

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

---

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

---

---

*Научный журнал*

---

---

2016

№ 2 (34)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499  
от 27 сентября 2007 г.

Журнал входит в «Перечень рецензируемых научных изданий,  
в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций  
на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук»  
Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования  
и науки Российской Федерации



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых 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. К публикации принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Журнал входит в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации. 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. Внесен в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

**Адрес редакции:** 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: [www.journal.tsu/biology](http://www.journal.tsu/biology)

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

**Кулижский С.П.** – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: [kylizhskiy@yandex.ru](mailto:kylizhskiy@yandex.ru)

**Бобровский М.В.** – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)

**Зверев А.А.** – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

**Кривова Н.А.** – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

**Иванов Ю.В.** – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)

**Акимова Е.Е.** – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: [biotsu@rambler.ru](mailto:biotsu@rambler.ru), [biotsu@mail.ru](mailto: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); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

#### РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

**Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Беляев А.А.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Доброгворская Н.И.** (СибНИИЗХим РАСХН, Краснообск, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Кузнецов В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лушанин В.В.** (Университет Арканзаса Медицинских наук, Арканзас, США); **Покровский О.С.** (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Хебда Р.** (Виктория, Британская Колумбия, Канада); **Чжанг Д.** (Синц-зянский Институт экологии и географии КАН, Урумчи, Китай); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

**Издательство:** Издательский дом ТГУ

Редактор К.Г. Шилько; корректор К.В. Полькина; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелюор; дизайн обложки Л.В. Кривцова

Подписано в печать 18.06.2016. Формат 70x108<sup>1/16</sup>. Усл. печ. л. 15. Тираж 250 экз. Заказ № 1928.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия

Тел. 8+(382-2)-53-15-28. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: [rio.tsu@mail.ru](mailto:rio.tsu@mail.ru)

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

The scientific journal “*Tomsk State University Journal of Biology*” publishes the results of the completed original researches (theoretical and experimental manuscripts) in different fields of contemporary biology which have not been published previously in this or any other edition. It includes descriptions of conceptually novel methods of research, review articles on particular topics and overviews.

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**

**Term of publication:** 3-6 months

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

**Abstracting and Indexing:** eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters); Ulrich’s Periodicals Directory

**Contact the Journal**

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenina Pr., 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](mailto:kulizhskiy@yandex.ru)

### EDITORIAL COUNCIL

**Akimova EE** - Executive editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

[biojournaltsu@gmail.com](mailto:biojournaltsu@gmail.com), [biotsu@mail.ru](mailto:biotsu@mail.ru)

**Bobrovsky MV** - Editor, Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS, Pyschino, Russia

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

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

**Krivova NA** - Editor, Tomsk State University, Tomsk, 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), **Sazonov AE** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov VA** (The Research Institute of Medical Genetics, SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

### EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

**Ananjeva NB** Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI** State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Belyaev AA** Novosibirsk State Agrarian University (Novosibirsk, Russia); **Vasil’eva ED** Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); **Dobrotvorskaya NI** Siberian Research Institute of Agriculture and Chemization (Krasnoobsk, Russia); **Dubois A** National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); **Zeller B** The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Kingma H.** Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); **Kuznetsov VIV** Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV** University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Pokrovsky OS** National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); **Smirnova OV** Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); **Sokolova Yuliya Y** Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Hebda RJ** Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); **Zhang D** Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); **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; proofreader KV Polkina; editor-translator MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LV Krivtsova.

Passed for printing 18.06.2016. Format 70x108<sup>1/16</sup>. Conventional printed sheets 15. Circulation - 250 copies. Order N 1928. 634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: [rio.tsu@mail.ru](mailto:rio.tsu@mail.ru)

## СОДЕРЖАНИЕ

### АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Константинова Е.Ю.** Почвы области сопряжения высоких террас реки Иртыш с краевой частью возвышенности Тобольский Материк ..... 6
- Никитич П.А., Каллас Е.В., Еремеева Д.В.** Особенности почв черневых лесов Западной Сибири..... 19

### БОТАНИКА

- Амелин И.И., Бляхарчук Т.А.** Распространение липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в Кемеровской области ..... 30
- Лада Н.Ю., Гаврилов Д.А.** Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири..... 53
- Савиных Н.П., Шишкина Н.И.** Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида ..... 69
- Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П.** Распространение некоторых синантропных растений в историческом центре города Иркутска (Восточная Сибирь) ..... 87

