, доля которого оценивается в среднем в 20–30% от объема колонизированного корня [17–19]. Известно, что дыхание эктомикоризного мицелия в целом выше, чем дыхание собственно тонкого корня [20]. Например, дыхание грибного симбионта в эктомикоризах сосны *Pinus contorta* Douglas ex London составляло 25% от общего дыхания, в то время как доля собственно корневого дыхания не превышала 15% [21]. Вклад микоризы лиственницы и сосны в эмиссию CO_2 существенно не различается и составляет около 20% от общего дыхания [22]. Дыхание почвы в эктомикоризных сообществах в два раза чувствительней к температуре почвы, чем в сообществах с арбускулярной микоризой [23].

В сезонной динамике дыхательная способность корней достигает минимальных значений в октябре, незначительно повышается в апреле–мае и заметно увеличивается в период активного роста корней с июня по август [5, 12, 13]. Подобную динамику отмечают также исследователи, изучавшие дыхание эктомикоризного грибного компонента у лиственницы [24].

В литературе описаны различные методы измерения дыхания тонких корней растений – от измерений в лаборатории с извлечением корней из почвы и, соответственно, их травмированием, до вычисления разности между

эмиссией CO_2 из почвы с присутствием корней и после их удаления [2, 7, 11–15]. В данной работе представлены результаты измерений дыхания непосредственно у интактных корней пихты в лесной подстилке. Ранее данная методика апробирована на других видах хвойных деревьев [5].

Пихта сибирская на территории Республики Коми занимает небольшие площади и отличается высокой требовательностью к плодородию и влажности почвы [25]. До настоящего времени, исследования дыхания корней пихты в зависимости от влажности и температуры почвы на территории Республики Коми не проводились. Ранее нами описаны особенности анатомического строения эктомикоризных корней пихты и приведены их некоторые функциональные характеристики [19].

Цель работы – изучение сезонной и суточной динамики дыхательной активности тонких корней пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в типе леса ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги в течение двух вегетационных сезонов.

Материалы и методики исследования

Исследования проводили в течение двух вегетационных периодов с мая по октябрь 2016 и 2018 гг. в ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги (62°17' N, 50°40' E). Класс бонитета – V. В составе древостоя более 90% приходится на ель (*Picea obovata* Ledeb.), заметна примесь березы (*Betula pubescens* Ehrh.), сосны (*Pinus sylvestris* L.) и пихты. Возраст деревьев основного полога 106–200 лет, почва – торфянисто-подзолисто-глееватая, супесчаная, подстилаемая суглинками [26]. Лесная подстилка мощностью до 7 см представлена слабо с полуразложившимися остатками сфагновых мхов, общая мощность торфянисто-подстилочных горизонтов 11–13 см. Горизонт A_0 характеризуется высокой кислотностью. По всему профилю присутствуют признаки оглеения и переувлажнения [27].

Согласно данным метеостанции «Усть-Вымь», в вегетационные периоды 2016 и 2018 гг. по сравнению со средними многолетними данными отмечена теплая и сухая погода. В мае 2016 г. наблюдали относительно теплую погоду, показатели температуры и влажности воздуха возрастали к середине июля. Среднемесячные значения температуры воздуха в этот период достигали 20 °С. В августе и сентябре обоих сезонов зафиксирована теплая и влажная погода. Относительная влажность лесной подстилки 2018 г. в дни проводимых измерений по сравнению с 2016 г. имела более высокие значения. Температура подстилки достигала максимальных значений в июле–августе. Минимальные значения влажности подстилки отмечены в июле 2016 г. и сентябре 2018 г. (табл. 1).

Дыхание неотрезанных (интактных) тонких корней диаметром менее 2 мм измеряли у деревьев пихты возрастом более 60 лет с помощью инфракрасного газоанализатора «Li 6400» (Li-Cor, США) и металлической по-

чвенной камеры объемом 212 см^3 в разное время суток в токе атмосферного воздуха. Корневую мочку с тонкими корнями осторожно извлекали из подстилки, очищали от почвы, укладывали во влажную марлю и в таком виде помещали в почвенную камеру. Скорость дыхания в камере регистрировали через 20–30 мин после стабилизации показаний прибора. Время одного измерения составляло 25 мин. Для расчета брали измерения, полученные из четырех промежутков времени: «утро» – примерно с 9 до 10 ч, «полдень» – с 12 до 13 ч, «после полудня» – с 15 до 16 ч, «вечер» – с 16 до 17 ч. После завершения измерений корни отделяли от дерева, высушивали и взвешивали. Интенсивность дыхания рассчитывали в мг CO_2 г$^{-1}$ч$^{-1}$. Всего за сезон 2016 г. измерено дыхание у 44 образцов корневых мочек, в 2018 г. – у 26 образцов. Значения температуры и влажности в камере фиксировали по показаниям прибора «Li 6400» (Li-Cor, США).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика погодных условий, температуры и влажности лесной подстилки в период вегетации 2016 и 2018 гг. в дни измерений [Weather conditions, temperature and moisture of litter during the vegetation period in 2016 and 2018] ($M \pm m_M$)

Даты наблюдений [Dates of observations]]	Температура воздуха* [Air temperature], °C	Относительная влажность воздуха* [Relative air moisture], %	Температура подстилки** [Litter temperature], °C	Влажность подстилки, м^{3}м$^{-3}$** [Litter moisture, m^{3}m^{-3}]
2016				
23.05–25.05	11,6±0,6	60,9±2,9	7,7±0,03	0,22±0,01
14.06–17.06	14,3±0,6	77,2±2,6	9,5±0,05	0,17±0,01
12.07–14.07	20,6±0,5	78,6±2,2	13,7±0,07	0,04±0,01
01.08–03.08	17,8±0,4	78,8±1,1	14,3±0,12	0,11±0,01
12.09–14.09	8,9±0,2	88,6±0,6	9,9±0,02	0,16±0,01
2018				
05.06–06.06	7,3±0,6	86,3±2,9	5,6±0,02	0,52±0,01
18.06–19.06	19,4±1,3	44,5±3,5	9,4±0,06	0,52±0,01
02.07–04.07	17,3±1,1	72,1±3,2	12,1±0,06	0,43±0,01
13.08–14.08	16,3±0,7	72,7±4,1	13,7±0,02	0,28±0,01
15.09–16.09	11,1±1,0	81,1±4,1	9,7±0,03	0,21±0,01

Примечание. *По данным метеостанции «Усть-Вымь» (www.rp5.ru; www.komimeteo.ru). **Температура и влажность лесной подстилки измерены с помощью датчиков Hobo Microstation (США).

[*Note.**According to the weather station "Ust-Vym"(www.rp5.ru; www.komimeteo.ru). **Hobo Microstation Data Loggers (USA) were used to measure the litter temperature and moisture]

Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ Microsoft Excel 2003, StatSoft STATISTICA 10 (лицензия Института биологии Коми НЦ УрО РАН). Для анализа применены методы одно- и двухфакторного ANOVA, *t*-критерия Стьюдента. В тексте и таблицах указаны средние арифметические значения и их стандартные ошибки ($M \pm m_M$). В тексте R соответствует коэффициенту корреляции Пирсона, N – количество наблюдений.

Результаты исследования

Ранее нами изучена сезонная и суточная динамика интенсивности дыхания тонких корней ели сибирской и сосны обыкновенной. Установлено, что в период активного роста тонких корней интенсивность дыхания увеличивается и зависит от температуры и влажности лесной подстилки [5, 28]. В 2016 г. начаты исследования структурно-функциональной организации тонких корней пихты сибирской [19]. В данной работе мы приводим характеристики сезонной и суточной динамики дыхания тонких корней пихты в течение двух вегетационных сезонов. Согласно нашим данным, средние показатели дыхания тонких корней пихты статистически значимо ($p<0,001$) различаются в 2016 и 2018 гг. и соответствуют значениям 0,79±0,01 и 0,58±0,01 мг CO_2 $г^{-1}ч^{-1}$.

Таблица 2 [Table 2]

Выделение CO_2 тонкими корнями пихты сибирской в течение вегетационных сезонов 2016 и 2018 гг.
[CO_2 emission by *Abies sibirica* fine roots during the vegetation periods in 2016 and 2018] ($M \pm m_M$)

Период измерений [Dates of observations]	Число измерений [Number of observations]	Выделение, мг CO_2, $г^{-1}$ $ч^{-1}$ [Respiration rate, mg CO_2 g^{-1} h^{-1}]	Температура в камере [Temperature in the camera], °C	Влажность в камере [Moisture in the camera], %
2016				
Май [May]	300	0,82 ± 0,02	25,8±0,1	59,1±0,7
Июнь [June]	450	0,76 ± 0,01	23,3±0,1	62,0±0,6
Июль [July]	600	0,77 ± 0,01	27,1±0,1	56,2±0,5
Август [August]	500	0,96 ± 0,01	28,9±0,1	64,6±0,5
Сентябрь [September]	350	0,61 ± 0,02	17,8±0,1	67,7±0,6
2018				
Июнь [June]	600	0,34 ± 0,01	19,6±0,2	50,7±0,3
Июль [July]	350	0,90 ± 0,01	25,3±0,3	61,7±0,4
Август [August]	50	0,60 ± 0,04	26,9±0,8	67,3±1,2
Сентябрь [September]	300	0,68 ± 0,02	18,5±0,3	69,9±0,5

Таблица 3 [Table 3]

Выделение CO_2 тонкими корнями пихты сибирской в течение суток
[Daily CO_2 emission by *Abies sibirica* fine roots] ($M \pm m_M$)

Период измерений [Dates of observations]	Выделение мг CO_2, $г^{-1}$ $ч^{-1}$ [Respiration rate, mg CO_2 g^{-1} h^{-1}]			
	Утро [Morning]	Полдень [Midday]	После полудня [Afternoon]	Вечер [Evening]
2016				
Май [May]	0,57±0,02	1,12±0,02	–	0,77±0,02
Июнь [June]	0,80±0,02	0,76±0,02	–	0,72±0,02
Июль [July]	0,94±0,02	0,45±0,02	0,55±0,02	1,03±0,02
Август [August]	0,80±0,02	0,98±0,02	1,05±0,02	0,99±0,02
Сентябрь [September]	0,63±0,03	0,81±0,02	0,50±0,02	0,50±0,02
Весь период [Whole season]	0,79±0,01	0,80±0,01	0,70±0,02	0,83±0,01
2018				
Июнь [June]	0,28±0,02	0,35±0,02	0,22±0,02	0,50±0,02
Июль [July]	0,82±0,02	1,66±0,03	0,80±0,03	0,69±0,02
Август [August]	–	0,60±0,03	–	–

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Период измерений [Dates of observations]	Выделение мг CO_2, $г^{-1}$ $ч^{-1}$ [Respiration rate, mg CO_2 g^{-1} h^{-1}]			
	Утро [Morning]	Полдень [Midday]	После полудня [Afternoon]	Вечер [Evening]
Сентябрь [September]	0,89±0,03	0,62±0,02	0,75±0,02	0,46±0,03
Весь период [Whole season]	0,56±0,02	0,66±0,02	0,55±0,02	0,55±0,02

Примечание. « – » – нет данных.
[*Note.* "–" no data].

В 2016 г. повышение интенсивности дыхания корней отмечено в августе, снижение – в сентябре ($F(4, 2192)=77,77$, $p<0,0001$) (табл. 2, 3). Увеличение дыхания корней в августе происходило в полдень, а затем в послеполуденное время. В июле наблюдали усиление дыхания корней в утренние и вечерние часы. Снижение дыхания в сентябре по сравнению с другими месяцами отмечали в течение всего дня, т.е. утром, днем и вечером. При этом в сентябре фиксировали наименьшие значения выделения CO_2 корнями ($F(10, 2182)=102,73$, $p<0,0001$).

Обнаружено, что в 2018 г. интенсивность дыхания корней увеличивалась в июле и снижалась в августе–сентябре ($F(3, 1296)=281,25$, $p<0,0001$). Минимальные значения выделения CO_2 отмечены в начале июня, когда в лесной подстилке фиксировали максимальный уровень влажности и минимальные значения температуры (см. табл. 1). Интенсификация дыхания в июле и его снижение в сентябре происходили равномерно в каждый промежуток измерений в течение дня, т.е. более высокие значения выделения CO_2 корнями в июле в утренние, дневные и вечерние часы по сравнению с другими месяцами ($F(6, 1287)=135,96$, $p<0,0001$).

В суточной динамике дыхания корней в 2016 г. наблюдали его активизацию в послеполуденное время летом и снижение в послеполуденное время осенью с некоторым повышением в вечерние часы ($F(3, 2192)=10,31$, $p<0,0001$). В 2018 г. дыхание корней усиливалось в полуденные часы, затем резко снижалось после полудня в вечернее время в летние месяцы. Обратную динамику суточного дыхания корней наблюдали в сентябре ($F(3, 1296)=6,30$, $p<0,0001$).

Обсуждение результатов исследования

Наиболее важными факторами, влияющими на дыхание корней древесных растений таежной зоны, являются температура и влажность лесной подстилки [29, 30]. Дыхание тонких корней может варьировать даже при незначительных изменениях температуры почвы [31]. Процесс дыхания корней ослабевает при затоплении, что связано с ухудшением аэрации [32]. Возрастание доступа кислорода в прикорневую зону в результате осушения торфяно-болотных почв приводит к усилению дыхания корней ели и сосны [33]. Подтопление корнеобитаемого слоя почвы снижает поступление органиче-

ских веществ, в том числе ассимилятов углерода, в поглощающие корни сосны из-за блокирования транспортных путей [34]. Дыхательная способность корней древесных растений увеличивается в период ростовых процессов с июня по август, а весной и осенью она, как правило, ниже [13, 28]. Подобные закономерности отмечены для грибного компонента эктомикоризных корней лиственницы [24]. В данном исследовании авторы наблюдали пик дыхания эктомикоризных гиф в июле и августе с последующим снижением осенью (сентябрь–октябрь), что связывали с ежегодным приростом тонких корней и влиянием температуры.

Согласно нашим данным, в 2016 г. дыхание корней слабо менялось в течение мая–июля, увеличиваясь к августу, затем снижалось в сентябре. В 2018 г. отмечено возрастание дыхания в июле с последующим снижением в августе–сентябре. В целом за два вегетационных периода выявлена положительная связь интенсивности дыхания тонких корней пихты с температурой лесной подстилки (табл. 4). Ранее аналогичная сезонная динамика дыхания корней была установлена для ели сибирской и сосны обыкновенной [5].

Таблица 4 [Table 4]

Коэффициенты корреляции (*R*) дыхания корней от температуры и влажности лесной подстилки в течение суток и вегетационного сезона
[Correlation (*R*) between root respiration and temperature and moisture of the litter, daily and seasonally]

Период измерения [Period of measurements]	Температура в камере [Temperature in the camera], ºС	Температура подстилки [Litter temperature], ºС	Влажность в камере [Moisture in the camera], %	Влажность в подстилке [Litter moisture], m^3/m^3
2016	+0,26*	+0,23*	+0,04*	–0,09*
2018	+0,19*	+0,59*	+0,42*	–0,38*

Примечание. *Статистическая значимость отличий ($p<0,05$).
[*Note*. Statistical significance of differences *$p<0.05$].

Полученные нами данные об интенсивности дыхания корней сопоставимы с результатами других исследователей, изучавших дыхание тонких интактных корней у разных видов сосны и ели, которое составляло от 0,16 до 3,0 мг CO_2 $г^{-1}ч^{-1}$ [12, 35, 36].

Согласно нашим исследованиям, в суточной динамике интенсивность дыхания тонких корней пихты снижалась в послеполуденные часы. Данная закономерность известна из литературы как «послеполуденная депрессия дыхания» и связана с увеличением температуры и снижением влажности почвы [13]. Ранее аналогичная суточная динамика установлена нами для сосны и ели [5]. Увеличение дыхания корней у древесных растений к полудню, отмеченное в ряде работ, могло быть связано с суточными изменениями температуры и влажности почвы [7, 37]. Усиление дыхания подземных органов в вечерние часы вызвано интенсивным поступлением в корни фотоассимилятов, образовавшихся в хвое в первой половине дня, когда фотосинтез в

кроне достигает максимальных величин [38]. Значение фотосинтеза для эктомикоризного симбиоза очевидно, поскольку в эктомикоризные грибы поступает до 20% чистой первичной продукции экосистемы [39, 40]. По другим данным, почти 50% углеводов, образованных в процессе фотосинтеза, транспортируется к корням, и приблизительно 40% общего ассимилированного углерода используется в корневом дыхании [41, 42]. Известно, что на дыхание тонких корней и почвы большое влияние оказывает фенологическое состояние деревьев [6].

За два года исследований мы наблюдали положительную связь дыхания тонких корней пихты от температуры (см. табл. 4).

При этом отмечено неоднозначное влияние на дыхание корней влажности в почве и в опытной камере. Связь дыхания корней с температурой при использовании значений влажности в камере была положительной, а при использовании значений влажности подтилки – отрицательной. В 2018 г. наблюдали более высокие значения коэффициентов корреляции, чем в 2016 г. Многочисленные исследования свидетельствуют о доминирующем влиянии температуры и влажности на дыхание корней, в том числе и на дыхание тонких корней, по сравнению с другими экологическими факторами [6, 7, 23, 43]. Особенно важное значение для выделения CO_2 корнями в литературе придают влиянию влажности почвы в условиях избыточного увлажнения [10, 32–34]. В ряде работ показано, что при снижении уровня грунтовых вод и улучшении аэрации в торфяной почве дыхание физиологически активных корней сосны и ели возрастает в 2,5–3 раза [10, 33]. T. Yan et al. [24] обнаружили, что дыхание эктомикоризных гиф в корнях (в насаждениях лиственницы) положительно коррелирует с температурой почвы, которая многими рассматривается в качестве основного фактора, влияющего на дыхание. Влияние влажности на дыхание корней в этой же работе было довольно неоднозначным. При высоких значениях данного параметра авторы наблюдали отрицательную корреляцию с дыханием гиф, поскольку избыток влаги в почве отрицательно влияет на их дыхание. Вероятно, отрицательная связь выделения CO_2 тонкими корнями пихты и влажности почвы, полученная нами в 2018 г., обусловлена довольно высокими показателями данного параметра в этот период, значения которого существенно превышали уровни 2016 г. (см. табл. 1).

Заключение

Таким образом, показано, что в ельнике чернично-сфагновом подзоны средней тайги дыхание тонких корней пихты сибирской за два года наблюдений существенно различается и характеризуется положительной связью с температурой лесной подстилки и отрицательной связью с влажностью лесной подстилки. В сезонной динамике наблюдали усиление выделения CO_2 корнями в июле или августе. Выявлено, что суточный ход интенсивности дыхания существенно различается в разные периоды вегетации, снижаясь в послеполуденные часы.

Автор выражает искреннюю признательность ведущему инженеру-электронику С.Н. Кузину (отдел лесобиологических проблем Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) за техническую помощь в проведении исследований, д-ру биол. наук, зав. отделом лесобиологических проблем Севера С.В. Загировой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) за ценные рекомендации при написании статьи.

Литература

1. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlav R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. 2013. Vol. 339. PP. 1615–1618. doi: 10.1126/science.1231923
2. Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // Почвоведение. 2010. № 12. С. 1479–1488.
3. Kadulin M.S., Smirnova I.E., Koptsyk G.N. The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik nature reserve in the Kola Subarctic // Eurasian Soil Science. 2017. Vol. 50, № 9. PP. 1055–1068. doi: 10.7868/S0032180X17090039
4. Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. Carbon concentrations and caloric value of organic matter in northern forest ecosystems // Russian Journal of Ecology. 2001. Vol. 32. № 1. PP. 63–65. doi: 10.1023/A:1009582318434
5. Сизоненко Т.А. Дыхательная активность эктомикориз ели сибирской и сосны обыкновенной в средней тайге // Лесоведение. 2017. № 3. С. 196–204.
6. Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y.Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10 // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. PP. 154–164. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x
7. Molchanov A.G. Effect of moisture availability on photosynthetic productivity and autotrophic respiration of an oak stand //Russian Journal of Plant Physiology. 2009. Vol. 56. № 6. PP. 769–779. doi: 10.1134/S1021443709060065
8. Wang B., Zha T.S., Jia X., Wu B., Zhang Y.Q., Qin S.G. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem // Biogeosciences. 2014. Vol. 11. PP. 259–268. doi: 10.5194/bg-11-259-2014
9. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений : учеб. пособие. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2001. 224 с.
10. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н. Динамика дыхания корней сосны и ели в северотаежных фитоценозах // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2014. № 2. С. 52–60.
11. Sun T., Mao Z. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species // Plant and Soil. 2011. Vol. 346. PP. 375–384. doi: 10.1007/s11104-011-0825-8
12. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // ИВУЗ. Лесной журнал. 2016. № 1. С. 100–114. doi: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.100
13. Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
14. Zogg G.P., Zak D.R., Burton A.J., Pregitzer K.S. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability // Tree Physiology. 1996. Vol. 16. PP. 719–725. doi: 10.1093/treephys/16.8.719

15. Makita N.,·Hirano Y., Sugimoto T., Tanikawa T., Ishii H. Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to in situ soil nitrogen fertility in a 100-year-old Chamaecyparis obtuse forest // Oecologia. 2015. Vol. 179. PP. 959–967. doi: 10.1007/s00442-015-3413-4
16. Nottingham A.T., Turner B.L., Winter K., van der Heijden, M.G.A., Tanner E.V.J. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest // New Phytologist. 2010. Vol. 186. PP. 957–967. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x
17. Ostonen I., Lõhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // Plant and Soil. 2003. Vol. 257. PP. 435–442. doi: 10.1023/A:1027305906159
18. Веселкин Д.В. Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных // Лесоведение. 2015. № 2. С. 140–146.
19. Сизоненко Т.А. Сезонная динамика строения и функциональной активности эктомикоризных корней пихты сибирской // Сибирский лесной журнал. 2017. № 6. С. 110–119. doi: 10.15372/SJFS20170609
20. Neumann J., Matzner E. Contribution of newly grown extramatrical ectomycorrhizal mycelium and fine roots to soil respiration in a young Norway spruce site // Plant and Soil. 2014. Vol. 378. PP. 73–82. doi: 10.1007/s11104-013-2018-0
21. Heinemeyer A., Hartley I.P., Evans S.P., Carreira J.A., Fuente D.L., Ineson P. Forest soil CO_2 flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. PP. 1786–1797. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x
22. Матвиенко А.И., Макаров М.И., Меняйло О.В. Биологические источники почвенного CO_2 под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной // Экология. 2014. № 3. С. 182–188. doi:10.7868/S036705971403007X
23. Wang X., Wang C. Mycorrhizal associations differentiate soil respiration in five temperate monocultures in Northeast China // Forest Ecology and Management. 2018. Vol. 430. PP. 78–85. doi: 10.1016/j.foreco.2018.08.001
24. Yan T., Qu T., Songc H., Suna Z., Zengb H., Penga S. Ectomycorrhizal fungi respiration quantification and drivers in three differently-aged larch plantations // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. Vol. 265. PP. 245–251. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.024
25. Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А., Новаковский А.Б. Видовое и ценотическое разнообразие пихтовых лесов предгорной и горной ландшафтных зон Северного и Приполярного Урала // Растительность России. 2016. № 29. С. 3–20. doi: 10.31111/vegrus/2016.29.3
26. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
27. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб. : Наука, 2006. 337 с.
28. Tvorozhnikova T.A., Zagirova S.V., Punegov V.V. Seasonal growth dynamics of Siberian spruce ectomycorrhiza and sugar content in it // Russian Journal of Plant Physiology. 2009. Vol. 56. № 1. P. 104–109. doi: 10.1134/S1021443709010154
29. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. : Наука, 1987. 156 с.
30. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен у хвойных. Екатеринбург : УрО РАН, 1999. 108 с.
31. Bhupinderpal-Singh N.A., Löfvenius M.O., Högberg M.N., Mellander P.E., Högberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year // Plant Cell and Environment. 2003. Vol. 26. PP. 1287–1296. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x
32. Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М. : Наука, 1964. 87 с.

33. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск : АГТУ, 2011. 338 с.
34. Веретенников А.В., Кузьмин Ю.И. Транспорт, распределение и потребление ^{14}C-ассимилятов у сосны обыкновенной при различном водном режиме торфяной почвы // Лесоведение. 1977. № 3. С. 34–41.
35. Ryan M.G., Lavigne M.B. Gower ST. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate // Journal of Geophysical Research. 1997. Vol. 102. PP. 28.871–28.883. doi: 10.1029/97JD01236
36. Clinton B.D., Vose J.M. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of CO_2 in controlled environments // Tree Physiology. 1999. Vol. 19. PP. 475–479.
37. Kutsch W.L., Staack A., Wotzel J., Middelhoff U., Kappen L. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest // New Phytologist. 2001. Vol. 150. PP. 157–168. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x
38. Загирова С.В. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале // Лесоведение. 2014. № 3. С. 3–10.
39. Treseder K.K., Allen M.F. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO_2 and nitrogen deposition // New Phytologist. 2000. Vol. 147. PP. 189–200. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x
40. Hasselquist N.J., Vargos R., Allen M.F. Using soil sensing technology to examine interactions and controls between ectomycorrhizal growth and environmental factors on soil CO_2 dynamics // Plant and Soil. 2010. Vol. 331. PP. 17–29. doi: 10.1007/s11104-009-0183-y
41. Atkin O.K., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // Trends in Plant Science. 2003. Vol. 8. PP. 343–351. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00136-5
42. Hopkins F., Gonzalez-Meler M.A., Flower C.E., Lynch D.J., Czimczik C., Tang J., Subke J.-A. Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration // New Phytologist. 2013. Vol. 199. PP. 339–351. doi: 10.1111/nph.12271
43. Yu S., Chen Y., Jie Z., Fu S., Li Z., Xia H., Zhou L. Temperature sensitivity of total soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components in six vegetation types of subtropical China // Science of The Total Environ. 2017. Vol. 607–608. PP. 160–167. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.194

Поступила в редакцию 30.09.2019 г.; повторно 17.04.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Сизоненко Татьяна Александровна – канд. биол. наук, н.с. отдела лесобиологических проблем Севера, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-8184-4018
E-mail: tvor.83@mail.ru

Для цитирования: Сизоненко Т.А. Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике черничнo-сфагновом средней тайги // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 119–134. doi: 10.17223/19988591/50/6

For citation: Sizonenko TA. *Abies sibirica* Ledeb. fine root respiration in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:119-134. doi: 10.17223/19988591/50/6 In Russian, English Summary

Tatyana A. Sizonenko

Institute of Biology, Komi Science Centre,Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), Syktyvkar, Russian Federation

Abies sibirica Ledeb. fine root respiration in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga

A recent interest in the study of physiological and biochemical processes in the underground organs of woody plants is due, first of all, to the assessment of their contribution to the carbon balance of forest ecosystems. Root respiration provides a significant part of the total CO_2 emission from the soil surface. *Abies sibirica* Ledeb. has a branched, but not deep, root system and prefers a certain soil fertility and moisture. This tree species does not grow on the permafrost grounds unlike *Picea obovata* Ledeb. and *Pinus sylvestris* L. Numerous literature sources describe various methods for measuring CO_2 in fine roots, from laboratory measurements to calculating the proportion of root respiration in the total CO_2 emission from soil.

Our study is based on the original data on the respiration of non-cut roots of *A. sibirica* in the litter with the minimal damage of the object and environment. The aim of this research is to characterize the seasonal and daily dynamics of fine root respiration rate in *A. sibirica* in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga for two growing seasons.

Measurements were performed from May to October in 2016 and 2018 during the vegetation periods in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga (N 62°17' E 50°40') of the 5th class of bonitet, stand composition was 9Po1Bp+Ps+As, tree age was 106-200 years, with soil as peaty-podzolic-gleyic, sandy loam, underlied by loams (Histic Albic Retisol). Weather conditions, litter temperature and moisture are presented in *Table 1*. Respiration of fine mycorrhizal roots (less than 2 mm in diameter) was measured in mature trees by infrared gas analyzer "Li 6400" (Li-Cor, USA) and soil camera during different times of the day in a stream of atmospheric air. Statistical data processing was performed using Microsoft Excel 2003, and STATISTICA 10.

Average values of fir fine root respiration differed significantly in 2016 and 2018 and were 0.79±0.01 mg CO_2 $g^{-1}h^{-1}$ and 0.58±0.01 mg CO_2 $g^{-1}h^{-1}$ (Student's t-test). In 2016, respiration rate was higher in August and lower in September (*See Table 2* and *Table 3*). In August, an increase in respiration rate was found only at noon and in the afternoon. In July, respiration rate was higher during morning and evening hours. In September, respiration rate was low during all day compared to other months. The lowest values of root CO_2 emission were found in September. In 2018, respiration was high in July and low in August–September. The lowest values of CO_2 emission were found in the beginning of June. July increase and September decrease in respiration rate occurred evenly in each measurement interval during the day.

Thus, in July, we found higher daily fine roots' CO_2 emission compared to other months. In 2016, the daily dynamics demonstrated an increase in root respiration during summer afternoons and its decrease during autumn afternoons followed by an evening increase in respiration. In 2018, summer root respiration increased in the noon and then decreased sharply in the afternoon and evening. The opposite trend was observed in September. We found a positive correlation of fir fine root respiration rate and temperature (*See Table 4*).

The direction of moisture influence on root respiration was different. Fine root respiration rate was correlated positively with camera moisture and negatively with soil moisture. In 2018, the dependence was much stronger than in 2016. Therefore,

A. sibirica fine root respiration was different during two years of observation in the bilberry-sphagnum spruce forest and correlated positively with the litter temperature, and negatively with the litter moisture. The seasonal dynamics showed an increased CO_2 emission in July and August. The daily dynamics of the respiration rate was different during different vegetation periods, but, in general, the respiration rate was lower during the afternoon hours.

The paper contains 4 Tables and 43 References.

Key words: daily and seasonal dynamics; soil temperature; soil moisture; Komi Republic.

Funding: This work was partially supported by the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Project (Grant No 18-4-4-17).

Acknowledgments: The author thanks SN Kuzin, Leading Engineer of the Department of Forest-Biological Problems of the North (IB FRC UrB RAS, Syktyvkar) for his technical support; SV Zagirova, Dr. Sci. (Biol.) (IB FRC UrB RAS, Syktyvkar) for her valuable and critical comments while writing the paper.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlav RD, Wardle DA, Lindahl BD. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*. 2013;339:1615-1618. doi: 10.1126/science.1231923
2. Yevdokimov IV, Larionova AA, Lopes de Gerenyu VO, Schmitt M, Bahn M. Experimental assessment of the contribution of plant root respiration to the emission of carbon dioxide from the soil. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(12):1373-1381. doi: 10.1134/S1064229310120070
3. Kadulin MS, Smirnova IE, Koptsyk GN. The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik Nature Reserve in the Kola Subarctic. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(9):1055-1068. doi: 10.1134/S1064229317090034
4. Bobkova KS, Tuzhilkina VV. Carbon concentrations and caloric value of organic matter in northern forest ecosystems. *Russian J Ecology*. 2001;32(1):63-65. doi: 10.1023/A:1009582318434
5. Sizonenko TA. Respiration of ectomycorrhizas of the Norway spruce and the Scots pine in middle taiga. *Lesovedenie = Russian J of Forest Science***.** 2017;3:196-204. In Russian
6. Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q10. *Global Change Biology*. 2006;12:154-164. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x
7. Molchanov AG. Effect of moisture availability on photosynthetic productivity and autotrophic respiration of an oak stand. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(6):769-779. doi: 10.1134/S1021443709060065
8. Wang B, Zha TS, Jia X, Wu B, Zhang YQ, Qin SG. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem. *Biogeosciences*. 2014;11:259-268. doi: 10.5194/bg-11-259-2014
9. Semikhatova OA, Chirkova TV. Fiziologiya dykhaniya rasteniy [Physiology of plant respiration]. St Petersburg: Saint Petersburg State Univ. Publ.; 2001. 224 p. In Russian
10. Zarubina LV, Konovalov VN, Feklistov PA, Klevtsov DN. Dinamika dykhaniya korney sosny i eli v severotaezhnykh fitotsenozakh [Dynamics of root respiration in pine and spruce trees of northern taiga plant communities]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki = Arctic Environmental Research*. 2014;2:52-60. In Russian

11. Sun T, Mao Z. Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*. 2011;346:375-384. doi: 10.1007/s11104-011-0825-8
12. Zarubina LV, Konovalov VN. Vliyanie prorezhivaniya i azota na sezonnuyu dinamiku dykhaniya korney sosny i eli [Impact of thinning and nitrogen on seasonal dynamics of pine and spruce root respiration]. *Lesnoy zhurnal =Russian Forestry J*. 2016;1:100-114. doi: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.100 In Russian
13. Tsel'niker YuL. Dykhanie korney i ego rol' v uglerodnom balanse drevostoya [Root respiration and its role in the carbon budget of a stand]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science***.** 2005;6:11-18. In Russian
14. Zogg GP, Zak DR, Burton AJ, Pregitzer KS. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology*. 1996;16:719-725. doi: 10.1093/treephys/16.8.719
15. Makita N,·Hirano Y, Sugimoto T, Tanikawa T, Ishii H. Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to in situ soil nitrogen fertility in a 100-year-old *Chamaecyparis* obtuse forest. *Oecologia*. 2015;179:959-967. doi: 10.1007/s00442-015-3413-4
16. Nottingham AT, Turner BL, Winter K, van der Heijden MGA, Tanner EVJ. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest. *New Phytologist*. 2010;186:957-967. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03226.x
17. Ostonen I, Lõhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions. *Plant and Soil*. 2003;257:435-442. doi: 10.1023/A:1027305906159
18. Veselkin DV. Sootnoshenie ob"emov griba i drevesnykh tkaney v ektomikoriznykh kornyakh khvoynykh [Volumetric ratio of fungal and wood tissues of ectomycorrhizal roots of conifers]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2015;2:140-146. In Russian
19. Sizonenko TA. Seasonal dynamics of structure and functional activity of ectomycorrhizal roots of the Siberian fir. *Sibirskij Lesnoj Zurnal = Siberian J Forest Science*. 2017;6:110-119. doi: 10.15372/SJFS20170609 In Russian, English Summary
20. Neumann J, Matzner E. Contribution of newly grown extramatrical ectomycorrhizal mycelium and fine roots to soil respiration in a young Norway spruce site. *Plant and Soil*. 2014;378:73-82. doi: 10.1007/s11104-013-2018-0
21. Heinemeyer A, Hartley IP, Evans SP, Carreira JA, Fuente DL, Ineson P. Forest soil CO_2 flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*. 2007;13:1786-1797. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x
22. Matvienko AI, Menyailo OV, Makarov MI. Biological sources of soil CO_2 under *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris*. *Russian J Ecology*. 2014;45:174-180. doi: 10.1134/S1067413614030072
23. Wang X, Wang C. Mycorrhizal associations differentiate soil respiration in five temperate monocultures in Northeast China. *Forest Ecology and Management*. 2018;430:78-85. doi: 10.1016/j.foreco.2018.08.001
24. Yan T, Qu T, Songc H, Suna Z, Zengb H, Penga S. Ectomycorrhizal fungi respiration quantification and drivers in three differently-aged larch plantations. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019;265:245-251. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.024
25. Degteva SV, Dubrovskiy YuA, Novakovskiy AB. Species and coenotic diversity of fir (*Abies sibirica*) forests in foothill and mountain landscapes of the Northern and Subpolar Urals. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2016;29:3-20. doi: 10.31111/vegrus/2016.29.3 In Russian
26. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field Guide of soils in Russia]. Moscow: Pochvennyy institut im VV Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 11.04.2017). In Russian

27. *Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* [Virgin spruce forest of North: Biodiversity, structure, functions]. Bobkova KS and Galenko EP, editors. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2006. 337 p. In Russian
28. Tvorozhnikova TA, Zagirova SV, Punegov VV. Seasonal growth dynamics of Siberian spruce ectomycorrhiza and sugar content in it. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(1):104-109. doi: 10.1134/S1021443709010154
29. Bobkova KS. Biologicheskaya produktivnost' khvoynykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 156 p. In Russian
30. Zagirova SV. Struktura assimilyatsionnogo apparata i CO_2-gazoobmena u khvoynykh [Structure of the assimilative tissue and CO_2-exchange in conifers]. Yekaterinburg: Ural Branch Publ.; 1999. 108 p. In Russian
31. Bhupinderpal-Singh NA, Löfvenius MO, Högberg MN, Mellander PE, Högberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell and Environment*. 2003;26:1287-1296. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x
32. Veretennikov AV. Vliyanie vremennogo izbytochnogo uvlazhneniya na fiziologicheskie protsessy drevesnykh rasteniy [The effect of temporary excess moisture on the physiological processes of woody plants]. Moskow: Nauka Publ.; 1964. 87 p. In Russian
33. Konovalov VN, Zarubina LV. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynykh na udobrennykh pochvakh [Ecological and physiological features of conifers on fertilized soils]. Arkhangel'sk: Arkhangelsk State Technical University Publ.; 2011. 338 p. In Russian
34. Veretennikov AV, Kuz'min YuI. Transport, raspredelenie i potreblenie ^{14}C-assimilyatov u sosny obyknovennoy pri razlichnom vodnom rezhime torfyanoy pochvy [Transport, distribution and consumption of ^{14}C-assimilates in Scots pine under different water conditions of peat soil]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 1977;3:34-41. In Russian
35. Ryan MG, Lavigne MB, Gower ST. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J Geophysical Research.* 1997;102:28.871-28.883. doi: 10.1029/97JD01236
36. Clinton BD, Vose JM. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: The importance of CO_2 in controlled environments. *Tree Physiology*. 1999;19:475-479.
37. Kutsch WL, Staack A, Wotzel J, Middelhoff U, Kappen L. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*. 2001;150:157-168. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00071.x
38. Zagirova SV. Struktura, soderzhanie pigmentov i fotosintez khvoi listvennitsy sibirskoy na Severnom i Pripolyarnom Urale [Structure, pigment content and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and Sub-Arctic Urals]. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2014;3:3-10. In Russian
39. Treseder KK, Allen MF. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO_2 and nitrogen deposition. *New Phytologist*. 2000;147:189-200. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x
40. Hasselquist NJ, Vargos R, Allen MF. Using soil sensing technology to examine interactions and controls between ectomycorrhizal growth and environmental factors on soil CO_2 dynamics. *Plant and Soil.* 2010;331:17-29. doi: 10.1007/s11104-009-0183-y
41. Atkin OK, Tjoelker MG. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*. 2003;8:343-351. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00136-5
42. Hopkins F, Gonzalez-Meler MA, Flower CE, Lynch DJ, Czimczik C, Tang J, Subke J-A. Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration. *New Phytologist*. 2013;199:339-351. doi: 10.1111/nph.12271

43. Yu S, Chen Y, Jie Z, Fu S, Li Z, Xia H, Zhou L. Temperature sensitivity of total soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components in six vegetation types of subtropical China. *Science of The Total Environ*. 2017;607-608:160-167. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.194

Received 30 September 2019; Revised 17 April 2020;
Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Sizonenko Tatyana A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Forest Science, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-8184-4018
E-mail: tvor.83@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 135–156

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574:504.064.36(470+571)
doi: 10.17223/19988591/50/7

А.М. Богданова[1], Е.В. Евстафьева[1], Н.В. Барановская[2], Е.Е. Ляпина[3], С.Л. Тымченко[1], Т.С. Большунова[4]

[1] Медицинская академия им. С.И. Георгиевского Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского, г. Симферополь, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский политехнический университет, г. Томск, Россия
[3] Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия
[4] АО «ТомскНИПИнефть», г. Томск, Россия

Территориальные особенности распределения ртути в эпифитных лишайниках Крымского полуострова

Работа выполнена при поддержке Программы развития федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского» на 2015–2024 гг. по проекту «Сеть академической мобильности «Академическая мобильность молодых ученых России» в 2017 году»; анализ ртути выполнен при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-29-24212/18_мк, а также в рамках госбюджетной темы № АААА-А17-117013050031-8.

Представлены результаты определения содержания ртути в пробах эпифитных лишайников (n=60) видов Evernia mesomorpha Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., *Parmelia sulcata* Tayl., *используемых в качестве биоиндикаторов атмосферной эмиссии тяжелых металлов. Образцы собраны в 2015–2018 гг. в природных и городских экосистемах в центральном, юго-западном, южном, юго-восточном и восточном географических регионах Крымского полуострова. Определение содержания ртути в сухой массе лишайников выполнено атомно-абсорбционным методом с использованием анализатора ртути «РА–915М», пиролитической приставки «ПИРО–915+» и пакета программ RA915P. Полученные результаты свидетельствуют об отличиях в содержании ртути в лишайниках из различных регионов, но при этом все величины, за исключением одной пробы в г. Симферополе (1,16 мкг/г), не выходят за пределы нормальных значений относительно кларка для наземных растений и колебались в пределах от 0,037 до 0,306 мкг/г при M=0,079±0,040 мкг/г. В целом аномальное содержание ртути на различных территориях полуострова не выявлено, а полученные значения сопоставимы с данными фонового содержания ртути в эпифитных лишайниках других регионов Российской Федерации. Более высокие значения (p<0,01) на мониторинговых площадках южного побережья по сравнению с центральным, восточным и юго-*

западным регионами могут быть обусловлены атмосферно-геохимическими особенностями этих территорий (количество осадков, морские аэрозоли, подводный вулканизм, ртутные металлогенические зоны).