### ЗООЛОГИЯ

- Simakova AV, Pankova TF, Issi IV, Andreeva YuV.** Ecological aspects of microsporidia parasitizing in natural populations of the *Aedes* (Diptera: Culicidae) blood-sucking mosquitoes in Western Siberia..... 101
- Триликаускас Л.А., Дудко Р.Ю.** О поздневесеннем аспекте населения пауков (Arachnida, Aranei) и жуужелиц (Coleoptera, Scarabidae) в хвойных лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область) ..... 114
- Ярцев В.В., Куранова В.Н., Маслова И.В., Крюков В.Х.** Географическая и межвидовая изменчивость размеров кладок и размеров самок углозубов рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) ..... 126

### ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

- Медведев И.Н.** Функциональная активность тромбоцитов у крыс в течение онтогенеза ..... 150

### ЭКОЛОГИЯ

- Болсуновский А.Я., Трофимова Е.А., Дементьев Д.В., Карпов А.Д.** Интенсивность накопления урана-238 представителями разных экологических уровней экосистемы р. Енисей ..... 161

## CONTENTS

### AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Konstantinova EYu.** Soils of high Ishim river terraces and the marginal part of Tobolsk Continent upland conjunction area ..... 6
- Nikitich PA, Kallas EV, Eremeeva DV.** The features of taiga soils in Western Siberia ..... 19

### BOTANY

- Amelin II, Blyakharchuk TA.** Distribution of Siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer) in Kemerovo oblast ..... 30
- Lada NYu, Gavrilov DA.** Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia ..... 35
- Savinykh NP, Shishkina NI.** *Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection ..... 69
- Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP.** Distribution of some synanthropic plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia) ..... 87

### ZOOLOGY

- Simakova AV, Pankova TF, Issi IV, Andreeva YuV.** Ecological aspects of microsporidia parasitizing in natural populations of the *Aedes* (Diptera: Culicidae) blood-sucking mosquitoes in Western Siberia ..... 101
- Trilikauskas LA, Dudko RYu.** On late spring aspect of spiders (Arachnida, Aranei) and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) population in coniferous forests of the south-east of the West-Siberian Plain (Novosibirsk region) ..... 114
- Yartsev VV, Kuranova VN, Maslova IV, Krukov VKh.** Geographical and interspecific variations of the female body size and clutch size in salamanders of the genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) ..... 126

### HUMAN & ANIMALS PHYSIOLOGY

- Medvedev IN.** Platelet functional activity in rats during ontogenesis ..... 150

### ECOLOGY

- Bolsunovsky AY, Trofimova EA, Dementyev DV, Karpov AD.** Accumulation of uranium-238 by representatives of different ecological levels in the Yenisei River ecosystem ..... 161

## АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/34/1

**Е.Ю. Константинова**

*Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия*

### **Почвы области сопряжения высоких террас реки Иртыш с краевой частью возвышенности Тобольский Материк**

*Исследованы особенности сопряженного ряда почв под темнохвойными лесами на высоких террасах р. Иртыш западной части возвышенности Тобольский Материк. В почвах на уровне фрагмента III–IV надпойменных террас р. Иртыш в условиях продолжающегося эрозионного расчленения территории характерно преобладание дернового процесса над подзолистым. Рассматриваемые почвы представлены вариантами органо-аккумулятивных почв со слабой степенью выраженности подзолистого процесса и различной степенью гидроморфизма: дерново-глеевыми окисленно-глеевыми в автономных позициях на поверхности террас, перегнойно-глеевыми ожелезненными в верхней пологой части склона террасы, глееземами перегнойными тиксотропными в заболоченных частях склона и глееземами перегнойными в нижней части склона. Почвы отличаются наличием «второго гумусового горизонта» особой морфологии, состоящего из отдельных гумусовых морфонов турбационного происхождения, слабой дифференциацией профиля по гранулометрическому составу, тонкой слоистостью нижней части профиля, унаследованной от субэразальных почвообразующих пород.*

**Ключевые слова:** *Западная Сибирь; южная тайга; дерново-глеевые почвы; глееземы; ветровалы; второй гумусовый горизонт.*

### **Введение**

Общая тенденция к заболачиванию в условиях избыточного увлажнения и преимущественно низинного, слаборасчлененного рельефа традиционно рассматривается в качестве основного направления развития почв как автономных, так и подчиненных ландшафтных позиций южнотаежной зоны Западной Сибири [1–3]. Однако данный тренд не является преобладающим для всех морфоструктур Южно-Центральной области Западно-Сибирской геоморфологической страны [4–6]. Вблизи крупных речных долин в условиях продолжающегося эрозионного расчленения территории эволюция зональных почв происходит в направлении интенсификации дернового процесса при практически полном отсутствии подзолистого и затухании заболачи-

вания [7–8]. Конечно, подобные тренды занимают довольно ограниченные площади, но являются интересным феноменом, изучение которого позволит лучше выяснить генетико-эволюционные линии педогенеза в Западной Сибири. Одним из районов, где наблюдается подобный тренд педогенеза, является территория дренируемых высоких террас Иртыша в западной части денудационно-аккумулятивной слаборасчлененной возвышенности Тобольский Материк, где формируются органо-аккумулятивные почвы со слабой дифференциацией профиля. Возможность их формирования обусловлена сочетанием геоморфологических условий, историей развития территории и биогеохимическими особенностями темнохвойных пихтовых лесов с развитым травянистым ярусом.

Органо-аккумулятивные почвы со слабой дифференциацией профиля не являются типичными для южнотаежной части Западной Сибири и требуют более детального изучения. Данная работа посвящена рассмотрению особенностей сопряженного ряда почв под темнохвойными лесами на примере почв склонов III–IV надпойменных террас р. Иртыш в западной части возвышенности Тобольский Материк.

### Материалы и методики исследования

Изучаемая территория рассматривается как зона распространения холодных длительно промерзающих дерново-подзолистых почв и дерново-подзолов с широким распространением дерново-глеевых и болотных почв в границах Среднеобской почвенной провинции [9]. Согласно региональному почвенно-географическому районированию юга Тюменской области [7], территория исследования относится к Туртас-Иртышскому почвенному району южнотаежной подзоны, в пределах которого широко распространены дерново-сильноподзолистые глубинно-глееватые среднесуглинистые почвы с реликтовым гумусовым горизонтом, дерново-подзолисто-глеевые почвы с реликтовым гумусовым горизонтом и дерново-глеевые и глееватые оподзоленные среднесуглинистые почвы, формирующиеся под еловыми и елово-пихтовыми лесами.

Участок исследования расположен в западной части денудационно-аккумулятивной слаборасчлененной слабоподнятой возвышенности Тобольский Материк [10–11] в пределах плоского нерасчлененного комплекса III–IV надпойменных террас правобережья р. Иртыш с абсолютными отметками 75–80 м [12] в 500 м к югу от русла р. Туртас (58°56'37" с.ш., 69°10'45" в.д.). Новейшие тектонические процессы приводят к воздыманию территории Тобольского Материка. Область сопряжения высоких террас р. Иртыш и краевой части Тобольского материка отличается значительным эрозионным врезом (до 30 м) и широким развитием сети разветвленных узких долин более мелких рек, ручьев и оврагов [12].

Почвообразующие породы представлены субэральными супесчаными или легко- и среднесуглинистыми пылеватыми лёссовидными бескарбонат-

ными отложениями [13]. Данные почвообразующие породы занимают строго определенные геолого-геоморфологические позиции, перекрывают все отложения более древних поверхностей, чем первые надпойменные террасы [14].

На речных террасах правобережья р. Иртыш и междуречьях западной части возвышенности Тобольский Материк широко распространены инсультные для юга Тюменской области [15] геосистемы: сомкнутые темнохвойные леса со значительной ролью пихты в составе древостоя и развитым травянистым ярусом [16–17]. Темнохвойные пихтовые леса характеризуются повышенным флористическим разнообразием [18] и низкой степенью устойчивости по отношению к антропогенному воздействию [19].