Ключевые слова: *биосубстрат; биоаккумуляция; лихеноиндикация; тяжелые металлы; Республика Крым.*

Введение

В современных условиях в связи с интенсификацией процессов техногенного загрязнения и антропогенной трансформацией биосферы одним из важных направлений в области экологических исследований является мониторинг состояния окружающей среды (ОС), включающий определение содержания поллютантов в биотических и абиотических компонентах экосистем. Среди антропогенных факторов различной природы ведущее место занимает химическое загрязнение ОС, в том числе тяжелыми металлами. Ртуть признана международным научным сообществом одним из первоочередных металлов, подлежащих оценке и нормированию [1] в связи с тем, что она является глобальным загрязнителем 1-го класса опасности во всех средах (атмосферном воздухе, воде, почвах) и оказывает токсичное воздействие на биоту вне зависимости от дозы [2], поэтому ртутное загрязнение представляет проблему как для развивающихся, так и богатых стран. Обладая такими физико-химическими свойствами, как высокая подвижность, летучесть, растворимость, способность к аккумуляции, низкая температура плавления и кипения, этот элемент и его соединения легко мигрируют между средами и по трофическим цепям, а также переносятся на большие расстояния с воздушными массами [3–5]. В связи с этим при изучении ртутного загрязнения большое внимание уделяют атмосферной эмиссии этого элемента, наиболее чувствительными биоиндикаторами которой признаны такие компоненты растительного покрова, как лишайники [6]. Они обладают особыми аккумуляционными свойствами, большой продолжительностью жизни, не имеют специализированных органов поглощения элементов из почвы, не сбрасывают пораженные поллютантами части таллома, благодаря чему отражают многолетнюю атмосферную эмиссию металлов [7, 8].

На территории Российской Федерации, как и в большинстве стран, существует проблема ртутного загрязнения ОС, при этом на региональном уровне выделяют как антропогенные источники поступления ртути в биосферу (работа угольных теплоэлектростанций, производство первичных металлов, хлор-щелочное и аффинажное производства, сжигание твердых бытовых отходов), так и природные (дегазация земной коры, вулканические и геотермические выбросы, ртутные и полиметаллические месторождения), при этом Россия является участником международной Минаматской конвенции по контролю ртутного загрязнения. В связи с этим в некоторых преимущественно промышленно развитых регионах проводятся исследования, вклю-

чающие в том числе систематический биоэкологический мониторинг ртути в различных компонентах экосистем [9–13].

Однако, как показал анализ литературных источников, для южных территорий, включая Республику Крым, существуют лишь фрагментарные данные о территориальном распределении ртути в компонентах ОС [14–16], что подтверждает необходимость проведения исследований в этом направлении. Ранее нами проведен анализ содержания ртути в лишайниках, отобранных преимущественно на прибрежных территориях полуострова [17], который показал отсутствие аномальных превышений и территориальную неоднородность для этого элемента. Для получения более полной информации по другим территориям нами предпринято дальнейшее определение ртути в эпифитных лишайниках, произрастающих в центральном, юго-западном, южном, юго-восточном и восточном географических регионах Крымского полуострова в зонах с различной степенью антропогенной нагрузки. Результаты исследования и анализа объединенных данных (2015–2018 гг.) представлены в настоящей работе.

Материалы и методики исследования

Характеристика района исследования. Крымский полуостров расположен на территории Восточно-Европейской равнины (45°24'N; 34°00'E) в северной части Черного моря и омывается Азовским морем с северо-востока. Площадь составляет 26 860 км^2. Климат региона отличается в пределах физико-географических районов (Степной Крым и Крымские горы – умеренно континентальный климат, Южный берег Крыма – субтропический климат). Среднегодовые метеорологические характеристики составили: температура воздуха – 12,5°С, сумма осадков – 476 мм в 2015 г.; температура воздуха – 11,8ºС, сумма осадков – 750 мм, что в 1,3 раза выше нормы, в 2016 г.; температура воздуха – 12,3°С, осадков – 369 мм в 2017 г.; температура воздуха –12,7°С, осадков – 455,9 мм в 2018 г. [18]. По характеру рельефа выделяют Северо-Крымскую равнину с Тарханкутской возвышенностью (около 70% территории), грядово-холмистые равнины Керченского полуострова, 3 гряды Горного Крыма, разделенные продольными равнинами [19]. На территории полуострова выделяют свыше 440 видов и разновидностей почв, при этом в Горном Крыму вследствие разнообразия геологического строения и географических особенностей отмечена значительная дифференциация почвенного покрова с преобладанием горных лесных, горно-степных и горно-луговых черноземовидных, дерново-карбонатных почв, в то время как в равнинной части она менее выражена (преимущественно южные черноземы и темно-каштановые почвы) [20]. Для территории Южного берега и части Горного Крыма более характерны коричневые почвы. Наряду с рекреационной и сельскохозяйственной векторностью экономики, промышленный профиль региона определяют химическая и винодельческая

отрасли, производство стройматериалов, электротехнического и электронного оборудования, машино- и судостроение, пищевая и перерабатывающая промышленность [21], которые сосредоточены в таких крупных городах, как Симферополь, Красноперекопск, Армянск, Керчь, Севастополь.

Учитывая, что основными региональными источниками поступления ртути в Крымском регионе являются ртутные рудопроявления в Предгорной и Южнобережной металлогенических зонах и проявления рассеянной ртути в продуктах грязевого вулканизма на Керченском полуострове [22], а также принимая во внимание расположение большинства карьеров по добыче полезных ископаемых и горнодобывающих предприятий [23], для исследования выбрали территории с разной степенью антропогенной нагрузки, расположенные в пределах центрального, юго-западного, южного, юго-восточного и восточного регионов (рис. 1).

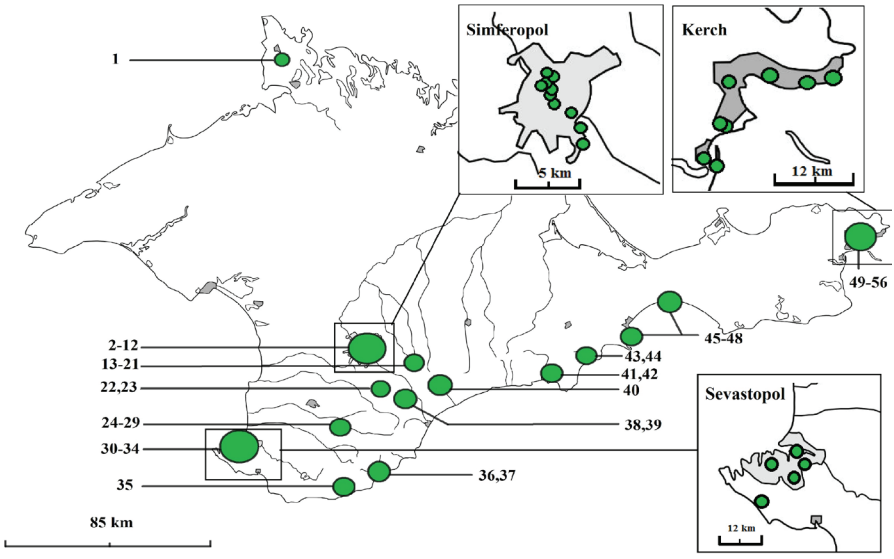

Рис. 1. Расположение площадок отбора лишайников видов *Evernia mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., *Parmelia sulcata* Tayl. на территории Крымского полуострова: *1* – г. Армянск; *2–12* – г. Симферополь; *13–21* – Красные пещеры; *22*, *23* – с. Краснолесье; *24–29* – с. Высокое; *30–34* – г. Севастополь; *35* – г. Ай-Петри; *36*, *37* – г. Ялта; *38*, *39* – г. Чатыр-Даг; *40* – г. Демерджи; *41*, *42* – г. Судак; *43*, *44* – пгт. Курортное; *45–48* – г. Феодосия; *49–56* – г. Керчь

[**Fig. 1.** Location of plots selected for collecting *Evernia mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., and *Parmelia sulcata* Tayl. in the Crimean peninsula: 1 - Armyansk; 2-12 - Simferopol; 13-21 - Red caves; 22, 23 - Krasnolesye; 24-29 - Vysokoye; 30-34 -Sevastopol; 35 - Plateau of Ai-Petri; 36, 37 - Yalta; 38, 39 - The plateaus of Chatyr-Dag; 40 - Demerdzhi-Yaila; 41, 42 - Sudak; 43, 44 - Kurortnoe; 45-48 - Feodosia; 49-56 - Kerch]

На первом этапе исследований в летние периоды в 2015–2016 гг. взяты 11 проб эпифитных лишайников вида *Evernia mesomorpha* Nyl., произрастающих на заповедных территориях (горные массивы Ай-Петри, Чатыр-Даг (верхнее и нижнее плато), Демерджи), в 2017 г. – 10 проб лишайников видов *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *E. prunastri* (L.) Ach. и *E. mesomorpha*, произрастающих в парковых зонах урбанизированных территорий (города Симферополь, Керчь, Феодосия). Подробное описание методик отбора проб, осуществленного в 2015–2017 гг. (13 площадок), и определения содержания в них ртути представлены в работе [17].

Летом 2018 г. взяты 40 проб лишайников видов *X. parietina*, *E. prunastri*, *Cladonia rangiformis* Hoffm., *Parmelia sulcata* Tayl. в парковых и селитебных зонах городов Симферополь, Керчь, Феодосия, Севастополь, Судак, Ялта и на условно фоновых участках природных экосистем в районе Красных пещер, с. Высокое, с. Краснолесье, Карадагского природного заповедника. Также отобрана проба в г. Армянске, относящемся к северному региону полуострова. Дополнительно или при отсутствии лишайников брали образцы мхов (n=3) вида гриммия подушковидная *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. Пробы лишайников и мхов взяты со стволов взрослых деревьев тополя черного *Populus nigra* L., сосны крымской *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, платана кленолистного *Platanus* × *acerifolia* (Aiton) Willd., кустарников кизильника крымского *Cotoneaster tauricus* Pojark., боярышника Поярковой *Crataegus pojarkovae* Kossych. на высоте 1,5–2,0 м от поверхности земли. Современные названия таксонов лишайников приведены по базе данных Mycobank [24]. Отбор и подготовка к анализу проб лишайников включали очистку образцов от инородных частиц, высушивание при комнатной температуре, измельчение и перемешивание для достижения наибольшей однородности материала [25].

Определение содержания ртути в образцах сухой массы лишайников и мхов выполнено атомно-абсорбционным методом с использованием анализатора ртути с зеемановской коррекцией неселективного поглощения «РА–915М», пиролитической приставки «ПИРО–915+» и пакета программ RA915P в Международном инновационном научно-образовательном центре «Урановая геология» Томского политехнического университета (аналитик Н.А. Осипова). Ошибка определения ртути не превышала 10% (не менее 2 повторностей измерения), при этом нижний предел обнаружения составил 0,005 мкг/г. Высокая эффективность и чувствительность данного прибора с применением соответствующей методики определения ртути в лишайниках показаны в работах N. Panichev et al. (2019) и J.M. Esbri et al. (2015) [26, 27]. Для построения и контроля стабильности градуировочных характеристик при определении массовой доли ртути в твердых образцах лишайников использовали стандартный образец состава листа березы ЛБ-1 (ГСО 8923-2007).

Статистическая обработка полученных данных проведена в программе StatSoft STATISTICA for Windows 6.0 и Jamovi (Version 1.2) [28]. Так как

характер распределения содержания ртути в лишайниках согласно критериям Колмогорова–Смирнова и Лиллифорс, Шапиро-Уилка отличался от нормального, статистическую значимость различий между группами оценивали с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни. Для описания полученных данных использовали значения среднего арифметического (M), стандартной ошибки (SD), медианы (Me), 25 и 75 перцентили (p25, p75), а также минимальные (min) и максимальные (max) значения концентраций ртути в образцах.

Результаты исследования и обсуждение

Расширенный мониторинг содержания ртути в эпифитных лишайниках, выполненный в настоящем исследовании в центральном, юго-западном, южном, юго-восточном и восточном регионах Крымского полуострова, выявил некоторые территориальные различия, как правило, в пределах значений кларка для наземных растений (0,012 мкг/г) [29] 0,306 мкг/г (рис. 2), при этом среднее содержание составило 0,079±0,040 мкг/г, (Me=0,070 мкг/г, p25=0,058 мкг/г, p75=0,089 мкг/г).

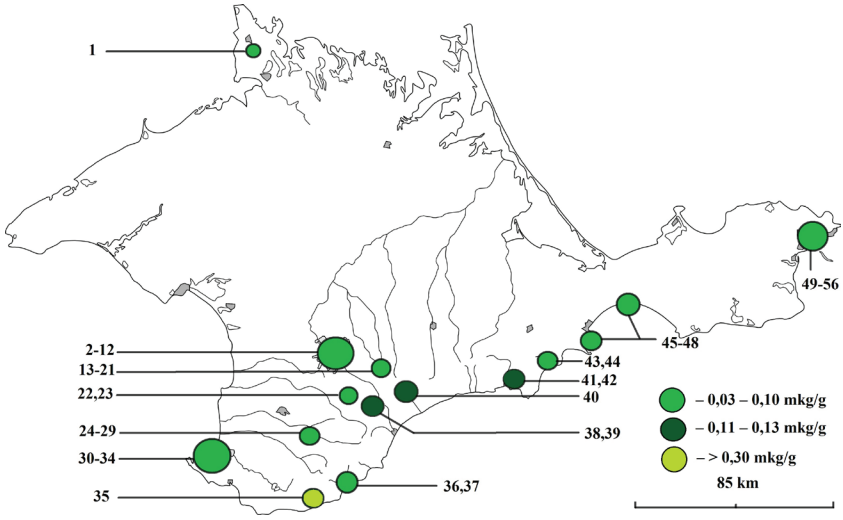

Рис. 2. Содержание ртути в лишайниках видов *Evernia mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., *Parmelia sulcata* Tayl. на территории Крымского полуострова: *1* – г. Армянск; *2–12* – г. Симферополь; *13–21* – Красные пещеры; *22*, *23* – с. Краснолесье; *24–29* – с. Высокое; *30–34* – г. Севастополь; *35* – г. Ай-Петри; *36*, *37* – г. Ялта; 38, 39 – г. Чатыр-Даг; *40* – г. Демерджи; *41*, *42* – г. Судак; *43*, *44* – пгт. Курортное; *45–48* – г. Феодосия; *49–56* – г. Керчь

[**Fig. 2.** Mercury content in lichens *Evernia mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., and *Parmelia sulcata* Tayl. in the Crimean peninsula: 1 - Armyansk; 2-12 - Simferopol; 13-21 - Red caves; 22, 23 - Krasnolesye; 24-29 - Vysokoye; 30-34 - Sevastopol; 35 - Plateau of Ai-Petri; 36, 37 - Yalta; 38, 39 - Plateaus of Chatyr-Dag; 40 - Demerdzhi-Yaila; 41, 42 - Sudak; 43,44 - Kurortnoe; 45-48 - Feodosia; 49-56 - Kerch]

В г. Симферополе отмечено аномальное превышение (1,16 мкг/г) среднекрымских значений содержания ртути в лишайниках. Оно предположительно связано со строительством многоэтажного дома на расстоянии 110 м от точки отбора и исключено из анализа.

На территории урбоэкосистем (n=34) средние значения содержания ртути составили 0,720±0,022 мкг/г (Me=0,067 мкг/г, p25=0,058 мкг/г, p75=0,086 мкг/г), при этом имели место значимые отличия ($p<0,05$) в разных городах: более высокие концентрации этого элемента в лишайниках, отобранных в г. Судак, по сравнению с городами Симферополь и Керчь.

Выявлены значимо ($0,006<p<0,020$) более высокие концентрации ртути в лишайниках, отобранных на заповедных, преимущественно южнобережных территориях (Me=0,105 мкг/г, p25=0,089 мкг/г, p75=0,160 мкг/г), чем в городских зонах (Me=0,067 мкг/г, p25=0,054 мкг/г, p75=0,086 мкг/г) и на других условно фоновых площадках (Me=0,071 мкг/г, p25=0,058 мкг/г, p75=0,089 мкг/г), относящихся к природным экосистемам, но не имеющих статус особо охраняемых природных территорий.

Кроме выявленной гетерогенности содержания ртути, обусловленной принадлежностью к разным типам экосистем, выявлена также географическая неоднородность содержания ртути в пробах эпифитных лишайников (таблица).

Содержание ртути в эпифитных лишайниках, отобранных на территории Крымского полуострова
[Mercury content in lichens in the territory of the Crimean peninsula]

Локализация площадки отбора [Location of the selection plot]	Вид лишайника/мха [Species of lichen/moss]	№ и характеристика площадки отбора [Number and characteristics of the selection plot]	Высота над уровнем моря, м над у.м. [Altitude above sea level, m]	Концентрация ртути, мкг/г [Hg concentration, mkg/g]	M±SD, mkg/g	Me (p25–p75), mkg/g
Северный регион [Northern region]						
г. Армянск [Armyansk]	*G. pulvinata*	1. Селитебная зона, 40 м от дороги [Residential area, 40 m from the road]	12	0,085	–	–
Центральный регион [Central region]						
г. Симферополь [Simferopol]	*X. parietina*	2. Ботанический сад, парковая зона [Botanic garden, park zone]	260	0,089	0,064±0,017	0,063 (0,051–0,080)
	X. parietina	3. Парковая зона у р. Салгир, 20 м от дороги [Park zone near the Salgir river, 20 m from the road]	240	0,063		
	X. parietina	4. Селитебная зона, 30 м от дороги и автомойки [Residential area, 30 m from the road and the car wash]	265	0,080		

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Локализация площадки отбора [Location of the selection plot]	Вид лишайника/мха [Species of lichen/ moss]	№ и характеристика площадки отбора [Number and characteristics of the selection plot]	Высота над уровнем моря, м над у.м. [Altitude above sea level, m]	Концентрация ртути, мкг/г [Hg concentration, mkg/g]	M±SD, mkg/g	Me (p25–p75), mkg/g
	X. parietina	5. Парк Гагаринский, у р. Салгир [Park Gagarinskiy, near the Salgir River]	239	1,160		
	X. parietina	6. Селитебная зона, 10 м от дороги [Residential area, 10 m from the road]	251	0,065		
	X. parietina	7. Парковая зона у р. Салгир, 20 м от дороги [Park zone near the Salgir river, 20 m from the road]	244	0,051		
	X. parietina	8. Селитебная зона, школа [Residential area, school]	239	0,062		
	X. parietina	9. Парк Гагаринский, у р. Салгир [Park Gagarinskiy, near the Salgir river]	235	0,038		
	X. parietina	10. Парк Екатерининский, у р. Салгир [Park Ekaterininskiy, near the Salgir river]	245	0,063		
	X. parietina	11. Симферопольское водохранилище, 270 м от дороги [Reservoir Simferopolskoye, 270 m from the road]	300	0,047		
	E. prunastri	12. Симферопольское водохранилище, 435 м от дороги [Reservoir Simferopolskoye, 435 m from the road]	304	0,086		
Красные пещеры, 3 км от с. Перевальное-2, Симферопольский район [Red caves, 3 km from Perevalnoe-2, Simferopol district]	*E. prunastri*	13. Водопад Су-Учхан [Su-Uchkhan waterfall]	570	0,102	0,079±0,025	0,078 (0,064–0,093)
	X. parietina	14. Лесная зона [Forest zone]	516	0,092		
	E. prunastri.	15. Лесная зона, у реки [Forest zone, near the river]	475	0,127		
	X. parietina	16. 30 м от дороги [30 m from the road]	430	0,078		
	E. prunastri	17. Лесная зона [Forest zone]	512	0,087		
	E. prunastri	18. Лесная зона [Forest zone]	493	0,046		
	X. parietina	19. Лесная зона [Forest zone]	493	0,054		
	P. sulcata	20. Лесная зона [Forest zone]	493	0,069		
	X. parietina	21. 30 м от дороги [30 m from the road]	430	0,064		