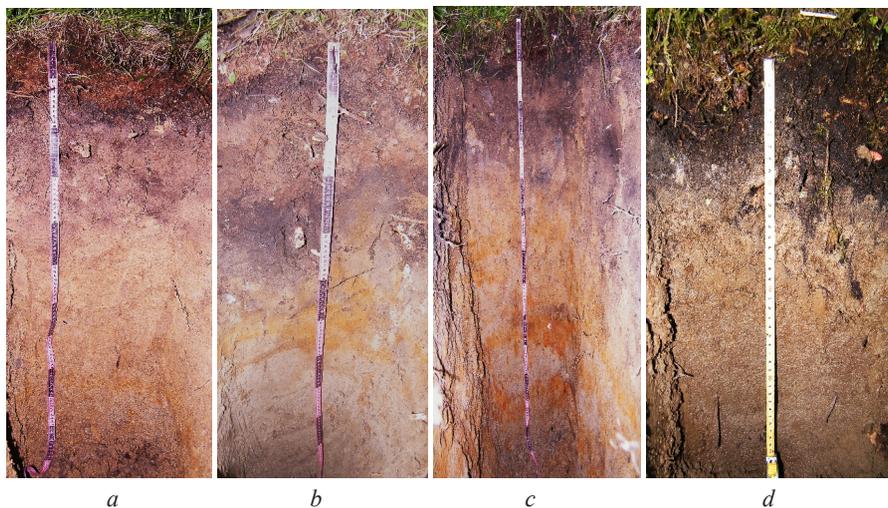
Изучение генезиса почв данной территории производилось посредством заложения почвенных разрезов, характеризующих поверхности нерасчлененной III–IV надпойменной террасы (разрезы 1–3), склона (разрезы 4–6) и его нижней выположенной части при переходе к I и II современным террасам р. Туртас (разрезы 7–8). Образцы почв (всего 40 образцов) отобраны из каждого генетического горизонта по всей мощности почвенного профиля, описание почвенных разрезов и классификация почв выполнены в соответствии с «Классификацией и диагностикой почв России» [20]. Второй гумусовый горизонт, обнаруженный в изучаемых почвах, не является сплошным слоем, а имеет «мозаичный» характер, состоит из отдельных морфонов, поэтому описание данного горизонта проводилось в соответствии с [21]. Сбор проб производился автором в составе экспедиционного отряда Института геологии рудных месторождений, петрографии, минералогии и геохимии (ИГЕМ) РАН в 2011 г. под руководством И.Н. Семенкова.

Перед выполнением химико-аналитических работ проведена предварительная пробоподготовка почвенных образцов по общепринятой методике [22]. Все работы выполнены автором в Эколого-геохимическом научно-образовательном центре географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Определены следующие показатели химического состава и свойств почв: pH водной почвенной суспензии потенциометрическим методом, органический углерод по методу И.В. Тюрина [22], гранулометрический состав лазерным анализатором Fritsch («Analysette 22 Economy», Германия) [23].

### Результаты исследования и обсуждение

К наиболее дренированным и выположенным (уклон до 2–3°) поверхностям террасы с преобладанием пихтово-березовых и пихтово-рябиновых лесов с примесью кедра и подростом пихты приурочены органо-аккумулятивные почвы со слабой степенью развития процессов элювиально-иллювиальной дифференциации профиля и гумусовыми морфонами в верхней части срединного горизонта (разрезы 1–3). Дерново-глеевая окисленно-глеевая поверхностно-турбированная маломощная неглубокоэлювиальная глубоко оглеенная слабо гумусированная пирогенная со вторым гумусовым

(морфонным) горизонтом легкосуглинистая почва (разрез 1, рис. 1, *a*) характеризуется следующим строением профиля: O (0–13 см) – AYtu (13–18 см) – [AYao,e,pir,[hh] + BG]tu (18–40 см) – BG (40–80 см) – Gox (80–100 см); дерново-глеевая окисленно-глеевая поверхностно-турбированная маломощная поверхностно-элювиальная поверхностно-оглеенная сильно гумусированная пирогенная потечно-гумусовая со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом среднесуглинистая почва (разрез 2, рис. 1, *b*): AO (0–2 см) – AYе,tu (2–9 см) – [AYе,[hh] + BGhi]tu,pir (9–35 см) – BGox (35–60 см) – G (60–110 см); дерново-глеевая окисленно-глеевая поверхностно-турбированная среднемощная неглубокоэлювиальная поверхностно-оглеенная псевдофибровая сильно гумусированная пирогенная со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом среднесуглинистая почва (разрез 3): O (0–8 см) – AYpir (8–13(17) см) – [BGe + AY[hh]]tu,pir (13(17)–35(45) см) – BGox,ff (36(45)–60 см) – G (60–130 см).