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Локализация площадки отбора [Location of the selection plot]	Вид лишайника/мха [Species of lichen/moss]	№ и характеристика площадки отбора [Number and characteristics of the selection plot]	Высота над уровнем моря, м над у.м. [Altitude above sea level, m]	Концентрация ртути, мкг/г [Hg concentration, mkg/g]	M±SD, mkg/g	Me (p25–p75), mkg/g
с. Краснолесье, Симферопольский район [Krasnolesye, Simferopol district]	*P. sulcata*	22. Лесная зона [Forest zone]	585	0,089	0,066±0,010	0,066 (0,058–0,073)
	E. prunastri	23. Лесная зона [Forest zone]	585	0,058		
Юго-западный регион [Southwestern region]						
с. Высокое, Бахчисарайский район [Vysokoye, Bakhchisaray district]	*X. parietina*	24. Лесная зона [Forest zone]	378	0,060	0,064±0,021	0,063 (0,046–0,084)
	E. prunastri	25. Лесная зона [Forest zone]	378	0,037		
	C. rangiformis	26. Лесная зона [Forest zone]	378	0,084		
	E. prunastri	27. Лесная зона [Forest zone]	378	0,046		
	C. rangiformis	28. Лесная зона [Forest zone]	378	0,066		
	G. pulvinata	29. Лесная зона [Forest zone]	378	0,089		
г. Севастополь [Sevastopol]	*X. parietina*	30. Кладбище, 170 м от дороги [Cemetery, 170 m from the road]	36	0,070	0,060±0,019	0,053 (0,051–0,070)
	X. parietina	31. Селитебная зона, 100 м от дороги [Residential area, 100 m from the road]	140	0,053		
	X. parietina	32. Парк Ушакова балка, ООПТ, 215 м от моря [Park Ushakova balka, SPNA, 215 m from the sea]	17	0,088		
	X. parietina	33. Парк Максимова дача, ООПТ [Park Maksimova dacha, SPNA]	124	0,051		
	X. parietina	34. Мыс Фиолент, ООПТ, 30 м от моря [Fiolent foreland, SPNA, 30 m from the sea]	37	0,039		
Южный регион [Southern region]						
Ялтинский горно-лесной природный заповедник [Yalta Mountain and Forest Nature Reserve]	*E. prunastri*	35. Плато г. Ай-Петри, лесная зона [Plateau of Ai-Petri, forest zone]	1200	0,306	–	–

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Локализация площадки отбора [Location of the selection plot]	Вид лишайника/мха [Species of lichen/moss]	№ и характеристика площадки отбора [Number and characteristics of the selection plot]	Высота над уровнем моря, м над у.м. [Altitude above sea level, m]	Концентрация ртути, мкг/г [Hg concentration, mkg/g]	M±SD, mkg/g	Me (p25–p75), mkg/g
Гор. округ Ялта [Yalta]	*P. sulcata*	36. Парк Ливадийский, ООПТ [Park Livadiyskiy, SPNA]	110	0,073	0,082±0,012	0,082 (0,073–0,090)
	E. prunastri.	37. Парковая зона, 40 м от дороги [Park zone, 40 m from the road]	237	0,090		
Крымский природный заповедник [Crimean Nature Reserve]	*E. mesomorpha*	38. Верхнее плато г. Чатыр-Даг [The upper plateau of Chatyr-Dag]	1500	0,104	0,130±0,042	0,130 (0,100–0,160)
	E. mesomorpha	39. Нижнее плато г. Чатыр-Даг [The lower plateau of Chatyr-Dag]	1300	0,161		
Демерджи-яйла, ООПТ [Demerdzhi-Yaila, protected areas]	*E. mesomorpha*	40. Южная Демерджи [South Demerdzhi]	1239	0,110	–	–
Юго-восточный регион [Southeastern region]						
г. Судак [Sudak]	*X. parietina*	41. Парковая зона, 100 м от моря [Park zone, 100 m from the sea]	12	0,102	0,106±0,006	–
	X. parietina	42. Парковая зона, 102 м от моря [Park zone, 102 m from the sea]	11	0,110		
Гор. округ Феодосия [Feodosia]	*X. parietina*	43. Пгт. Курортное, лесная зона [Kurortnoe, forest zone]	48	0,058	0,077±0,038	0,064 (0,054–0,089)
	X. parietina	44. Пгт. Курортное, лесная зона [Kurortnoe, forest zone]	48	0,089		
	X. parietina	45. 200 м от бассейнов очистных сооружений, 400 м от моря [200 m from the pools of treatment facilities, 400 m from the sea]	85	0,054		
	G. pulvinata	46. 100 м от бассейнов очистных сооружений, 300 м от моря [100 m from the pools of treatment facilities, 300 m from the sea]	60	0,070		

Окончание таблицы [Table (end)]

Локализация площадки отбора [Location of the selection plot]	Вид лишайника/мха [Species of lichen/moss]	№ и характеристика площадки отбора [Number and characteristics of the selection plot]	Высота над уровнем моря, м над у.м. [Altitude above sea level, m]	Концентрация ртути, мкг/г [Hg concentration, mkg/g]	M±SD, mkg/g	Me (p25–p75), mkg/g
	X. parietina	47. 100 м от бассейнов очистных сооружений, 300 м от моря [100 m from the pools of treatment facilities, 300 m from the sea]	60	0,147		
	X. parietina	48. Пгт. Приморский, селитебная зона, 300 м от судостроительного завода [Primorskiy, residential area, 300 m from the shipyard]	15	0,041		
Восточный регион [Eastern region]						
г. Керчь [Kerch]	X. parietina	49. Городской пляж, 30 м от моря [City beach, 30 m from the sea]	30	0,077	0,071±0,01	0,068 (0,063–0,081)
	X. parietina	50. Парк Молодежный, 200 м от моря и дороги [Park Molodezhnyy, 200 m from the road and the sea]	52	0,067		
	X. parietina	51. Селитебная зона, 3 м от дороги [Residential area, 3 m from the road]	54	0,062		
	X. parietina	52. Парк Комсомольский, 240 м от автозаправочной станции [Park Komsomolskiy, 240 m from the gas station]	24	0,064		
	X. parietina	53. 20 м от приборостроительного завода [20 m from the shipyard]	21	0,086		
	X. parietina	54. Крепость Еникале [Enikale Fortress]	21	0,085		
	X. parietina	55. Селитебная зона, 5 м от дороги [Residential area, 5 m from the road]	40	0,068		
	X. parietina	56. Селитебная зона, 450 м от судостроительного завода [Residential area, 450 m from the shipyard]	1	0,061		

Примечание. ООПТ – особо охраняемые природные территории.
[*Note.* SPNA - Specially Protected Natural Area].

Так, обнаружено статистически значимо ($p<0,01$) более высокое содержание ртути в эпифитных лишайниках, произрастающих на фоновых участках, в заповедных и парковых зонах в южном регионе по сравнению с центральным, восточным и юго-западным регионами (рис. 3), что может быть обусловлено рядом причин.

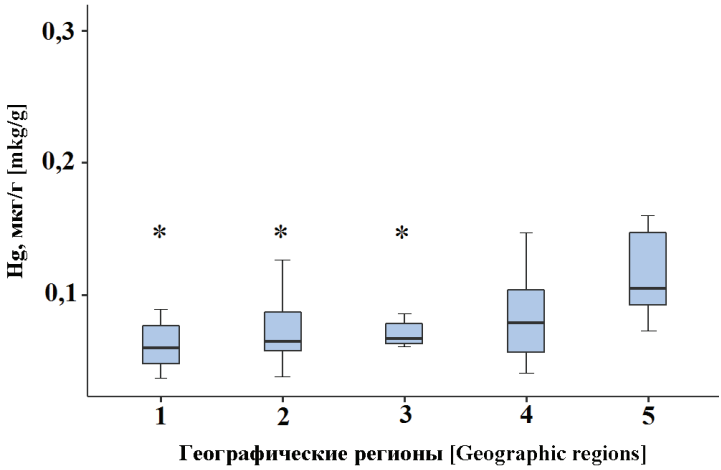

Рис. 3. Содержание ртути в эпифитных лишайниках, произрастающих в разных регионах Крымского полуострова: *1* – юго-западный; *2* – центральный; *3* – восточный; *4* – юго-восточный; *5* – южный регионы (по оси ординат – «содержание ртути, мкг/г», по оси абсцисс – «географические регионы», * – статистически значимые различия ($p<0,01$) по сравнению с южным регионом, критерий Манна–Уитни)
[**Fig. 3.** Mercury content in epiphytic lichens from different regions of the Crimean peninsula: 1 - Southwestern; 2 - Central; 3 - Eastern; 4 - Southeastern; 5 - Southern regions (on the X-axis - Mercury content, mkg/g; on the Y-axis - Geographic regions; * – Significant differences ($p<0.01$) compared to the southern region, Mann-Whitney test)]

Во-первых, среднегодовое количество осадков в периоды отбора проб на площадках № 35, 38–40 в южном регионе было выше, чем в другие годы, при этом лишайники рода *Evernia*, отобранные на вышеуказанных площадках, обладают более высокой аккумулятивной способностью [30]. Вторым фактором может являться наличие естественных ртутных рудопроявлений в местах глубинных разломов ортогональной системы и зонах геодинамической активности, расположенных в пределах Предгорной и Южнобережной металлогенических зон [15, 22, 23]. Также стоит отметить, что выявленные более высокие значения ртути на площадках Южного склона Главной гряды Крымских гор по сравнению с Предгорной зоной связаны с миграцией ртути с морскими аэрозолями [31], поскольку здесь отсутствуют значительные антропогенные источники поступления ртути. В свою очередь, кроме трансграничного атмосферного переноса и локальных источников, поставщиком ртути на территории южного берега может служить деятельность подводных грязевых вулканов [32].

Отмечены статистически значимо (p=0,003) более высокие концентрации ртути в лишайниках, произрастающих на высоте от 500 до 1500 м над уровнем моря в предгорном и горном Крыму (рис. 4), по сравнению с более низко расположенными площадками отбора, что, помимо вышеуказанных климатических и геохимических особенностей этих территорий, объясняется тем, что Главная гряда Крымских гор является естественным барьером для содержащих ртуть переносимых масс атмосферного воздуха.

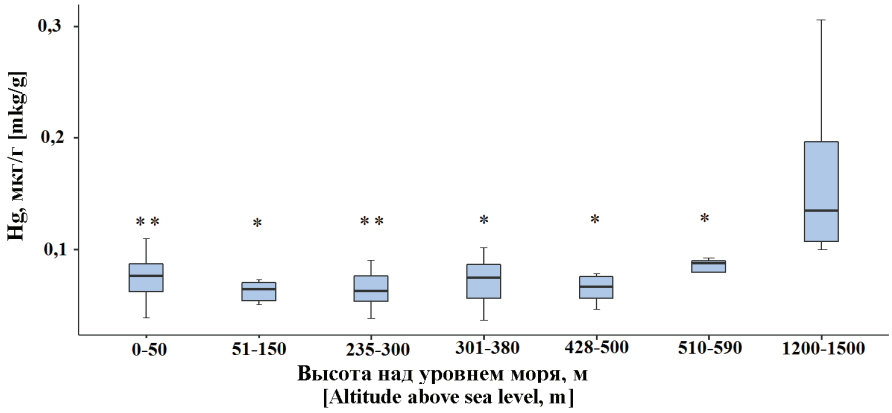

Рис. 4. Содержание ртути в эпифитных лишайниках, произрастающих на Крымском полуострове на разной высоте над уровнем моря (по оси ординат – «содержание ртути, мкг/г», по оси абсцисс – «высота над уровнем моря, м над у. м.», * – статистически значимые различия (p<0,05), ** – (p<0,01) по сравнению с высотой 1 200–1 500 м, критерий Манна–Уитни)
[**Fig. 4.** Mercury content in epiphytic lichens in the Crimean peninsula that are located at different altitude above sea level (on the X-axis - Mercury content, mkg/g; on the Y-axis - Altitude above sea level, m above sea level; *Significant differences (p<0.05), ** (p<0.01) compared to the altitude 1200-1500 m, Mann-Whitney test)]

Увеличение концентрации ртути на больших горных высотах согласуется с данными содержания этого металла в почвах в Китае [33] и сопоставимо с данными по мхам и лишайникам, отобранным на Тибетском плато (max=0,346 мкг/г) [34]. Обращает на себя внимание, что эти величины превышают в 1,5–2 раза среднекрымские уровни, в том числе концентрацию ртути в лишайнике, отобранном в 100 м от водопроводно-очистных сооружений (площадка № 47, г. Феодосия) и обнаружившем наиболее высокое содержание ртути.

Результаты настоящего исследования в целом сопоставимы с данными содержания ртути в эпифитных лишайниках, произрастающих в природных и городских экосистемах на территории Российской Федерации [30, 35, 36] и других стран [6, 26–27, 33, 34, 37–40], что дает основание полагать, что наблюдаемые для Крымского полуострова уровни являются относи-

тельно низкими с учетом кларка ртути в наземных растениях [29]. При этом основные источники поступления ртути в биосферу на исследуемых территориях имеют преимущественно естественное происхождение, однако это не исключает вероятность техногенного загрязнения, о чем свидетельствуют выявленные различия на территориях городов, и вклад которого может увеличиться при возрастающей интенсивности хозяйственного развития Республики Крым.

Заключение

Обнаружены относительно низкие концентрации ртути в эпифитных лишайниках, сопоставимые с данными в других регионах Российской Федерации и странах СНГ и варьирующие в пределах 0,037–0,306 мкг/г в зависимости от типа экосистемы (природная, частично трансформированная, урбоэкосистема) и географического региона (центральный, юго-западный, южный, юго-восточный, восточный) Крымского полуострова. При этом более высокое содержание ртути отмечено на мониторинговых площадках южного побережья по сравнению с центральным, восточным и юго-западным регионами и на высоте свыше 500 м над ур. м. в Предгорном и Горном Крыму, что может быть обусловлено атмосферно-геохимическими особенностями исследуемых территорий (количество осадков, атмосферный перенос, морские аэрозоли, подводный вулканизм, ртутные металлогенические зоны), а также более высокой способностью рода *Evernia* к аккумуляции металлов в талломе. При преимущественно природной обусловленности выявленных различий данные по разному содержанию ртути в лишайниках городов дают основания полагать, что вклад техногенного источника при возрастающей интенсивности хозяйственного развития Республики Крым будет возрастать.

Литература

1. World Health Organization/ United Nations Environment Programme (WHO/UNEP). Guidance for identifying populations at risk from mercury exposure. World Health Organization, Geneva, Switzerland : Inter-Organization Programme for the Sound Management of Chemicals, 2008. 167 p. URL: https://www.who.int/foodsafety/publications/chem/mercuryexposure.pdf (дата обращения: 31.03.2020).
2. Li W.C., Tse H.F. Health risk and significance of mercury in the environment // Environmental Science and Pollution Research. 2015. Vol. 22, № 1. PP. 192–201. doi: 10.1007/s11356-014-3544-x
3. Travnikov O., Dastoor A., Friedman C., Ryzhkov A., Selin N., Song S. Global mercury modelling: update of modelling results in the global mercury assessment 2013. Arctic Monitoring and Assessment Programme, Oslo, Norway / UNEP Chemicals Branch, Geneva, Switzerland : Narayana Press, 2013. 36 p.
4. Pirrone N., Keating T. Hemispheric Transport of Air Pollution 2010: Part B-Mercury. New York ; Geneva : United Nations Publication, 2010. 213 p.

5. Obrist D., Kirk J.L., Zhang L., Sunderland E.M., Jiskra M., Selin N.E. A review of global environmental mercury processes in response to human and natural perturbations: Changes of emissions, climate, and land use // Ambio. 2018. Vol. 47, № 2. PP. 116–140. doi: 10.1007/s13280-017-1004-9
6. Bargagli R. Moss and lichen biomonitoring of atmospheric mercury: A review // Science of The Total Environment. 2016. № 572. PP. 216–231. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.07.202
7. Kuldeep S., Bhattacharya P. Lichen as a Bioindicator Tool for Assessment of Climate and Air Pollution Vulnerability: Review // International Research Journal of Environmental Sciences. 2015. Vol. 4. PP. 107–117.
8. Anicic M.U., Gordana V., Milica T. Biomonitoring of Air Pollution Using Mosses and Lichens: A Passive & Active Approach – State of the Art Research & Perspectives. Air, Water and Soil Pollution Science and Technology Series. New York, United States : Nova Science Publishers Inc., 2016. 236 p.
9. Robertus Y.V., Puzanov A.V. Characteristics of the manifestation of transboundary pollutants transfer on the territory of Altai // Geography and Natural Resources. 2017. Vol. 38, № 4. PP. 349–356. doi: 10.1134/S1875372817040060
10. Osipova N.A., Filimonenko K.A., Talovskaya A.V., Yazikov E.G. Geochemical Approach to Human Health Risk Assessment of Inhaled Trace Elements in the Vicinity of Industrial Enterprises in Tomsk, Russia // Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal. 2015. Vol. 21, № 6. PP. 1664–1685. doi: 10.1080/10807039.2014.972912
11. Makarova A., Kruchina E., Fedoseev A., Borisov D., Suchkova D. Estimating Mercury Footprint In The Regions Of The Russian Federation // Proc. of International Multidisciplinary Scientific GeoConference: SGEM: Surveying Geology & Mining Ecology Management. Sofia, Bulgaria, 2018. PP. 387–394. doi: 10.5593/sgem2018/5.2/S20.052
12. Komov V.T., Ivanova E.S., Poddubnaya N.Y., Gremyachikh V.A. Mercury in soil, earthworms and organs of voles Myodes glareolus and shrew Sorex araneus in the vicinity of an industrial complex in Northwest Russia (Cherepovets) // Environmental monitoring and assessment. 2017. Vol. 189, № 3. P. 104. doi: 10.1007/s10661-017-5799-4
13. Tatsii Y.G., Udachin V.N., Amino P.G. Environmental geochemistry of mercury in the area of emissions of the Karabashmed copper smelter // Geochemistry International. 2017. Vol. 55, № 10. PP. 935–945. doi: 10.1134/S0016702917100093
14. Mirzoyeva N., Gulina L., Gulin S., Plotitsina O., Stetsuk A., Arkhipova S., Korkishko N., Eremin O. Radionuclides and mercury in the salt lakes of the Crimea // Chinese journal of oceanology and limnology. 2015. Vol. 33, № 6. PP. 1413–1425. doi: 10.1007/s00343-015-4374-5
15. Радченко А.И. Распределение ртути в ландшафтно-геохимических зонах Крыма // Минералогический журнал. Киев, 1999. Т. 21, № 1. С. 79–84.
16. Рябинин А.И., Боброва С.А., Мальченко Ю.А., Салтыкова Л.В. Нейтронно-активационный многоэлементный мониторинг источников питьевых вод в регионе г. Севастополя (1992–2010 гг.) // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития / Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН: тезисы докладов Всероссийской научной конференции. М., 2017. С. 498–499.
17. Евстафьева Е.В., Богданова А.М., Большунова Т.С., Барановская Н.В., Осипова Н.А. Содержание ртути в эпифитных лишайниках на территории Республики Крым // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2019. Т. 330, № 7. С. 93–103. doi: 10.18799/24131830/2019/7/2180
18. Портал Правительства Республики Крым. URL: meco.rk.gov.ru/ru/structure/60 (дата обращения: 31.03.2020).
19. Эколого-ресурсный потенциал Крыма. История формирования и перспективы развития / Е.Ю. Барабошкин, Т.А. Барабошкина, Е.П. Каюкова и др. ; под ред. Е.Ю. Барабошкина, Е.В. Ясеневой. СПб. : ВВМ, 2016. Т. 1. 435 с.

20. Драган Н.А. Сравнительная оценка качества почвенных ресурсов Крыма // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. География. Геология. 2011. Т. 24, №. 2–1. С. 260–266.
21. Анализ тенденций социально-экономического развития Республики Крым / под ред. Ю.П. Майданевич. Симферополь : ПОЛИПРИНТ, 2019. 362 с.
22. Геология ртутных месторождений и рудопроявлений Украины / В.И. Скаржинский, И.Р. Белоус, С.И. Кирикилица и др. ; под ред В.И. Скаржинского. Киев : Наукова думка, 1975. 285 с.
23. Аксенов Е.М., Беляев Е.В., Садыков Р.К. Минерально-сырьевой потенциал твердых полезных ископаемых Крымского федерального округа // Разведка и охрана недр. 2015. № 9. С. 38–46.
24. Mycobank. URL: www.mycobank.org (дата обращения: 31.03.2020).
25. Bargagli R., Nimis P.L. Guidelines for the use of epiphytic lichens as biomonitors of atmospheric deposition of trace elements // Monitoring with Lichen – Monitoring Lichens. NATO Science Series (Series IV: Earth and Environmental Sciences). 2002. № 7. PP. 295–299. doi: 10.1007/978-94-010-0423-7_23
26. Panichev N., Mokgalaka N., Panicheva S. Assessment of air pollution by mercury in South African provinces using lichens Parmelia caperata as bioindicators // Environmental Geochemistry and Health. 2019. Vol. 41. PP. 2239–2250. doi: 10.1007/s10653-019-00283-w
27. Esbri J.M., Lopez-Berdonces M.A., Fernandez-Calderon S., Higueras P., Diez S. Atmospheric mercury pollution around a chlor-alkali plant in Flix (NE Spain): An integrated analysis // Environmental Science and Pollution Research. 2015. Vol. 22. PP. 4842–4850. doi: 10.1007/s11356-014-3305-x
28. The Jamovi Project (2020). Jamovi. (Version 1.2). URL: https://www.jamovi.org (accessed: 31.03.2020).
29. Добровольский В.В. Основы биогеохимии : учебник для студ. вузов. М. : Академия, 2003. 400 с.
30. Ляпина Е.Е. Геоэкологические особенности ртутной нагрузки на территорию Томской области по данным биомониторинговых исследований // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 1 (2).
31. Плотицына О.В., Стецюк А.П., Поповичев В.Н. Распределение ртути в воде соленых озер северо-западной части Крыма, Черного моря и севастопольских бухт // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон. 2014. № 28. С. 225–230.
32. Шнюков Е.Ф., Нетребская Е.Я. Глубинное геологическое строение грязевых вулканов Черного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2014. Т. 2, № 36. С. 66–79.
33. Zhang H., Yin R.S., Feng X.B., Sommar J., Anderson C.W.N., Sapkota A., Fu X., Larssen T. Atmospheric mercury inputs in montane soils increase with elevation: evidence from mercury isotope signatures // Scientific Reports. 2013. Vol. 3 (3322). PP. 1–8. doi: 10.1038/srep03322
34. Shao J.J., Liu C.B., Zhang Q.H., Fu J.J., Yang R.Q., Shi J.B., Cai Y., Jiang G.B. Characterization and speciation of mercury in mosses and lichens from the high-altitude Tibetan Plateau // Environmental geochemistry and health. 2017. Vol. 39, № 3. PP. 475–482. doi: 10.1007/s10653-016-9828-y
35. Mezhibor A.M., Bolshunova T.S., Rikhvanov L.P. Geochemical features of sphagnum mosses and epiphytic lichens in oil and gas exploitation areas (the case of Western Siberia, Russia) // Environmental Earth Sciences. 2016. Vol. 75, № 18. e1260. doi: 10.1007/s12665-016-6062-y
36. Тарханов С.Н. Влияние аэротехногенного загрязнения на покрытие стволов деревьев эпифитными лишайниками в лесных насаждениях Северо-Двинского бассейна

и Беломорско-Кулойского плато // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2016. Т. 1, № 349. С. 37–47. doi: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.37
37. Bozkurt Z. Determination of airborne trace elements in an urban area using lichens as biomonitor // Environmental monitoring and assessment. 2017. Vol. 189. № 11. PP. 573. doi: 10.1007/s10661-017-6275-x
38. Klapstein S.J., Walker A.K., Saunders C.H., Cameron R.P., Murimboh J.D., O'Driscoll N.J. Spatial distribution of mercury and other potentially toxic elements using epiphytic lichens in Nova Scotia // Chemosphere. 2020. Vol. 241. e125064. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125064
39. Weiss-Penzias P.S., Bank M.S., Clifford D.L., Torregrosa A., Zheng B., Lin W., Wilmers C.C.. Marine fog inputs appear to increase methylmercury bioaccumulation in a coastal terrestrial food web // Scientific Reports. 2019. Vol. 9. e17611. doi: 10.1038/s41598-019-54056-7
40. Ndlovu N.B., Frontasyeva M.V., Newman R.T., Maleka P.P. Active biomonitoring of atmospheric pollution in the Western Cape (South Africa) using INAA and ICP-MS // Journal of Radioanalytical and Nuclear. 2019. Vol. 322. PP. 1549–1559. doi: 10.1007/s10967-019-06823-z

Поступила в редакцию 25.07.2019 г.; повторно 09.04.2020 г.;
принята 30.04.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Богданова Анна Михайловна – м.н.с. отдела медико-экологического мониторинга с оценкой риска Центральной научно-исследовательской лаборатории, Медицинская академия им. С.И. Георгиевского, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3041-6328
E-mail: annuta2607@yandex.ru
Евстафьева Елена Владимировна – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой физиологии нормальной, Медицинская академия им. С.И. Георгиевского, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-8331-4149
E-mail: e.evstafeva@mail.ru
Барановская Наталья Владимировна – д-р биол. наук, профессор отделения геологии, Инженерная школа природных ресурсов, Национальный исследовательский Томский политехнический университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 30).
E-mail: nata@tpu.ru
Ляпина Елена Евгеньевна – канд. геол.-мин. наук, с.н.с. лаборатории физики климатических систем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).
E-mail: eeldv@mail.ru
Тымченко Светлана Леонидовна – канд. мед. наук, доцент кафедры физиологии нормальной Медицинской академии им. С.И. Георгиевского, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3298-6743
E-mail: rybqa@yahoo.com
Большунова Татьяна Сергеевна – канд. геол.-мин. наук, ведущий инженер отдела экологического нормирования, АО «ТомскНИПИнефть» (Россия, 634027, г. Томск, пр. Мира, 72).
E-mail: BolshunovaTS@gmail.com

Для цитирования: Богданова А.М., Евстафьева Е.В., Барановская Н.В., Ляпина Е.Е., Тымченко С.Л., Большунова Т.С. Территориальные особенности распределения ртути в эпифитных лишайниках Крымского полуострова // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 135–156. doi: 10.17223/19988591/50/7

For citation: Bogdanova AM, Evstafeva EV, Baranovskaya NV, Lyapina EE, Tymchenko SL, Bolshunova TS. Mercury in epiphytic lichens of the Crimean peninsula. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:135-156. doi: 10.17223/19988591/50/7
In Russian, English Summary

Anna M. Bogdanova[1], Elena V. Evstafeva[1], Natalia V. Baranovskaya[2], Elena E. Lyapina[3], Svetlana L. Tymchenko[1], Tatiana S. Bolshunova[2]

[1] V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Medical Academy Named after S.I. Georgievsky, Simferopol, Russian Federation
[2] National Research Tomsk Polytechnic University, Tomsk, Russian Federation
[3] Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation
[4] Tomsk Oil and Gas Research and Design Institute, Tomsk, Russian Federation

Mercury in epiphytic lichens of the Crimean peninsula

Current environmental concerns are associated with elevated levels of mercury (Hg) contamination, and monitoring studies are needed to estimate mercury atmospheric emissions as one of the hazardous global pollutants. Therefore, epiphytic lichens could be used as the most sensitive bioindicators of such environmental contamination. The presence of Hg in the air within the Russian Federation is connected with its emission from local sources of anthropogenic and natural origin and also atmospheric transport from other areas of mercury contamination. To date, few studies report mercury distribution in the Crimean peninsula and the data are still fragmentary. The aim of this study was to use the lichens *Evernia mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Cladonia rangiformis* Hoffm., and *Parmelia sulcata* Tayl., collected from various rural and urban regions of the Crimean peninsula, to assess Hg contamination.

The sampling areas were located within central, southwestern, southern, southeastern and eastern regions of the Crimean peninsula (*See Fig. 1 and Table*) and included those characterized by the mercury ore deposits in the metallogenic zones of the southern Crimea foothills and coastal area and the Kerch peninsula as well as industrial activities (mining and quarrying) located within the Crimean peninsula (45°24'N; 34°00'E). All measurements of Hg concentration in epiphytic lichens (n=60; samples collected between 2015 and 2018) were conducted using a model RA-915 atomic absorption spectrometer (Lumex, "Uranium Geology International Center", Tomsk, Russia) with a PYRO-915 attachment. This instrument had been previously used with high efficiency for total mercury determination in lichens (Panichev N et al., 2019; Esbri JM et al., 2015).

All data on Hg concentration in epiphytic lichens from different Crimean regions are summarized in Table and it was in the range of 0.037-0.306 mkg/g (*See Fig. 2*) with a median (Me) value of 0.070 mkg/g (p25=0.058 mkg/g, p75=0.089 mkg/g). In urban territories (n=34), median Hg concentration was found to be 0.067 mkg/g (p25=0.058 mkg/g, p75=0.086 mkg/g) and in natural ecosystems it was 0.084 mkg/g (p25=0.060 mkg/g, p75=0.100 mkg/g). It was found that epiphytic lichens from the protected and park areas in the southern region contain the highest Hg concentrations ($p<0.01$) compared to the central, eastern and southwestern regions (*See Fig. 3*). The results of Hg determination in lichens demonstrate higher Hg concentrations ($p=0.003$) in samples collected in Crimean foothills and mountains (500 to 1000 m above sea level) compared to the lowlands (*See Fig. 4*). The latter reflects the role of the Main Ridge of the Crimean mountains as a natural barrier for the Hg transported with air

masses as well as natural sources and geochemical characteristics of the monitored areas (precipitation, marine aerosols, underwater volcanoes, geological deposits of Hg minerals). The obtained results do not point to significant signs of atmospheric air pollution with Hg using epiphytic lichens as bioindicators because Hg concentration in all analyzed samples was relatively low and comparable to background Hg concentrations in other regions of the Russian Federation and other CIS countries. Revealed variations are dependent on the ecosystem type and also could be explained by the geographical diversity of the Crimean peninsula. Although the present research suggests that most of Hg is derived from natural sources it can be hypothesized that Hg concentrations in the environment might be increasing in future as a result of human activity mainly through intensification of agriculture and industry in Crimea.

The paper contains 4 Figures, 1 Table and 40 References.

Key words: biosubstrate; bioaccumulation; lichenoindication; heavy metals; the Republic of Crimea.

Funding: This study was funded by the V.I. Vernadsky Crimean Federal University's Development Program for 2015-2024, within the projects "Academic mobility of young scientists in Russia 2017". Mercury analysis was financially funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 18-29-24212\18) and the State Assignment (theme No AAAA-A17-117013050031-8).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. *World Health Organization/ United Nations Environment Programme (WHO/ UNEP)*. Guidance for identifying populations at risk from mercury exposure. World Health Organization, Geneva, Switzerland: Inter-Organization Program for the Sound Management of Chemicals; 2008. 167 p. [Electronic resource]. Available at: https://www.who.int/foodsafety/publications/chem/mercuryexposure.pdf (accessed 31.03.2020).
2. Li WC, Tse HF. Health risk and significance of mercury in the environment. *Environ Sci Pollut Res*. 2015;22(1):192-201. doi: 10.1007/s11356-014-3544-x
3. Travnikov O, Dastoor A, Friedman C, Ryzhkov A, Selin N, Song S. Global mercury modelling: update of modelling results in the global mercury assessment 2013. Arctic Monitoring and Assessment Programme, Oslo, Norway/ UNEP Chemicals Branch, Geneva, Switzerland: Narayana Press; 2013. 36 p. [Electronic resource]. Available at: https://wedocs.unep.org/bitstream/handle/20.500.11822/13772/Report_Modelling_update_of_the_GMA2013.pdf.pdf?sequence=1&isAllowed=y (accessed 31.03.2020).
4. Pirrone N, Keating T. Hemispheric Transport of Air Pollution 2010: Part B-Mercury. New York and Geneva: United Nations Publication; 2010. 213 p. [Electronic resource]. Available at: https://www.unece.org/fileadmin/DAM/env/lrtap/Publications/11-22145-Part-B.pdf (accessed 31.03.2020).
5. Obrist D, Kirk JL, Zhang L, Sunderland EM, Jiskra M, Selin NE. A review of global environmental mercury processes in response to human and natural perturbations: Changes of emissions, climate, and land use. *Ambio*. 2018;47(2):116-140. doi: 10.1007/s13280-017-1004-9
6. Bargagli R. Moss and lichen biomonitoring of atmospheric mercury: A review. *Science of the Total Environment*. 2016;572:216-231. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.07.202
7. Kuldeep S, Bhattacharya P. Lichen as a Bioindicator Tool for Assessment of Climate and Air Pollution Vulnerability: Review. *Int Research J Environmental Sciences*. 2015;4:107-117.
8. Anicic MU, Gordana V, Milica T. Biomonitoring of Air Pollution Using Mosses and Lichens: A Passive & Active Approach – State of the Art Research & Perspectives. Air, Water and Soil Pollution Science and Technology Series. New York, United States: Nova Science Publishers Inc.; 2016. 236 p.

9. Robertus YV, Puzanov AV. Characteristics of the manifestation of transboundary pollutants transfer on the territory of Altai. *Geography and Natural Resources*. 2017;38(4):349-356. doi: 10.1134/S1875372817040060
10. Osipova NA, Filimonenko KA, Talovskaya AV, Yazikov EG. Geochemical Approach to Human Health Risk Assessment of Inhaled Trace Elements in the Vicinity of Industrial Enterprises in Tomsk, Russia. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*. 2015;21(6):1664-1685. doi: 10.1080/10807039.2014.972912
11. Makarova A, Kruchina E, Fedoseev A, Borisov D, Suchkova D. Estimating Mercury Footprint In The Regions Of The Russian Federation. In: *International Multidisciplinary Scientific GeoConference: SGEM: Surveying Geology & mining Ecology Management*. Proc. of the 18th Conference. Sofia, Bulgaria. 2018:387-394. doi: 10.5593/sgem2018/5.2/S20.052
12. Komov VT, Ivanova ES, Poddubnaya NY, Gremyachikh VA. Mercury in soil, earthworms and organs of voles Myodes glareolus and shrew Sorex araneus in the vicinity of an industrial complex in Northwest Russia (Cherepovets). *Environmental Monitoring and Assessment*. 2017;189(3):104. doi: 10.1007/s10661-017-5799-4
13. Tatsii YG, Udachin VN, Amino PG. Environmental geochemistry of mercury in the area of emissions of the Karabashmed copper smelter. *Geochemistry International*. 2017;55(10):935-945. doi: 10.1134/S0016702917100093
14. Mirzoyeva N, Gulina L, Gulin S, Plotitsina O, Stetsuk A, Arkhipova S, Korkishko N, Eremin O. Radionuclides and mercury in the salt lakes of the Crimea. *Chinese J Oceanology and Limnology*. 2015;33(6):1413-1425. doi: 10.1007/s00343-015-4374-5
15. Radchenko AI. Raspredeleniye rtuti v landshaftno-geokhimicheskikh zonakh Kryma [Mercury distribution in landscape-geochemical areas of Crimea]. *Mineralogicheskiy Zhurnal*. 1999;21(1):79-84. In Russian
16. Ryabinin AI, Bobrova SA, Mal'chenko YA, Saltykova LV. Neytronno-aktivatsionnyy mnogoelementnyy monitoring istochnikov pit'yevykh vod v regione g. Sevastopolya (1992-2010 gg.) [Neutron-activation multi-element monitoring of drinking water sources in the region of the city of Sevastopol (1992-2010)]. In: *Monitoring sostoyaniya i zagryazneniya okruzhayushchey sredy. Osnovnyye rezul'taty i puti razvitiya.* Materialy nauch. konf. [Monitoring of the state and environmental pollution. Main results and ways of development. Proc. of the Sci. Conf. (Moscow, Russia, 20-22 March, 2017)]. Moscow; 2017. pp. 498-499. Available at: https://www.sgu.ru/sites/default/files/textdocsfiles/2017/04/04/theses_pem2017.pdf (accessed 31.03.2020). In Russian
17. Evstafeva EV, Bogdanova AM, Bolshunova TS, Baranovskaya NV, Osipova NA. Mercury content in the epiphytic lichens of Crimea Republic. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*. 2019;330(7):93-103. doi: 10.18799/24131830/2019/7/2180 In Russian, English Summary
18. *Portal Pravitel'stva Respubliki Krym* [Portal of the Government of the Republic of Crimea] [Electronic resource]. Available at: meco.rk.gov.ru/ru/structure/60 (accessed 31.03.2020). In Russian
19. Baraboshkin EY, Baraboshkina TA, Kayukova EP, Krylov OV, Yaseneva EV, Yasenev AV. Ekologo-resursnyy potentsial Kryma. Istoriya formirovaniya i perspektivy razvitiya. T. 1 [Ecological and resource potential of the Crimea. History of formation and development prospects. Vol. 1]. St. Petersburg: BBM Publ.; 2016. 435 p. [Electronic resource]. Available at: https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_2060326#1 (accessed 31.03.2020). In Russian
20. Dragan NA. Comparative estimation of quality of soil resources of Crimea. *Uchenyye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Geografiya. Geologiya = Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Geography. Geology*. 2011;24(2-1):260-266. In Russian

21. *Analiz tendentsiy sotsial'no-ekonomicheskogo razvitiya Respubliki Krym: Monografiya* [Analysis of trends in the socio-economic development of the Republic of Crimea: Monograph]. Maydanevich YP, editor. Simferopol: POLIPRINT Publ.; 2019. 362 p. [Electronic resource]. Available at: http://ieu.cfuv.ru/sites/default/files/2019-03/%D0%A1%D0%B1%D0%BE%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA2019.pdf (accessed 31.03.2020). In Russian
22. *Geologiya rtutnykh mestorozhdeniy i rudoproyavleniy Ukrainy* [Geology of mercury deposits and occurrences of Ukraine]. Skarzhinskiy VI, editor. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1975. 285 p. In Russian
23. Aksenov EM, Belyayev EV, Sadykov RK. Industry potencial of solid industry minerals of Crimean Federal District. *Prospect and Protection of Mineral Resources*. 2015;9:38-46. In Russian
24. *Mycobank* [Electronic resource]. Available at: www.mycobank.org (accessed 31.03.2020).
25. Bargagli R, Nimis PL. Guidelines for the Use of Epiphytic Lichens as Biomonitors of Atmospheric Deposition of Trace Elements. *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens. NATO Science Series (Series IV: Earth and Environmental Sciences)*. 2002;7:295-299. doi: 10.1007/978-94-010-0423-7_23
26. Panichev N, Mokgalaka N, Panicheva S. Assessment of air pollution by mercury in South African provinces using lichens Parmelia caperata as bioindicators. *Environmental Geochemistry and Health,* 2019;41:2239-2250. doi: 10.1007/s10653-019-00283-w
27. Esbri JM, Lopez-Berdonces MA, Fernandez-Calderon S, Higueras P, Diez S. Atmospheric mercury pollution around a chlor-alkali plant in Flix (NE Spain): An integrated analysis. *Environ Sci Pollut Res*. 2015;22:4842-4850. doi: 10.1007/s11356-014-3305-x
28. The Jamovi Project (2020). Jamovi. (Version 1.2). [Electronic resource]. Available at: https://www.jamovi.org (accessed 31.03.2020).
29. Dobrovolskiy VV. Osnovy biogeokhimii: uchebnik dlya stud. VUZov [Fundamentals of biogeochemistry: A textbook for students of universities]. Moscow: Academiya Publ.; 2003. 400 p. In Russian
30. Lyapina EE. Geoecological features of the mercury load on the territory of the Tomsk region according to the data of biomonitoring research. *Modern Problems of Science and Education*. 2015;1(2). In Russian, English Summary
31. Plotitsyna OV, Stetsyuk AP, Popovichev VN. Raspredelenie rtuti v vode solenykh ozer severo-zapadnoy chasti Kryma, Chernogo morya i sevastopol'skikh bukht [Mercury distribution in waters of the North-Western Crimea Salt Lakes, Black Sea and Sevastopol Bays]. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*. 2014;28:225-230. In Russian
32. Shnyukov YF, Netrebskaya EY. Deep geological structure of mud volcanoes in the Black Sea. *Geologiya i poleznyye iskopayemyye Mirovogo okeana = Geology and Minerals of the World Ocean*. 2014;2(36):66-79. In Russian
33. Zhang H, Yin RS, Feng XB, Sommar J, Anderson CWN, Sapkota A, Fu X, Larssen T. Atmospheric mercury inputs in montane soils increase with elevation: Evidence from mercury isotope signatures. *Scientific Reports*. 2013;3(3322):1-8. doi: 10.1038/srep03322
34. Shao JJ, Liu CB, Zhang QH, Fu JJ, Yang RQ, Shi JB, Cai Y, Jiang GB. Characterization and speciation of mercury in mosses and lichens from the high-altitude Tibetan Plateau. *Environmental Geochemistry and Health*. 2017;39(3):475-482. doi: 10.1007/s10653-016-9828-y
35. Mezhibor AM, Bolshunova TS, Rikhvanov LP. Geochemical features of sphagnum mosses and epiphytic lichens in oil and gas exploitation areas (the case of Western Siberia, Russia). *Environmental Earth Sciences*. 2016;75(18):1260. doi: 10.1007/s12665-016-6062-y
36. Tarkhanov SN. Influence of aerotechnogenic pollution on the tree trunks coverage by epiphytic lichens in the forest plantations of the Northern Dvina basin and the White SeaKuloi plateau. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2016;1(349):37-47. doi: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.37 In Russian, English Summary

37. Bozkurt Z. Determination of airborne trace elements in an urban area using lichens as biomonitor. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2017;189(11):573. doi: 10.1007/s10661-017-6275-x
38. Klapstein SJ, Walker AK, Saunders CH, Cameron RP, Murimboh JD, O'Driscoll NJ. Spatial distribution of mercury and other potentially toxic elements using epiphytic lichens in Nova Scotia. *Chemosphere*. 2020;241:e125064. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125064
39. Weiss-Penzias PS, Bank MS, Clifford DL, Torregrosa A, Zheng B, Lin W, Wilmers CC. Marine fog inputs appear to increase methylmercury bioaccumulation in a coastal terrestrial food web. *Scientific Reports*. 2019;9:e17611. doi: 10.1038/s41598-019-54056-7
40. Ndlovu NB, Frontasyeva MV, Newman RT, Maleka PP. Active biomonitoring of atmospheric pollution in the Western Cape (South Africa) using INAA and ICP-MS. *J Radioanalytical and Nuclear*. 2019;322:1549-1559. doi: 10.1007/s10967-019-06823-z

Received 25 July 2019; Revised 09 April 2020;
Accepted 30 April 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Bogdanova Anna M, Junior Researcher, Department of Environmental Health Monitoring with Risk Assessment, Central Scientific Research Laboratory, Medical Academy Named after S.I. Georgievsky, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Academic Vernadsky Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3041-6328
E-mail: annuta2607@yandex.ru
Evstafeva Elena V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Normal Physiology Department, Medical Academy Named after S.I. Georgievsky, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Academic Vernadsky Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-8331-4149
E-mail: e.evstafeva@mail.ru
Baranovskaya Natalia V, Dr. Sci. (Biol.), Division for Geology, School of Earth Sciences & Engineering, National Research Tomsk Polytechnic University, 30 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: nata@tpu.ru
Lyapina Elena E, Cand. Sci. (Geol.-Min.), Researcher, Laboratory of Physics of Climatic Systems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academichesky Pr, Tomsk 634055, Russian Federation.
E-mail: eeldv@mail.ru
Tymchenko Svetlana L, Cand. Sci. (Med.), Assoc. Professor, Normal Physiology Department, Medical Academy Named after S.I. Georgievsky, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Academic Vernadsky Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3298-6743
E-mail: rybqa@yahoo.com
Bolshunova Tatiana S, Cand. Sci. (Geol.-Min.), Engineer, Department of Environmental Regulation, Tomsk Oil and Gas Research and Design Institute, 72 Mira Pr., Tomsk 634027, Russian Federation.
E-mail: BolshunovaTS@gmail.com

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 157–175

УДК 591б9: [599.324 + 599.363](470/111)
doi: 10.17223/19988591/50/8

Б.И. Шефтель[1], О.Л. Макарова[1], И.В. Артюшин[2], Е.В. Оболенская[2], В.О. Бурская[3], П.М. Глазов[4]

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия
[2] Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия
[3] Сколковский институт науки и технологий, г. Москва, Россия
[4] Институт географии РАН, г. Москва, Россия

К фауне мелких млекопитающих Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ)

Полевой материал собран в 2014–2016 гг. в рамках комплексной экспедиции по Проекту ПРООН/ГЭФ – Минприроды России «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России № 00077026». Обработка материала и написание статьи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 18-14-00093).