**Рис. 1.** Почвенные профили исследованных почв: *a* – разрез 1; *b* – разрез 2; *c* – разрез 4; *d* – разрез 8 (фотографии И.Н. Семенкова)  
 [Fig. 1. Soil profiles: *a* - Pit 1; *b* - Pit 2; *c* - Pit 4; *d* - Pit 8 (photographs made by IN Semenov)]

На пологой верхней части склона террасы под елово-пихтовым лесом с примесью кедра, подростом ели и пихты формируется перегнойно-глеевая железненная поверхностно-турбированная маломощная неглубокоэлювиальная профильно-оглеенная пирогенная со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом легкосуглинистая почва (разрез 4, рис. 1, *c*): AO (0–2 см) – H (2–8 см) – [H + BGf,pir]tu,e (8–20(25) см) – Gf (20(25)–80 см).

Трансэлювиально-аккумулятивные позиции, представляющие собой небольшие выположенные заболоченные участки склона, под елово-пихтовым влажнотравным зеленомошным лесом заняты глееземами перегнойными тиксотропными (разрезы 5–6). Глеезем перегнойный потечно-гумусовый

тиксотропный маломощный среднесуглинистый (разрез 5) имеет строение: Н (0–4 см) – Ghi (4–20 см); глеезем перегнойный тиксотропный маломощный среднесуглинистый (разрез 6): О (0–4 см) – Н (4–7 см) – G (7–20 см).

В нижней пологой части склона, постепенно переходящей в поверхность современных террас р. Тургас, в условиях повышенного увлажнения под преимущественно елово-пихтовыми разреженными зеленомошными лесами формируются глееземы перегнойные окисленно-глеевые поверхностно-турбированные поверхностно-осветленные пирогенные легкосуглинистые (разрез 7): О (0–2 см) – He,tu (2–6 см) – Gp<sub>ig,ox,tu</sub> (6–48 см), а также сопряженные с ними глееземы перегнойные поверхностно-турбированные легкосуглинистые (разрез 8, рис. 1, d): О (0–6 см) – Н (6–13 см) – VGtu (13–25 см) – G (25–45 см). В травянистом ярусе лесов преобладают бореальные виды [24].

Почвы автономных позиций отличаются, во-первых, слабой дифференциацией профиля по кислотно-щелочным условиям, во-вторых, практически полным отсутствием дифференциации профиля по содержанию илистой фракции, в-третьих, наличием достаточно мощного и контрастного гумусового профиля. Значения рН как в органогенных, так и в минеральных горизонтах дерново-глеевых почв (таблица) близки к нейтральным: 5,2–6,0 в разрезе 1 и 5,4–6,2 в разрезе 2; подкисление характерно только для второго гумусового горизонта (4,7 и 5,0 соответственно). Изменение гранулометрического состава вниз по профилю довольно слабое: верхняя часть профиля – среднесуглинистая пылеватая, оглеенные горизонты нижней части профиля – пылевато-песчаные (см. таблицу). Содержание ила остается постоянным с глубиной (см. таблицу). Значение отношения физической глины и физического песка меняется от 0,4 до 0,2 вниз по профилю (разрез 1), в разрезе 2 соотношение глина/песок достигает 0,7 в турбированном морфонном гумусовом горизонте. В профиле почв автономных позиций выражены 2 максимума аккумуляции (см. таблицу) органического вещества: в серогумусовых горизонтах (6–7%) и в турбированном морфонном втором гумусовом горизонте (до 3,5%). Также следует отметить унаследованную от субэдральных почвообразующих пород горизонтальную слоистость, выраженную в нижней части профиля и представляющую собой сочетание супесчаной хорошо отсортированной толщи с тонкими прослойками глинистого и пылеватого материала, по которым в условиях пульсирующих уровней грунтовых вод и оглеения формируются псевдофибры (разрез 3, горизонт VG<sub>ox,ff</sub>), что характерно для флювиальных отложений речных террас Западной Сибири, подвергшихся воздействию эоловых процессов [25].