Изучен видовой состав мелких млекопитающих пяти труднодоступных участков в Большеземельской тундре, два из которых находились в подзоне типичных тундр, два – в подзоне южных кустарниковых тундр и один – на границе типичной и южной тундры. Всего отмечено 9 видов мелких млекопитающих, включая 3 вида землероек и 6 видов полевок, включая 2 вида леммингов. На всех участках в типичной тундре доминировала узкочерепная полевка (Lasiopodomys gregalis), а на участке кустарниковой тундры недалеко от устья реки Печора – красная полевка (Clethrionomys rutilus), которая в типичной тундре вообще не встречена. Проведено сравнение видового состава мелких млекопитающих, зарегистрированного в данном исследовании, с таковым, взятым из литературных источников, описывающим фауну мелких млекопитающих Большеземельской тундры. Сравнение показало, что два вида – обыкновенная бурозубка (Sorex araneus) и малая бурозубка (S. minutus) в последние годы расширили свой ареал к северу примерно на 150 км. Обсуждаются возможные причины этого явления.

Ключевые слова: *Sorex; Microtini; типичные тундры; южные тундры.*

Введение

В последнее десятилетие значительно возрос интерес к исследованию конкретных фаун арктических млекопитающих, особенно долговременных [1–3]. Это вызвано тем, что, благодаря глобальным климатическим изменениям, существенно меняется конфигурация видовых ареалов [4–6]. Мелкие наземные млекопитающие оказались хорошей модельной группой для подобных исследований, поскольку их систематика и экология изучены значительно лучше, чем большинства других организмов, например беспозвоноч-

ных. Кроме того, им не свойственны перемещения на большие расстояния, поэтому обнаружение мелкого млекопитающего свидетельствует о том, что эта особь родилась сравнительно недалеко от места поимки. В то же время единичные встречи птиц или крупных млекопитающих не могут свидетельствовать об изменениях их ареалов, поскольку такие находки часто являются результатом случайных заходов или залетов.

Другой аспект актуальности подобных исследований состоит в том, что Европейское териологическое сообщество готовит к 2024 г. второе издание Атласа распространения млекопитающих Европы, куда, в отличие от первого издания Атласа [7], должна войти территория европейской части России и других восточно-европейских стран. Эта работа требует от российских териологов анализа всех имеющихся материалов по распространению млекопитающих, особенно для таких труднодоступных районов, как Ненецкий автономный округ (НАО).

Исследований, посвященных фауне мелких млекопитающих НАО, немного. Первая сводка, в которой рассматривался этот регион в составе всего Северо-Востока европейской части России, вышла в свет только в 1994 г. [8]. Ранее публиковались лишь результаты фрагментарных исследований, из которых наиболее интересна работа, посвященная грызунам [9]. В нынешнем столетии появился ряд заслуживающих внимание публикаций.

Так, монография А.Н. Петрова [10], хотя и касается в большей степени оценки антропогенного и техногенного влияния на сообщества мелких млекопитающих, на настоящий момент оказывается наиболее фундаментальной сводкой по фауне этой группы в НАО.

Следует отметить работы, посвященные отдельным видам, например, тундряной бурозубке [11] или фауне мелких млекопитающих конкретных ключевых участков – реликтового леса в Большеземельской тундре в долине реки Море-Ю [12] или урочища Пым-Ва-Шор на юго-востоке Большеземельской тундры [13]. Надо упомянуть и интересные находки обыкновенной бурозубки на полуострове Канин [14] и в окрестностях г. Нарьян-Мар [15], благодаря которым описаны новые хромосомные расы этого вида. Общее число видов млекопитающих, встречающихся в НАО, неодинаково оценивается разными авторами – от 30 [16] до 33 [17, 18]. При этом к группе мелких млекопитающих, по нашей экспертной оценке, может относиться 17–18 видов.

Цель работы – анализ территориального распределения мелких млекопитающих Большеземельской тундры в XXI столетии и его сравнение с таковым в предшествующий временной период.

Материалы и методики исследований

Изучение мелких млекопитающих проведено на 5 труднодоступных участках, расположенных в Большеземельской тундре (рис. 1).

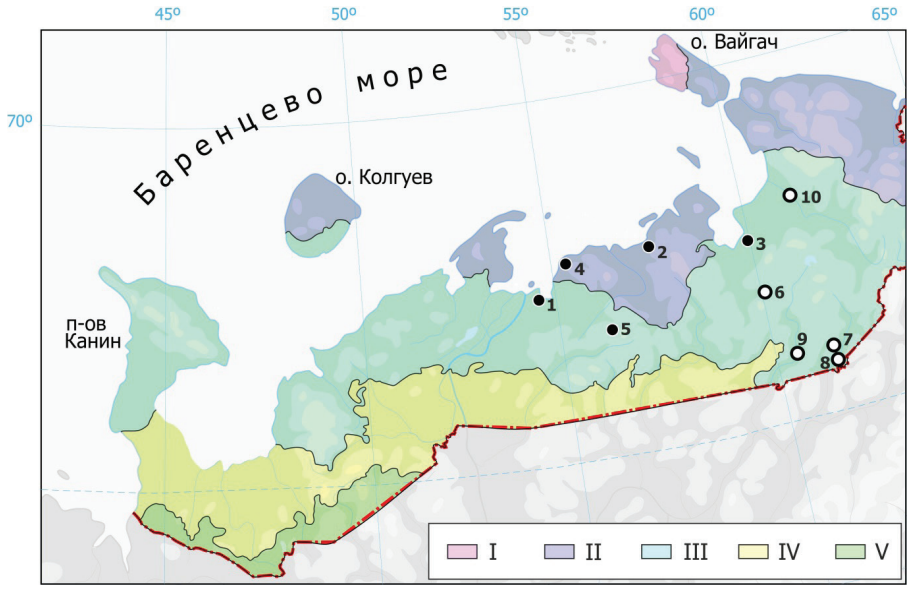

Рис. 1. Районы отлова мелких млекопитающих в Большеземельской тундре:
● – места проведения наших исследований; ○ – литературные данные.
1 – Болванская губа, *2* – Паханческая губа, *3* – Хайпудырская губа, *4* – Хыльчую, *5* – Янемдейто, *6* – Море-Ю, *7* – Пым-Ва-Шор, *8* – Нерцетинская, *9* – Неруюская, *10* – Коротаиха. Границы подзон даны по И.А. Лавриненко [20]: I – арктические тундры, II – типичные тундры, III – южные кустарниковые тундры, IV – лесотундра, V – северная тайга. Красной линией показана административная граница НАО

[Fig. 1. Sites of trapping small mammals in the Bolshezemelskaya Tundra:
● Locations of our research; ○ literature data.
1 - Bolvanskaya Bay, *2* - Pahancheskaya Bay, *3* - Khaipudyrskaya Bay, *4* - Khylchuyu, *5* - Yanemdeyto, *6* - More-Yu, *7* - Pym-Va-Shor, *8* - Nertsetinskaya, *9* - Neruyuskaya, *10* - Korotaikha. The boundaries of the subzones are according to IA Lavrinenko [20]: I - Arctic tundra, II - Typical tundra, III - Southern shrub tundra, IV - Forest-tundra, V - Northern taiga. The red line shows the administrative border of Nenets Autonomous Okrug]

Названия участков, их географические координаты и даты проведения исследований приведены в табл. 1. Следует отметить, что на четвертом и пятом участках зверьков отлавливали в нескольких точках, расстояние между которыми не превышало 15 км. Поэтому мы рассматриваем эти точки не как отдельные участки, а как различные местообитания одного участка. На четвертом участке исследования проводили в долинах двух рек – Хыльчую и Двойник, на пятом – в окрестностях озер Янемдейто и Табровхас. Первые четыре участка находились на незначительном расстоянии от морского побережья и только пятый участок располагался на удалении более 100 км от береговой линии.

На большинстве участков учеты мелких млекопитающих вели посредством давилок. Кроме того, для оценки видового состава использовали мелких млекопитающих, попавших в ловчие стаканчики, предназначенные для отлова герпетобионтных членистоногих. Надо отметить, что в ловчие

стаканчики в основном отлавливались землеройки. На пятом участке для отлова мелких млекопитающих одновременно с давилками использовали трапиковые живоловки системы А.Н. Щипанова [19], а также стандартные канавки и заборчики. На всех участках также проводили сборы погадок хищных птиц, в основном зимняка (*Buteo lagopus* Brunnich). Ежедневно в период работы на всех участках выставляли от 25 до 50 давилок или живоловок. По нашей экспертной оценке, несмотря на ряд нюансов, ловчие усилия везде были соизмеримы, что позволило сравнивать между собой уловы на разных участках. При этом мы использовали общее количество отловленных зверьков. Сбор материала соответствовал международным и национальным требованиям по гуманному обращению с животными.

Таблица 1 [Table 1]

Места проведения исследований мелких млекопитающих в Большеземельской тундре
[Research sites for small mammals in the Bolshezemelskaya Tundra]

№ участка [Number of the plot]	Название участка [Name of the plot]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Даты обследований [Dates of observatios]
1	Болванская губа [Bolvanskaya Bay]	68º05'11" N, 54º47'29" E	18.07–25.07.2015
2	Паханческая губа [Pahancheskaya Bay]	68º29'07" N, 57º26'03" E	26.07–05.08.2015
3	Хайпудырская губа [Khaipudyrskaya Bay]	68º16'50" N, 59º57'01" E	06.07–16.07.2015
4	Хыльчую [Khylchuyu]	68°18'35" N, 54°59'18" E	17.07–24.07.2016
5	Янемдейто [Yanemdeyto]	67°30'28" N, 56°29'06" E	03.08–14.08.2014

Два из пяти участков – № 1 и 3 (Болванская губа и Хайпудырская губа) – расположены в подзоне кустарниковых тундр, участки № 2 («Паханческая губа») и № 4 («Хыльчую») находятся в подзоне типичных тундр [20], участок № 5 (Янемдейто) – на самой границе южных и типичных тундр (см. рис. 1). Практически во всех точках учеты вели как в речных поймах, так и плакорных местообитаниях; прибрежная и зональная растительность региона работ подробно описана в [21, 22].

В последние годы произошли существенные изменения в номенклатуре мелких грызунов, все новые названия приведены в монографии [23]. Однако многие специалисты не согласны с такими изменениями названий. Так, серьезные возражения вызывает переименование рода *Clethrionomys* в *Myodes* [24]. Ввиду того, что окончательно вопрос о переименованиях не решен, мы в данной работе используем оба названия – старое и новое. Из всех переиме-

нований наиболее обосновано переименование узкочерепной полевки, которая генетически оказалась ближе к роду брандтовых полевок *Lasiopodomys,* чем к роду серых полевок *Microtus*.

Результаты исследований и обсуждение

Проанализирован видовой состав мелких млекопитающих, отловленных и найденных на всех пяти участках Большеземельской тундры. Анализ показал, что за время исследований отмечено 92 особи мелких млекопитающих, принадлежащих к 9 видам (табл. 2). Представители отряда насекомоядных относились к трем видам: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758), тундряная бурозубка *(S. tundrensis* Merriam, 1900), малая бурозубка (*S. minutus* L., 1766). Остальные 6 видов принадлежали к различным родам подсемейства полевок. Два вида принадлежали к роду серых полевок – полевка-экономка (*Microtus oeconomus (= Alexandromys oeconomus)* Pallas, 1776) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis (= Lasiopodomys gregalis)* Pallas, 1779), к роду лесных полевок – красная полевка (*Clethrionomys rutilus (= Myodes rutilus)* Pallas, 1779), к роду водяных полевок – водяная полевка (*Arvicola amphibius* L., 1758), к роду настоящих леммингов – сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792 (= *Lemmus lemmus* L., 1758)), к роду копытных леммингов – копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778). Все эти виды ранее уже отмечались на территории Ненецкого автономного округа [10].

Таблица 2 [Table 2]

Распределение видов мелких млекопитающих по участкам (номера участков 1–5 соответствуют таковым на рис. 1)
[The distribution of species of small mammals at the studied sites (plots numbers 1 to 5 correspond to those in Fig. 1)]

№	Вид [Species]	Номера участков [Plots numbers]					Всего особей [Total individuals]	%
		1	2	3	4	5		
1	*Sorex araneus*	0	0	0	6	10	16	17,4
2	*Sorex minutus*	0	4	1	0	6	11	12,0
3	*Sorex tundrensis*	0	1	1	2	6	10	10,9
4	*Clethrionomys rutilus*	9	0	0	0	0	9	9,8
5	*Microtus oeconomus*	0	2	3	5	2	12	13,0
6	*Lasiopodomys gregalis*	0	8	9	3	0	20	21,7
7	*Arvicola amphibius*	0	1	0	0	0	1	1,1
8	*Lemmus sibiricus*	0	1	0	1	0	2	2,2
9	*Dicrostonyx torquatus*	0	1	3	7	0	11	12,0
Всего [Total]		**9**	**18**	**17**	**24**	**24**	**92**	

В целом обращает на себя внимание выравненность численности видов мелких млекопитающих, полученная путем усреднения данных со всех пяти участков. Процентное соотношение большинства видов варьирует в диапазоне от 10 до 22%, что указывает на отсутствие явных доминантов. И только два вида в сборах – сибирский лемминг и водяная полевка – малочисленны.

Сильнее всего отличается от других видовой состав мелких млекопитающих, отловленных на участке № 1 «Болванская губа». Все 9 пойманных зверьков оказались красными полевками, при этом на других участках этот вид вообще не найден. Красная полевка – преимущественно таежный вид, избегающий типичных тундр, поэтому она и отловлена лишь в Болванской губе, вблизи устья р. Печоры, крупнейшей реки на Европейском Севере России. Этот район побережья характеризуется многоснежными зимами и относительно мягким климатом (по данным ближайшей действующей метеостанции «Мыс Константиновский», среднегодовая температура –2,8°С, средняя температура июля +11,9°С, среднегодовое количество осадков 540 мм – близки к максимальным значениям для территории НАО) [25]. Известно, что по долине Печоры в тундру проникает целый ряд видов таежных растений и животных [26, 27].

Среди грызунов наиболее равномерно по изученным участкам распределена полевка-экономка. Этот вид, кроме тундры, широко распространен и в различных таежных подзонах, однако везде избегает залесенных местообитаний, предпочитая луговые. Очевидно, с этим и связана выравненность находок этого вида в нашем материале, поскольку луговые местообитания присутствовали во всех пунктах. Наиболее многочисленным видом в наших сборах оказалась узкочерепная полевка. Северный подвид этого вида (*L. g. major* Ognev, 1923), обитающий в тундре, эндемичен для данной природной зоны и часто образует довольно большие колонии. Однако узкочерепная полевка была распределена по районам сбора менее равномерно, чем полевка-экономка, и встречена в наиболее северных районах работ. Сходно с узкочерепной полевкой, но с меньшей численностью, распределен и копытный лемминг. Сибирский лемминг оказался малочислен (отловлены всего 2 особи), что противоречит литературным данным [10], где сказано, что в северных (типичных) тундрах этот вид входит в число доминантов. Низкую численность леммингов нельзя объяснить многолетними колебаниями, поскольку наши исследования проводились 3 года (с 2014 по 2016 г.), и все 3 года численность леммингов оставалась низкой. Обычно считается, что водяная полевка в типичных тундрах редка [9], но следует обратить внимание на то, что используемые орудия лова, по крайней мере, в нашем исследовании, – не самые лучшие для учета численности этого вида, а единственный отмеченный нами экземпляр найден в погадке зимняка.

Наиболее высокая численность землероек обнаружена в удаленном от моря районе – в окрестностях оз. Янемдейто (участок № 5). Возможно, это связано с тем, что здесь для отлова зверьков использовали не давилки, а живоловки Щипанова [19], хорошо себя зарекомендовавшие именно для землероек. Самым многочисленным видом оказалась обыкновенная бурозубка. В Большеземельской тундре этот вид ранее не отмечен севернее подзоны южных тундр [10], а в наших сборах он доминировал среди насекомоядных млекопитающих и в южных, и в типичных тундрах. Однако обыкновенная

бурозубка отловлена только на участках № 4 и 5 («Хыльчую» и «Янемдейто»). Малая бурозубка, занимающая второе место в уловах, отмечена в трех точках, но ранее, как и обыкновенная бурозубка, в типичных тундрах не отмечалась. И, наконец, тундряная бурозубка, количество поимок которой было чуть меньше, чем малой, встречена повсюду, кроме участка «Болванская губа». Ранее тундряная бурозубка была единственным видом землероек, встреченным в типичных малоземельских и большеземельских тундрах [10]. Важно отметить, что в местах с небольшим «уловом» бурозубок (участки № 2, 3) почти все зверьки пойманы в ерниках (заросли *Betula nana*) почвенными ловушками для беспозвоночных.

Для сравнения с нашими материалами рассмотрены литературные данные, характеризующие население мелких млекопитающих трех районов Большеземельской тундры (табл. 3, № 6–10 на рис. 1), расположенных в подзоне южной кустарниковой тундры [12, 13, 28], как и большинство наших участков. Продолжительность учетов и методы сбора материалов на всех привлеченных участках были сопоставимы с нашими.

Расположение участка «Море-Ю» – в долине реки Море-Ю в реликтовом, лесном острове, состоящем в основном из ели сибирской (*Picea obovata*) (№ 6 на рис. 1) [12]. На юге Большеземельской тундры изучение зверьков проведено в трех точках: 1) участок Пым-Ва-Шор (№ 7 на рис. 1); 2) участок «Нерцетинская» (№ 8 на рис. 1) – 67°03'49"N, 61°07'28"E; 3) участок «Неруюская» (№ 9 на рис. 1) – 67°09'38"N, 60°01'17"E. Поскольку все три участка были расположены примерно на одной широте, основным местообитанием везде была крупноерниковая тундра, а расстояние между наиболее отдаленными участками не превышало 40 км, мы объединили эти три пункта в единый участок с условным названием «Пым-Ва-Шор» [13]. Самый восточный участок «Коротаиха» располагался в окрестностях долины реки Коротаиха (№ 10 на рис. 1) в мелкоерниковой тундре. Условное название участка – «Коротаиха» [28]. Работы на участке «Море-Ю» были выполнены в 1998 и 2002 гг., на участке «Пым-ВА-Шор» – в 2006 и 2008–2012 гг., на участке «Коротаиха» – в 2012 г.

Население грызунов всех сравниваемых участков было довольно сходно. Везде доминировала узкочерепная полевка, на более южных участках в сообществе отмечалась высокая доля участия красной полевки и полевки-экономки. К северу (участок «Коротаиха») численность этих видов снижалась, но повышалась доля участия леммингов, в основном копытного. Численность последнего, вопреки распространенным представлениям [3, 9, 10], была выше, чем сибирского, как и в наших сборах. Только на самом южном участке «Пым-Ва-Шор», недалеко от границы с лесотундрой, отмечены еще два вида грызунов, не найденных нигде более в Большеземельской тундре, – рыжая полевка (*Myodes glareolus (= Clethrionomys glareolus)* Schreber, 1780) и северная мышовка (*Sicista betulina* Pallas, 1779). Эти виды экологически связаны с лесным ландшафтом и проникают только в самые южные участ-

ки тундры. Отсутствие их в островном реликтовом лесу «Море-Ю», скорее всего, свидетельствует о том, что этим видам очень трудно попасть в, хотя и пригодные, но территориально удаленные биотопы, так как для этого необходимо преодолеть более 100 км тундровых местообитаний, существование в которых для них проблематично. Из всех видов грызунов, отмеченных для Большеземельской тундры [10], не считая синантропных видов, в нашей работе не упоминается только темная полевка (*Agriocola agrestis (= Microtus agrestis)* L., 1761). По-видимому, это связано со спорадическим обитанием этого вида в тундровой зоне.

Таблица 3 [Table 3]

Количественное соотношение (%) видов мелких млекопитающих в выборках из Большеземельской тундры по материалам авторов в сравнении с опубликованными данными
[Ratio (%) of separate species of small mammals in samples from the Bolshezemelskaya Tundra according to the original and published data]

№	Виды [Species]	Исследуемые участки [Research plots]			
		«Море-Ю» [More Yu] 67°49’55’’N, 59°58’38’’E	«Пым-Ва-Шор» [Pym-Va-Shor] 67°09'55"N, 60°51'12"E	«Коротаиха» [Korotaikha] 68°27'30"N, 61°10'27"E	Наши данные, суммированные по всем точкам [Our data summarized for all plots]
1	*Sorex araneus*	0	0	0	16 (17,4%)
2	*Sorex caecutiens*	0	3 (7,5%)	0	0
3	*Sorex minutus*	0	1 (2,5%)	0	11 (12,0%)
4	*Sorex tundrensis*	3 (2,1%)	4 (10,0%)	3 (4,5%)	10 (10,9%)
5	*Clethrionomys rutilus*	27 (18,1%)	7 (17,5%)	2 (3,0%)	9 (9,8%)
6	*Clethrionomys glareolus*	0	1 (2,5%)	0	0
7	*Microtus oeconomus*	41 (28,2%)	9 (22,5%)	5 (7,5%)	12 (13,0%)
8	*Lasiopodomys gregalis*	70 (47,7%)	13 (32,5%)	34 (50,7 %)	20 (21,7%)
9	*Arvicola amphibius*	2 (1,3%)	0	0	1 (1,1%)
10	*Lemmus sibiricus*	2 (1,3%)	0	8 (11,9%)	2 (2,2%)
11	*Dicrostonyx torquatus*	2 (1,3%)	0	15 (22,4)	11 (12,0%)
12	*Sicista betulina*	0	2 (5,0%)	0	0
Всего [Total]		**149**	**40**	**67**	**92**

Необходимо также упомянуть полевку Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii (Microtus middendorffii)* Poljakov, 1881). В более ранней публикации [29] мы сообщали о находке этого вида на одном из наших участков (№ 3). Сейчас с определенностью можно сказать, что это были молодые узкочерепные полевки с сильно поврежденными черепами. То есть наше указание полевки Миддендорфа для Большеземельской тундры было ошибочным из-за неправильного определения.

В отличие от информации по полевкам, наши находки бурозубок плохо согласуются с данными литературы. Так, согласно опубликованным сведениям, обыкновенная бурозубка не найдена ни в крупноерниковой полосе южных тундр [13, 28], ни в реликтовом островном лесу [12]. В наших сборах

на западе округа этот вид оказался доминантом как в южных (участок № 5), так и в типичных (№ 4) тундрах. При этом численность обыкновенной бурозубки там была так высока, что превышала усредненную численность других видов землероек на всех участках. Примерно так же в наших сборах была распределена и малая бурозубка с той разницей, что ее численность везде была ниже, чем у обыкновенной бурозубки, а отмечена она была на большем числе участков. Тундряная бурозубка встречена практически повсеместно как в районах наших работ, так и там, где работали другие специалисты. То есть ее новые находки в Большеземельской тундре соответствуют более ранним сведениям [10]. Наши исследования расширяют известные ранее ареалы обыкновенной и малой бурозубок примерно на 150 км к северу [30].

Кроме вышеупомянутых видов, на самом юге НАО – в крупноерниковых тундрах участка «Пым-Ва-Шор» найдена средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788), а в наших исследованиях этот вид отсутствовал. То есть тенденция к расселению на север для средней бурозубки не отмечена. Однако на востоке ареала, например в Якутии, средняя бурозубка гораздо дальше проникает в тундровую зону, чем в НАО [31]. Напротив, обыкновенная бурозубка обычна в тундрах Скандинавии и Кольского п-ова [30] и, как мы выяснили, широко осваивает тундры Восточной Европы. В то же время в восточной части ареала, в Сибири, северная граница ареала этого вида проходит много южнее, вид отсутствует даже в лесотундре и северной тайге [32]. Оба вида – обыкновенная и средняя бурозубки – лесные обитатели, но обыкновенная бурозубка по своему происхождению – западный палеарктический вид, а средняя бурозубка – восточный [33]. Создается впечатление, что в исконной области своего распространения видам легче освоить неблагоприятные для них местообитания, например тундровые, чем там, куда они вселились сравнительно недавно. То есть расселение вида быстрее идет по благоприятным местообитаниям, а для адаптации к неблагоприятным условиям требуется дополнительное время.

В последние десятилетия происходят заметные климатические изменения. В районе наших исследований, как и в Арктике в целом, установлено повышение максимальных значений вегетационного индекса NDVI (Normalized Difference Vegetation Index – показатель количества фотосинтетически активной биомассы) [34–36]. За последние 25–40 лет благодаря повышению летних температур и удлинению вегетационного сезона надземная фитомасса увеличилась в Арктике в целом на 20% (Epstein et al., 2012) Это приводит к феномену, фиксируемому на спутниковых снимках и названному «позеленением» тундры [37]. В настоящее время показано, что в местах совместного обитания леммингов и полевок (в южных тундрах) происходит сокращение численности леммингов [3]. Подобный эффект отмечен и нами. Так, в конце XX и самом начале XXI в. в южных тундрах Восточной Европы сибирский лемминг был фоновым видом и иногда доминировал [10]. В наших сборах (2014–2016 гг.) в южных тундрах сибирский лемминг

не отмечен вообще, а в выборках из типичных тундр присутствовали лишь единичные особи. Несмотря на повсеместное потепление Арктики, самые последние исследования показали значительное региональное и временно́е варьирование NDVI, вплоть до противоположных тенденций, в том числе на территории Большеземельской тундры. Подобные эффекты могут быть связаны с локальными и кратковременными нарушениями, происходящими на фоне глобальных климатических изменений [38]. Однако большинство наших точек находилось в зоне, где в той или иной степени наблюдалось «позеленение» тундры, либо на границе областей «позеленения» и «побурения» [39]. Поэтому, несмотря на сложность и неоднозначность наблюдаемых процессов, мы предполагаем, что изменение количественного соотношения леммингов и полевок в пользу последних и «позеленение» тундры – связанные явления.

Мы также предполагаем, что находки обыкновенной и малой бурозубок в двух подзонах Большеземельской тундры можно рассматривать как продвижение этих видов на север в связи с климатическими изменениями последних десятилетий. Однако наши новые северные находки обыкновенной бурозубки могут иметь и другую природу. Она недавно была обнаружена на полуострове Канин [14] и в районе г. Нарьян-Мар [15] – на территориях, которые ранее также не входили в ее ареал, а по природным характеристикам близки к районам наших исследований. Пойманные там зверьки оказались ранее не известными хромосомными расами этого вида. Особенно специфической оказалась хромосомная раса с полуострова Канин. Такие находки не могут быть результатом простого расширения видового ареала, а скорее всего свидетельствуют о существовании на этой территории реликтовых популяций обыкновенной бурозубки, долгое время существовавших изолированно и имевших очень низкую численность. Для дальнейшего анализа данного феномена необходимо изучение хромосомных рас обыкновенной бурозубки, обитающих на территории Большеземельской тундры.

Заключение

В отличие от большинства видов птиц и крупных млекопитающих, грызуны и насекомоядные круглогодично обитают в Арктике, и изменения в их населении наиболее надежно свидетельствуют о перестройках в экосистемах. Отмечаемые в последние десятилетия тенденции изменения растительности и животного населения в Арктике указывают на значительную региональную специфику наблюдаемых тенденций. Обработка сборов мелких млекопитающих 2014–2016 гг. из ряда районов Большеземельской тундры позволила установить, что некоторые виды землероек – малая и обыкновенная бурозубка – за последние годы расселились примерно на 150 км к северу от ранее известных границ своих ареалов. В южных тундрах региона отмечена очень низкая численность леммингов, как сибирского, так и

копытного, тогда как еще в начале 2000-х гг. сибирский лемминг считался здесь фоновым видом.

Авторы благодарны за большую помощь в организации и проведении экспедиции С.А. Золотому (директор заповедника «Ненецкий», г. Нарьян-Мар), С.А. Уварову (координатор проектов Баренц-отделения Всемирного фонда дикой природы России, г. Нарьян-Мар), Т.М. Романенко (канд. биол. наук, директор «Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции», г. Нарьян-Мар), канд. биол. наук, с.н.с. О.В. Лавриненко (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), канд. биол. наук, зав. лаб. И.А. Лавриненко (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), н.с. Г.А. Тюсову (БИН РАН, г. Санкт-Петербург); в подготовке карты – д-ру биол. наук, профессору К.В. Макарову (Московский государственный педагогический университет, г. Москва).

Литература

1. Reid D.G., Berteaux D., Laidre K.L., Angerbjörn A., Angliss R., Born E.W., Boveng P., Cluff D., Ehrich D., Ferguson S.H., Garlich-Miller J., Gauthier G., Gunn A., Kovacs K.M., Lecomte N., Lowry L.F., McLoughlin P., Litovka D., Moore S., Mustonen K., Mustonen T., Nguyen L., Peacock E., Poole K., Quakenbush L., Russell D., Schmidt N.M., Sheftel B., Simpkins M., Sittler B., Slough B., Smith A., Ugarte F., Vongraven D., Øystein W. Chapter 3. Mammals // Arctic Biodiversity Assessment. Status and Trends in Arctic Biodiversity. Meltofte H., editor. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri. 2013. PP. 79–141.
2. Gallant D., Reid D.G., Slough B.G. Natal den selection by sympatric arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada // Polar Biology. 2014. Vol. 37. PP. 333–345.
3. Ehrich D., Schmidt N.M., Gauthier G., Alisauskas R., Angerbjörn A., Clark K., Ecke F., Eide N.E., Framstad E., Frandsen J., Franke A., Gilg O., Giroux M.-A., Henttonen H., Hörnfeldt B., Ims R.A., Kataev G.D., Kharitonov S.P., Killengreen S.T., Krebs C.J., Lanctot R.B., Lecomte N., Menyushina I.E., Douglas W., Morris D.W., Morrisson G., Oksanen L., Oksanen T., Olofsson J., Pokrovsky I.G., Popov I.Yu., Reid D., Roth J.D., Saalfeld S.T., Samelius G., Sittler B., Sleptsov S.M., Smith P.A., Sokolov A.A., Sokolova N.A., Mikhail Y., Soloviev M.Y., Solovyeva D.V. Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? // Ambio. 2020. Vol. 49. PP. 801–804.
4. La Sorte F.A., Butchart S.H.M., Jetz W., Bohning-Gaese K. Range-Wide Latitudinal and Elevational Temperature Gradients for the World's Terrestrial Birds: Implications under Global Climate Change // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, № 5. e98361. doi: 10.1371/journal.pone.0098361
5. Sultaire S.M., Pauli J.N., Martin K.J., Meyer M.W., Notaro M., Zuckerberg B. Climate change surpasses land-use change in the contracting range boundary of a winteradapted mammal // Proceedings of the Royal Society B: Biological Science. 2016. Vol. 283, № 1827. PP. 1–9. doi: 10.1098/rspb.2015.3104
6. Lenoir J., Svenning J.C. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions // Ecography. 2015. Vol. 38, № 1. PP. 15–28. doi: 10.1111/ecog.00967
7. Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders PJ.H., Spitzenberger E., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V., Zima J. The atlas of European mammals. Vol. 3. London : Academic Press, 1999. 484 p.
8. Ануфриев В.М., Бобрецов А.В., Войлочников А.А., Нейфельд Н.Д., Кудрявцева Э.Н., Куприянова И.Ф., Петров А.Н., Полежаев Н.М., Пыстин А.Н., Сокольский С.М., Соловьев В.А., Турьева В.В., Юшков В.Ф. Фауна европейского Северо-Востока

России. Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. Т. 2, ч. 1. СПб. : Наука, 1994. 280 с.
9. Балибасов В.П., Ермаков А.А. Распространение, численность и биотопическое распределение мелких грызунов в тундрах европейского Северо-Востока СССР // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар : Коми научный центр УрО АН СССР, 1989. С. 84–89.
10. Петров А.Н. Мелкие млекопитающие (Insectivora, Rodentia) трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр. СПб. : Наука, 2007. 178 с.
11. Петров А.Н. Распространение и территориальное размещение тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis*, Merriam) на Европейском Северо-Востоке // Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 263–264.
12. Петров А.Н., Быховец Н.М. Биотопические комплексы мелких млекопитающих долины реки Море-Ю (Большеземельская тундра) // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2008. № 7. С. 22–28.
13. Ануфриев В.В. Птицы и млекопитающие урочища «Пым-Ва-Шор» и сопредельных территорий // Arctic Evironmental Research. 2013. № 1. С. 61–71.
14. Fredga K. A new chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus*) in the Kanin Peninsula, NW Russia // Hereditas. 1996. Vol. 125, № 2–3. PP. 247–248.
15. Pavlova S.V., Shchipanov N.A. New karyotypes of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) at the northern periphery of the species range in European Russia // Mammal Research. 2019. Vol. 64, № 3. PP. 455–459.
16. Ануфриев В.В. Наземные млекопитающие // Живая природа Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар, 2004. С. 59–68.
17. Макарова О.Л., Ануфриев В.В., Бабенко А.Б., Бизин М.С., Глазов П.М., Колесникова А.А., Марусик Ю.М., Татаринов А.Г. Фауна восточно-европейских тундр: вклад «сибирских» видов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2019. № 1. С. 59–71.
18. Рожнов В.В., Лавриненко И.А., Разживин В.Ю., Макарова О.Л., Лавриненко О.В., Ануфриев В.В., Бабенко А.Б., Бизин М.С., Глазов П.М., Горячкин С.В., Колесникова А.А., Матвеева Н.В., Пестов С.В., Петровский В.В., Покровская О.Б., Танасевич А.В., Татаринов А.Г. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 2. С. 1–28.
19. Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 5, № 10. С. 783–791.
20. Лавриненко И.А. Геоботаническое районирование Большеземельской тундры и прилегающих территорий // Геоботаническое картографирование. СПб., 2013. С. 74–92.
21. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (побережье Баренцева моря) // Phytodiversity of Eastern Europe. 2018. Т. 12, № 3. С. 82–143.
22. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. Зональная растительность равнинных восточноевропейских тундр // Растительность России. 2018. № 32. С. 35–108.
23. Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. Млекопитающие России : список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2019. 191 с.
24. Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., Shenbrot G.I. Back to the future: the proper name for red-backed voles is Clethrionomys Tilesius

and not Myodes Pallas // Mammalia. 2020. Vol. 84, № 2. PP. 214–217. doi: 10.1515/mammalia-2019-0067
25. Архив погоды метеостанции «Мыс Константиновский». URL: https://rp5.ru/Архив_погоды_на_м._Константиновский (дата обращения: 05.05.2020).
26. Татаринов А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 254 с.
27. Шенников А.П. Растительность Печорского края // Экспедиции Академии наук СССР, 1934 год. М. ; Л. : АН СССР, 1935. С. 76–84.
28. Ануфриев В.В. Сравнительная оценка населения птиц и млекопитающих Большеземельской тундры и Гыданского полуострова // Arctic Evironmental Research. 2012. № 4. С. 41–49.
29. Макарова О.Л., Рожнов В.В., Лавриненко И.А., Разживин В.Ю., Лавриненко О.В., Ануфриев В.В., Бабенко А.Б., Бизин М.С., Глазов П.М., Горячкин С.В., Колесникова А.А., Матвеева Н.В., Пестов С.В., Покровская О.Б., Танасевич А.В., Татаринов А.Г. Опыт оценки биоразнообразия крупного арктического региона как основа его охраны в условиях интенсивного освоения (Ненецкий автономный округ) // Материалы III Всероссийской научной конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2017. С. 231–235.
30. Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб. : Наука, 2014. 391 с.
31. Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 246 с.
32. Шефтель Б.И. Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих енисейской тайги и лесотундры // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М. : Наука, 1983. С. 184–203.
33. Хляп Л.А., Шварц Е.А., Баскевич М.И., Николаев В.И., Тишков А.А., Леонтьева О.А., Черепанова Е.В., Глазов П.М. Фауна, экология и зоогеография млекопитающих Валдайского Поозерья : ретроспектива и современное состояние // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2017. № 1. С. 125–159.
34. Лавриненко И.А., Лавриненко О.В. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря // Труды Карельского научного центра. 2013. № 6. С. 4–16.
35. Bhatt U.S., Walker D.A., Raynolds M.K. et al. Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline // Earth Interactions. 2010. Vol. 14, № 8. PP. 1–20.
36. Epstein H.E., Raynolds M.K., Walker D.A., Bhatt U.S., Tucker C.J., Pinzon J.E. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades // Environmental Research Letters. 2012. Vol. 7, № 1. e015506. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/015506
37. Тишков А.А., Белановская Е.А., Вайсфельд М.А., Глазов П.М., Кренке А.Н.-мл, Морозова О.В., Покровская И.В., Царевская Н.Г., Тертицкий Г.М. «Позеленение» ландшафтов Арктики как следствие современных климатогенных и антропогенных трендов растительности // Известия Русского географического общества. 2016. Т. 148, № 3. С. 14–24.
38. van Huissteden J. Thawing Permafrost. Permafrost Carbon in a Warming Arctic. Cham, Switzerland : Springer, 2020. 508 p. doi: 10.1007/978-3-030-31379-1
39. Epstein J., Bhatt U., Raynolds M., Walker D., Forbes B., Phoenix G., Bjerke J., Tommervik H., Karlsen S.R., Myneni R., Park T., Goetz S., Jia G. Tundra greenness // NOAA Arctic report card. Effects of persistent Arctic warming continue to mount. Osborne E., Richter-Menge J., Jeffries M., editors. 2018. PP. 46–52.

Поступила в редакцию 13.03.2020 г.; повторно 05.05.2020 г.;
Принята 15.05.2020 г.; опубликована 19.06.2020 г.