В почвах склонов значительно хуже, по сравнению с автономными позициями, выражен второй (морфонный) гумусовый горизонт; преобладает аккумулятивный тип распределения гумуса. Профиль почв склонов слабо дифференцирован по гранулометрическому составу и щелочно-кислотным условиям (см. таблицу): в нижней части профиля наблюдается слабое подкисление (4,7–5,2) по сравнению с верхней частью профиля (6,2, разрез 6) и снижение содержания средней пыли в оглеенных горизонтах нижней части профиля.

**Основные свойства исследованных почв**  
**[Basic properties of the studied soils]**

Горизонт [Horizon]	Средняя глубина отбора, см [Average depth of sampling, cm]	pH <sub>водн</sub> [pH <sub>water</sub> ]	Содержание гумуса, % [Humus content, %]	Гранулометрический состав [Texture]					
				Физическая глина, % [Physical clay, %]			Физический песок, % [Physical sand, %]		
				Ил, <1 мкм [Clay, <1 μm]	Пыль мелкая, 1–5 мкм [Fine silt, 1–5 μm]	Пыль средняя, 5–10 мкм [Medium silt, 5–10 μm]	Пыль крупная, 10–50 мкм [Coarse silt, 10–50 μm]	Песок мелкий, 50–250 мкм [Fine sand, 50–250 μm]	Песок средний и крупный, 250–1000 мкм [Medium and coarse sand, 250–1000 μm]
Разрез 1. Дерново-глеявая окисленно-глеявая поверхностно-турбированная маломощная неглубокоэлювиальная глубоко оглеенная слабо гумусированная пирогенная со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом легкосуглинистая почва [Pit 1. Sod-gleyed, oxidized-gleyed, surface-turbocharged, shallow, shallow-eluvial, deeply gleyed, little-humused, pyrogenic, highly loam soil with the second humus (morphon) horizon]									
O	6	6,0	0,4	–	–	–	–	–	–
AYtu	15	6,0	0,5	–	–	–	–	–	–
[AYao,e,pir, [hh] + BG]tu	24	4,7	2,7	3	13	11	56	17	0
	35	4,8	1,5	3	16	11	55	15	0
BG	60	4,9	0,8	4	13	8	56	19	0
	75	5,2	0,6	3	10	6	47	34	0
Gox	95	5,5	0,4	3	9	6	50	32	0
Разрез 2. Дерново-глеявая окисленно-глеявая поверхностно-турбированная маломощная поверхностно-элювиальная поверхностно-оглеенная сильно гумусированная пирогенная потечногумусовая со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом среднесуглинистая почва [Pit 2. Sod-gleyed, oxidized-gleyed, surface-turbocharged, shallow, shallow-eluvial, surface-gleyed, highly-humused, pyrogenic, humic-infiltrated soil with the second humus (morphon) horizon]									
AO	1	6,2	–	–	–	–	–	–	–
AYe.tu	6	6,1	6,4	–	–	–	–	–	–
[AYe,[hh] + BGhi]tu,pir	13	5,0	2,4	4	17	13	58	8	0
	19	5,0	3,5	4	21	15	51	9	0
BGox	46	5,4	0,6	4	12	7	55	22	0
	55	5,5	0,1	3	8	5	49	35	0
G	95	5,7	0,1	3	8	4	42	43	0
Разрез 4. Перегнойно-глеявая ожелезненная поверхностно-турбированная маломощная неглубокоэлювиальная профилно оглеенная пирогенная со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом легкосуглинистая почва [Pit 4. Humic-gley, ferruginous, surface-turbocharged, shallow, shallow-eluvial, profile-gleyed, pyrogenic soil with the second humus (morphon) horizon]									
AO	0	6,2	–	–	–	–	–	–	–
H	5	5,4	6,3	–	–	–	–	–	–
[H + BGf,pir] tu,e	12	4,6	1,2	3	11	7	46	33	0
	20	5,0	1,2	3	10	7	54	26	0
Gf	25	4,7	0,4	3	8	6	55	28	0
	50	4,8	0,4	2	7	4	42	45	0
	85	5,2	0,4	3	10	6	36	45	0