Авторский коллектив:
Шефтель Борис Ильич **–** доцент, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории популяционной экологии, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3808-8389
E-mail: borissheftel@yahoo.com
Макарова Ольга Львовна – канд. биол. наук, зав. лаборатории синэкологии, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33).
E-mail: ol_makarova@mail.ru
Артюшин Илья Витальевич **–** канд. биол. наук, н.с. кафедры зоологии позвоночных, биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы 1, стр. 12).
E-mail: sometyx@gmail.com
Оболенская Екатерина Викторовна **–** канд. геогр. наук, м.н.с. сектора эволюционной морфологии, Зоологический музей, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12).
E-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru
Бурская Валентина Олеговна **–** аспирант Центра наук о жизни, Сколковский институт науки и технологии (Сколтех) (Россия, 121205, г. Москва, ул. Нобеля, 3).
E-mail: valya.burskaya@gmail.com
Глазов Петр Михайлович – н.с. лаборатории биогеографии, Институт географии РАН (Россия, 119017, г. Москва, Старомонетный переулок, 29).
E-mail: glazpech@mail.ru

Для цитирования: Шефтель Б.И., Макарова О.Л., Артюшин И.В., Оболенская Е.В., Бурская В.О., Глазов П.М. К фауне мелких млекопитающих Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 157–175. doi: 10.17223/19988591/50/8

For citation: Sheftel BI, Makarova OL, Artyushin IV, Obolenskaya EV, Burskaya VO, Glazov PM. On the small mammal fauna of the Bolshezemelskaya Tundra (Nenets Autonomous Okrug). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;50:157-175. doi: 10.17223/19988591/50/8 In Russian, English Summary

Boris I. Sheftel[1], Olga L. Makarova[1], Ilya V. Artyushin[2], Ekaterina V. Obolenskaya[2], Vaventina O. Burskaya[3], Petr M. Glazov[4]

[1] AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
[2] MV Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation
[3] Skolkovo Institute of Science and Technology (Scoltech), Moscow, Russian Federation
[4] Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

On the small mammal fauna of the Bolshezemelskaya Tundra (Nenets Autonomous Okrug)

In the last decade, the interest to the long-term study of the specific fauna of Arctic mammals has significantly increased. The reason for that is the fact that, due to global climatic changes, the configuration of species ranges is changing significantly. Small terrestrial mammals have turned out to be a good model group for such studies since their taxonomy and ecology have been studied much better than in most other groups, for example, invertebrates. Besides, they do not move for long-distance, therefore, the catching of a small mammal indicates that this individual was born relatively close to the place of capture. Another aspect of the relevance of such studies is that the Societas Europaea Mammalogica (SEM) is preparing the second edition of the Atlas of the distribution of mammals in Europe for publication in 2024, which, unlike the first edition of the atlas, should include the territory of the European part of Russia and

other East European countries. This work requires Russian theriologists to analyze all available materials on the distribution of mammals, especially for such inaccessible areas as Nenets Autonomous Okrug (NAO).

We studied the species composition of small mammals of five hard-to-reach studying sites in the Bolshezemelskaya Tundra. Two of them were situated - in the subzone of the typical tundra, two in the subzone of the southern shrub tundra, and one - at the border of the typical and southern tundras. Four sites were located in close proximity to the coast of the Kara Sea, and only one in the depths of the mainland. The geographic coordinates of the northernmost part (Pakhancheskaya Bay) were 68°29'07" N, 57°6'03" E, and for the southernmost (Lake Yanemdeito) they were 67°30'28" N, 56°29'06" E (*See Fig.*). We caught animals using snap or live traps; some animals were caught into the Barber's entomological traps, and, additionally, we collected the pellets from raptors. The procedures for trapping and collecting animals comply with international and national requirements for the humane treatment of animals.

We examined a total of 92 animals belonging to 9 species of small mammals, including 3 species of shrews, 6 species of voles and 2 species of lemmings. In all typical tundra areas, a Narrow-headed Vole (*Microtus gregalis (=Lasiopodomys gregalis)* Pallas, 1779)) dominated, while Northern Red-backed Vole (*Clethrionomys rutilus (=Myodes rutilus)* Pallas, 1779)) dominated in the shrub tundra near the mouth of the Pechora River and never was found in the typical tundra. A very low number of lemmings were observed in all areas, and single individuals of Siberian lemmings (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792 *(=Lemmus lemmus L.*, 1758)) were found only in the typical tundra (*See Table 2*). The species composition of small mammals recorded in this study was compared with literature data describing the small mammal fauna of the Bolshezemelskaya Tundra *(See Table 3*). That comparison showed that two species – the Common Shrew (*Sorex araneus* L., 1758) and the Eurasian Pygmy Shrew (*S. minutus* L., 1766), in recent years, have significantly expanded their range to the north by about 150 km. In addition, indirect evidence has been obtained that the number of lemmings in areas of their overlapping with voles is declining, which is the global trend observed for all tundras of the northern hemisphere. Perhaps, all these changes are associated with global warming effect, which leads to such an environmental effect as "greening" of the tundra.

We suggest that the findings of the common and small shrew in two subzones of the Bolshezemelskaya tundra be considered as the expansion of these species to the north due to climate changes in recent decades. However, discovering these species in those regions may have a different explanation. Besides the Bolshezemelskaya Tundra, common shrews were recently encountered on the Kanin Peninsula [Fredga K, 1996] and in the area of the city of Naryan-Mar [Pavlova SV and Shchipanov NA, 2019]: in territories that were not previously part of the range of this species neither and which have similar natural characteristics with the region of our research. The animals from the Kanin Peninsula and the surroundings of Naryan-Mar-city appeared to be previously unknown chromosomal races of this species. The chromosomal race from the Kanin Peninsula turned out to be especially specific. Such findings cannot be the result of a simple expansion of the species range, but most likely indicate the existence of relict populations of the common shrew in these territories, which, for a long time, have existed in isolation and have had a very low abundance. For further analysis of this phenomenon, it is necessary to study the chromosomal races of the common shrew living in the Bolshezemelskaya Tundra.

The paper contains 1 Figure, 3 Tables and 39 References.

Key words: *Sorex; Microtini;* typical tundra; southern shrub tundra.

Funding: Field material was collected in 2014-2016 as a part of a comprehensive expedition supported by the UNDP / GEF Project – the Ministry of Natural Resources of Russia "Tasks for the conservation of biodiversity" in the framework of policies and programs for the development of the Russian energy sector No 00077026". The analysis of data and writing of the paper was supported by the Russian Science Foundation (Project No 18-14-00093).

Acknowledgments: The authors thank Stanislav Zolotoi (Director, Federal Nature Reserve «Nenetskii», Naryan-Mar), Sergey Uvarov (Coordinator, WWF Projects, Naryan-Mar), Tatyana Romanenko (Director, Naryan-Mar Agricultural Experimental Station, Naryan-Mar), Olga Lavrinenko (Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute, Saint Petersburg), Igor Lavrinenko (Cand. Sci. (Biol.), Head of Laboratory, Komarov Botanical Institute, Saint Petersburg) and Grigory Tyusov (Researcher, Komarov Botanical Institute, Saint Petersburg) for their help in organizing and conducting the expedition, as well as Kirill Makarov (Dr. Sci. (Biol.), Professor, Moscow Pedagogical State University) for his help in the preparation of the map.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Reid DG, Berteaux D, Laidre KL, Angerbjörn A, Angliss R, Born EW, Boveng P, Cluff D, Ehrich D, Ferguson SH, Garlich-Miller J, Gauthier G, Gunn A, Kovacs KM, Lecomte N, Lowry LF, McLoughlin P, Litovka D, Moore S, Mustonen K., Mustonen T, Nguyen L, Peacock E, Poole K, Quakenbush L, Russell D, Schmidt NM, Sheftel B, Simpkins M, Sittler B, Slough B, Smith A, Ugarte F, Vongraven D, Øystein W. In: *Arctic Biodiversity Assessment. Status and Trends in Arctic Biodiversity*. Ch. 3. Mammals. Meltofte H, editor. Iceland, Akureyri: CAFF International Secretariat; 2013. pp. 79-141.
2. Gallant D, Reid DG, Slough BG. Natal den selection by sympatric arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada. *Polar Biology*. 2014;37:333-345. doi: 10.1007/s00300-013-1434-1
3. Ehrich D, Schmidt NM, Gauthier G, Alisauskas R, Angerbjörn A, Clark K, Ecke F, Eide N.E, Framstad E, Frandsen J, Franke A, Gilg O, Giroux M-A, Henttonen H, Hörnfeldt B, Ims RA, Kataev GD, Kharitonov SP, Killengreen ST, Krebs CJ, Lanctot RB, Lecomte N, Menyushina IE, Douglas W, Morris DW, Morrisson G, Oksanen L, Oksanen T, Olofsson J, Pokrovsky IG, Popov IYu, Reid D, Roth JD, Saalfeld ST, Samelius G, Sittler B, Sleptsov SM, Smith PA, Sokolov AA, Sokolova NA, Soloviev MY, Solovyeva DV. Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio*. 2020;49:801-804.
4. La Sorte FA, Butchart SHM, Jetz W, Bohning-Gaese K. Range-wide latitudinal and elevational temperature gradients for the world's terrestrial birds: Implications under global climate change. *PLoS ONE*. 2014;9(5):e98361. doi: 10.1371/journal.pone.0098361
5. Sultaire SM, Pauli JN, Martin KJ, Meyer MW, Notaro M, Zuckerberg B. Climate change surpasses land-use change in the contracting range boundary of a winteradapted mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2016;283(1827):1-9. doi: 10.1098/rspb.2015.3104
6. Lenoir J, Svenning JC. Climate-related range shifts–a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*. 2015;38(1):15-28. doi: 10.1111/ecog.00967
7. Mitchell-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Kryštufek B, Reijnders PJH, Spitzenberger E, Stubbe M, Thissen JBM, Vohralik V, Zima J. The atlas of European mammals. Vol. 3. London: Academic Press; 1999. 484 p.
8. Anufriev VM, Bobretsov AV, Voilochnikov AA, Neifeld ND, Kudryabtseva EN, Kupriyanova IF, Petrov AN, Polezhaev NM, Pystin AN, Sokolsky SM, Soloviev VA,

Turieva VV, Yushkov VF. Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie. Nasekomoyadny, rukokrylye, zaytseobraznye, gryzuny [Fauna of the North-West of European Russia. Mammals. Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodents]. Vol 2. Pt. 1. Bolshakov VN, editor. St Petersburg: Nauka Publ.; 1994. 280 p. In Russian

9. Balibasov VP, Ermakov AA. Rasprostranenie, chislennost' i biotopicheskoe raspredelenie melkikh gryzunov v tundrakh evropeyskogo Severo-Vostoka SSSR [Distribution, abundance and biotopic distribution of small rodents in the tundra of the European North-East of the USSR]. In: *Ekologiya redkikh, maloizuchennykh i khozyaystvenno vazhnykh zhivotnykh evropeyskogo Severo-Vostoka SSSR* [Ecology of rare, little-studied and economically important animals of the European North-East of the USSR]. Getsen MV, editor. Syktyvkar: Komi Science Center, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1989. pp. 84-89. In Russian
10. Petrov AN. The Micromammalia (Insectivora, Rodentia) of transformed and undisturded territories of the east-europoean Tundras. St Petersburg: Nauka Publ.; 2007. 178 p. In Russian
11. Petrov AN. Rasprostranenie i territorial'noe razmeshchenie tundryanoy burozubki (*Sorex tundrensis*, Merriam) na Evropeyskom Severo-Vostoke [Distribution and territorial disposal of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*, Merriam) in the European Northeast]. In: *Pervoe vsesoyuznoe soveshchanie po biologii nasekomoyadnykh mlekopitayushchikh* [First All-Union Conference on the Biology of Insectivorous Mammals (Novosibirsk, Russia, 4-7 February, 1992)]. Sokolov VE, editor. Moscow: AN USSR Publ.; 1992. pp. 263-264. In Russian
12. Petrov AN, Bykhovets NM. Biotopicheskie kompleksy melkikh mlekopitayushchikh doliny reki More-Yu (Bol''shezemel''skaya Tundra) [Biotopic complexes of small mammals of the More-Yu River Valley (the Bolshezemelskaya Tundra)]. *Vestnik Insituta biologii Komi NC UrO RAN*. 2008;7(129):22-28. In Russian
13. Anufriev VV. Ptitsy i mlekopitayushchie urochishcha «Pym-Va-Shor» i sopredel'nykh territoriy [Birds and mammals of "Pym-Va-Shor" Natural Area and adjacent territories]. *Arctic Environmental Research.* 2013;1:61-71. In Russian
14. Fredga K. A new chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus*) in the Kanin peninsula, NW Russia. *Hereditas*. 1996;125(2-3):247-248.
15. Pavlova SV, Shchipanov NA. New karyotypes of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) at the northern periphery of the species range in European Russia. *Mammal Research*. 2019;64(3):455-459. doi: 10.1007/s13364-018-0409-6
16. Anufriev VV. Nazemnye mlekopitayushchie [Terrestrial Mammals]. In: *Zhivaya priroda Nenetskogo avtonomnogo okruga* [Wildlife of Nenets Autonomous Okrug]. Anufriev VV, editor. Nar'yan-Mar: Nenets. inform.-analit. Centr. Publ.; 2004. pp. 59-68. In Russian
17. Makarova OL, Anufriev VV, Babenko AB, Bizin MS, Glazov PM, Kolesnikova AA, Marusik YuM, Tatarinov AG. Fauna of the East European Tundra: the Input of "Siberian" Species. *Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch*, 2019;1:59-71. In Russian
18. Rozhnov VV, Lavrinenko IA, Razzhivin VYu, Makarova OL, Lavrinenko OV, Anufriev VV, Babenko AB, Bizin MS, Glazov PM, Goryachkin SV, Kolesnikova AA, Matveeva NV, Pestov SV, Petrovsky VV, Pokrovskaya OB, Tanasevich AV, Tatarinov AG. Biodiversity revision of a large arctic region as a basis for its monitoring and protection under conditions of active economic development (Nenetsky autonomous okrug, Russia). *Nature Conservation Research.* 2019;4(2):1-28. doi: 10.24189/ncr.2019.015
19. Shchipanov NA, Litvinov YN, Sheftel BI. Express method for estimation of the local biodiversity of small mammal community. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2008;15(5):783-791. In Russian
20. Lavrinenko IA. Geobotanical division into districts (regionalization) of the Bolshezemelskaya tundra and surrounding areas. *Geobotanical mapping (St. Petersburg)*. 2013;74-92. doi: 10.31111/geobotmap/2013.74 In Russian, English Summary

21. Lavrinenko OV, Lavrinenko IA. Classification of salt and brackish marshes vegetation of the Bolschezemel'skaya Tundra (Barents Sea coastal). *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2018;12(3):82-143. doi: 10.24411/2072-8816-2018-10028 In Russian, English Summary
22. Lavrinenko OV, Lavrinenko IA. Zonal vegetation of the plain East European tundras. Vegetation of Russia (St. Petersburg). 2018;32:35-108. doi: 10.31111/vegrus/2018.32.35 In Russian, English Summary
23. Lissovsky AA, Sheftel BI, Saveljev AP, Ermakov OA, Kozlov YuA, Smirnov DG, Stakheev VV, Glazov DM. Mammals of Russia: Species list and applied issues. Archives of Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 56. Titov SV, editor. Moscow: KMK Scientific Press; 2019. 191 p. In Russian
24. Kryštufek B, Tesakov AS, Lebedev VS, Bannikova AA, Abramson NI, Shenbrot GI. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomy*s Tilesius and not *Myodes* Pallas. *Mammalia*. 2020;84(2):214-217. doi: 10.1515/mammalia-2019-0067
25. *Arkhiv pogody meteostantsii «Mys Konstantinovskiy»* [Weather archive of the meteorological station "Cape Konstantinovsky"] [Electronic resource]. Available at: https://rp5.ru/ Arkhiv_pogody_na_m._Konstantinovskiy (access 05.05.2020). In Russian
26. Tatarinov A.G. Geografiya dnevnykh chesh·chekrylykh evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii [Geography of diurnal Lepidoptera in the European Northeast of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press; 2016. 254 p. In Russian
27. Shennikov A.P. Rastitel'nost' Pechorskogo kraya [Vegetation of the Pechora region]. In: *Ekspeditsii Akademii nauk SSSR* [Expeditions of the USSR Academy of Sciences]. 1934. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1935. pp. 76-84. In Russian
28. Anufriev VV. Comparative assessment of bird and mammal populations of the Bolshezemelskaya Tundra and Gydan Peninsula. *Arctic Environmental Research*. 2012;4:41-49. In Russian
29. Makarova OL, Rozhnov VV, Lavrinenko IA, Razzhivin VYu, Lavrinenko OV, Anufriev VV, Babenko AB, Bizin MS, Glazov PM, Goryachkin SV, Kolesnikova AA, Matveeva NV, Pestov SV, Pokrovskaya OB, Tanasevich AV, Tatarinov AG. Opyt otsenki bioraznoobraziya krupnogo arkticheskogo regiona kak osnova ego okhrany v usloviyakh intensivnogo osvoeniya (Nenetskiy avtonomnyy okrug) [The experience of assessing the biodiversity of a large Arctic region as the basis for its protection under intensive development (Nenets Autonomous Okrug]. In: *III Vserossiyskaya nauchnaya konferentsiya "Bioraznoobrazie ekosistem kraynego severa: inventarizatsiya, monitoring, okhrana.* Tezisy doklada na konferentsii ["Biodiversity of the Far North Ecosystems: Inventory, Monitoring, Protection. Proceedings. III All-Russian Sci. Conf. (Syktyvkar, Russia, 20-24 November 2017)]. Syktyvkar: Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2017. pp. 231-235. In Russian
30. Zaitsev MV, Voyta LL, Sheftel BI. The Mammals of Russia and adjacent territories. Lipotyphlans. Averiyanov AO, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2014. 391 p. In Russian
31. Volpert YaL, Shadrina EG. Melkie mlekopitayushchie severo-vostoka Sibiri [Small Mammals of northeastern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 246 p. In Russian
32. Sheftel BI. Zonal'nye osobennosti naseleniya nasekomoyadnykh mlekopitayushchikh eniseyskoy taygi i lesotundry [Zonality of populations of shrews in the Yenisei taiga and forest tundra]. In: *Zhivotnyy mir Eniseyskoy taygi i lesotundry i prirodnaya zonal'nost'* [Animals and natural zonality of the Yenisei taiga and forest tundra]. Syroechkovskiy EE, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1983. pp. 184-203. In Russian
33. Khlyap LA., Shvarts EA., Baskevich MI, Leonteva OA, Cherepanova EV, Glazov PM, Nikolaev VI, Tishkov AA. The fauna, ecology and zoogeography of Mammals in Valdai Lakeland: Retrospective and current status. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2017;1:25-159. In Russian

34. Lavrinenko IA, Lavrinenko OV. The impact of climate change on the plant cover of the Barents sea islands. Transactions of the Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences. 2013;6:4-16. In Russian
35. Bhatt US, Walker DA, Raynolds MK, Comiso JC, Epstein HE, Jia G, Gens R, Pinzon JE, Tucker CJ, Tweedie CE, Webber PJ. Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline. *Earth Interactions*. 2010;14(8):1-20. doi: 10.1175/2010EI315.1
36. Epstein HE, Raynolds MK, Walker DA, Bhatt US, Tucker CJ, Pinzon JE. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades. *Environmental Research Letters*. 2012;7(1):e015506. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/015506
37. Tishkov AA, Belonovskaya EA, Waisfeld MA, Glazov PM, Krenke AN, Morozova OV, Pokrovskaya IV, Tsarevskaya NG, Tertytsky GM. "Greening" of the Arctic landscape as a result of modern climate-caused and anthropogenic trends of vegetation cover. *Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2016;148(3):14-24. In Russian
38. van Huissteden J. Thawing Permafrost. Permafrost carbon in a warming Arctic. Cham, Switzerland: Springer Publ.; 2020. 508 p. doi: 10.1007/978-3-030-31379-1
39. Epstein J, Bhatt U, Raynolds M, Walker D, Forbes B, Phoenix G, Bjerke J, Tømmervik H, Karlsen SR, Myneni R, Park T, Goetz S, Jia G. Tundra greenness. In: *NOAA Arctic report card. Effects of persistent Arctic warming continue to mount*. Osborne E, Richter-Menge J and Jeffries M, editors. 2018. [Electronic resource]. Available at: https://arctic.noaa.gov/Report-Card/Report-Card-2018/ArtMID/7878/ArticleID/777 (access 05.05.2020)

Received 13 March 2020; Revised 05 May 2020;
Accepted 15 May 2020; Published 19 June 2020.

Author info:
Sheftel Boris I, Assoc. Professor, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Population Ecology, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky Pr., Moscow 119071, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3808-8389
E-mail: borissheftel@yahoo.com
Makarova Olga L, Cand. Sci. (Biol.), Head of Synecology Laboratory, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky Pr., Moscow 119071, Russian Federation.
E-mail: ol_makarova@mail.ru
Artyushin Ilya V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, MV Lomonosov Moscow State University, GSP-1, 1 Leninskie gory, Moscow 119991, Russian Federation.
E-mail: sometyx@gmail.com
Obolenskaya Ekaterina V, Cand. Sci. (Geogr.), Junior Researcher, Section of Evolutionary Morphology, Zoological Museum of MV Lomonosov Moscow State University, GSP-1, 1 Leninskie gory, Moscow 119991, Russian Federation.
E-mail: obolenskaya@zmmu.msu.ru
Burskaya Valentina O, Post-graduate Student, Center of Life Sciences, Skolkovo Institute of Science and Technology (Skoltech), 30 Bol'shoy Bul., 30, Moscow 143026, Russian Federation.
E-mail: valya.burskaya@gmail.com
Glazov Petr M, Researcher, Laboratory of Biogeography, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, 29 Staromonetny Per., Moscow 119017, Russian Federation.
E-mail: glazpech@mail.ru