Окончание таблицы [Table (end)]

Горизонт [Horizon]	Средняя глубина отбора, см [Average depth of sampling, cm]	pH <sub>водн</sub> [pH <sub>water</sub> ]	Содержание гумуса, % [Humus content, %]	Гранулометрический состав [Texture]						
				Физическая глина, % [Physical clay, %]			Физический песок, % [Physical sand, %]			
				Ил, <1 мкм [Clay, <1 μm]	Пыль мелкая, 1–5 мкм [Fine silt, 1–5 μm]	Пыль средняя, 5–10 мкм [Medium silt, 5–10 μm]	Пыль крупная, 10–50 мкм [Coarse silt, 10–50 μm]	Песок мелкий, 50–250 мкм [Fine sand, 50–250 μm]	Песок средний и крупный, 250–1000 мкм [Medium and coarse sand, 250–1000 μm]	
Разрез 5. Глеезем перегнойный потечно-гумусовый тиксотропный маломощный среднесуглинистый [Pit. 5. Humic, humic-infiltrated, thixotropic, shallow, medium loam gleyzem]										
H	3	5,8	–	–	–	–	–	–	–	
Ghi	12	4,9	5,2	3	16	15	62	4	0	
Разрез 8. Глеезем перегнойный поверхностно-турбированный легкосуглинистый [Pit. 8. Humic, surface-turbocharged, highly loam gleyzem]										
O	3	6,3	–	–	–	–	–	–	–	
H	9	5,7	8,0	–	–	–	–	–	–	
BGtu	19	5,1	1,9	2	8	4	32	26	28	
G	30	5,0	0,9	3	10	8	58	21	0	

Примечание. Знак «–» обозначает, что данный показатель не определялся.

[Note. The sign "-" denotes undetermined index].

Глееземы перегнойные тиксотропные, формирующиеся в условиях повышенного гидроморфизма и, по всей видимости, регулярного погребения за счет делювиального смыва, характеризуются высокой степенью однородности профиля как по содержанию органического вещества, так и по щелочно-кислотным условиям. Для почв трансэлювиально-аккумулятивных позиций характерны оторфованность и потечность гумуса.

Почвы нижней части склона террасы отличаются высокой выраженностью глеевого процесса за счет близкого залегания грунтовых вод (вскрываются на глубине 27–38 см), слоистостью, легким гранулометрическим составом. Второй гумусовый горизонт морфологически не выражен, при этом в горизонте BGtu наблюдается достаточно высокое содержание гумуса (1,9%).

Слабая дифференциация профиля исследуемых почв и многообразие вторичных процессов осложняют их диагностику [20]. Несмотря на легкий гранулометрический состав почвообразующих пород и преобладание хвойных пород в древостое, в рассматриваемых почвах практически не выражена элювиально-иллювиальная дифференциация профиля. Слабую дифференциацию профиля почв по содержанию ила нельзя объяснить с точки зрения особенностей методики определения гранулометрического состава почв лазерно-дифрактометрическим методом [23, 26]. По всей видимости, данный факт обусловлен высокой зольностью опада пихтовых лесов [27–

30] с развитым травянистым ярусом и наличием многочисленных выходов минерализованных вод, обеспечивающих повышенную, по сравнению с типичными почвами южной тайги Западной Сибири, насыщенность почв основаниями и нейтральную (до слабощелочной) реакцию среды в органических и оглеенных горизонтах, что препятствует развитию оподзоливания. Постоянное переувлажнение ограничивает возможность развития процессов лессиважа [31–32].

Второй гумусовый горизонт представлен в виде отдельных морфонов – погребенных частей серогумусового горизонта. Признаки наличия второго гумусового горизонта отсутствуют на наиболее дренированных участках в автономных позициях или слабо выражены в наиболее гидроморфных почвах выложенных нижних частей склонов. Наилучшая выраженность второго гумусового горизонта характерна для переувлажненных почв автономных позиций и верхней части склонов террасы. Поскольку второй гумусовый горизонт представлен в виде отдельных морфонов и сложен материалом серогумусового горизонта (AY), нет оснований рассматривать его в качестве реликта темногумусовой стадии почвообразования оптимума голоцена [1, 7, 33]. Темногумусовый этап в почвах изученной катены не диагностирован. Наиболее существенной причиной турбириванности почв в пределах участка исследования представляются ветровалы, которые являются весьма характерным явлением в зонах южной тайги и подтайги Западной Сибири [34–35] и особенно в пихтовых лесах. Дополнительным аргументом в пользу ветровального происхождения морфонно-мозаичного ВГГ в почвах рассматриваемой территории является обилие погребенных углей, приуроченных к названным морфонам [34].

### Заключение

Результаты проведенных исследований показывают, что в пределах высоких террас р. Иртыш западной части возвышенности Тобольский Материк под темнохвойными пихтовыми и елово-пихтовыми лесами формируются преимущественно органоаккумулятивные почвы: в автономных позициях дерново-глеевые окисленно-глеевые со вторым гумусовым (морфонным) горизонтом на верхней поверхности террас и перегнойно-глеевые железненные в верхней части склона террас, глееземы перегнойные в трансэлювиально-аккумулятивных и трансэлювиальных позициях.

В зависимости от позиции в ландшафте в них варьирует мощность и характер гумусового профиля, степень проявления гидроморфизма, подверженность эрозионным процессам. Установлено, что профили данных почв слабо дифференцированы как по кислотно-основным условиям (близки к нейтральным, подкисление наблюдается во втором гумусовом (морфонном) горизонте), так и по гранулометрическому составу (содержание илстой фракции постоянно, с глубиной увеличивается содержание мелкого песка).

Для нижней части профиля исследованных почв характерна тонкая слоистость, унаследованная от почвообразующих пород.

В дерново-глеевых почвах автономных позиций отмечается наличие особого фрагментарного, представленного преимущественно в виде серогумусовых морфонов второго гумусового горизонта. Формирование данного горизонта обусловлено, по всей видимости, ветровальными процессами.

Основываясь на морфологии и физико-химических свойствах изученных почв, можно сказать, что ведущими элементарными процессами почвообразования являются дерновый, гумусообразование, оглеение. Высокая зольность опада сомкнутых темнохвойных лесов с развитым травянистым ярусом препятствует развитию подзолистого процесса.

### Литература

1. Гаджиев И.М. Эволюция почв южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1982. 278 с.
2. Караваева Н.А. Заболачивание и эволюция почв. М. : Наука, 1982. 296 с.
3. Уфимцева К.А. Почвы южной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины. М. : Колос, 1974. 204 с.
4. Гаврилов Д.А., Гольева А.А. Микробиоморфное исследование почв со вторым гумусовым горизонтом южно-таежной подзоны Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 5–22.
5. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 190 с.
6. Дюкарев А.Г. Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири. Томск : Изд-во научно-технической литературы, 2005. 284 с.
7. Каретин Л.Н. Почвы Тюменской области / под ред. С.С. Трофимова. Новосибирск : Наука, 1990. 289 с.
8. Каретин Л.Н. Генетические особенности дерново-подзолистых почв «Тобольского материка» // Почвоведение. 1987. № 11. С. 34–43.
9. Почвенно-географическое районирование: Национальный атлас России. Т. 2: Природа и экология / глав. ред. тома В.М. Котляков. М. : ФГУП «РОСГИСЦЕНТР», 2007. 1:15 000 000. С. 304–307.
10. Геоморфологическое районирование: Национальный атлас России. Т. 2: Природа и экология / глав. ред. тома В.М. Котляков. М. : ФГУП «РОСГИСЦЕНТР», 2007. 1:15 000 000. С. 140–144.
11. Морфоструктурное районирование Западно-Сибирской равнины: Атлас Тюменской области / гл. ред. Е.А. Огороднов. Москва ; Тюмень : ГУГК, 1971. 1:8 000 000. Л. 10.
12. Геоморфология Западно-Сибирской равнины (Объяснительная записка к Геоморф. карте Зап.-Сиб. равнины М 1:1 500 000) / гл. ред. И.П. Варламов // СНИИГТиМС. Серия: Региональная геология. Новосибирск : Западно-Сибирское книжное изд-во, 1972. Вып. 134. 111 с.
13. Почвообразующие породы: Атлас Тюменской области / гл. ред. Е.А. Огороднов. Москва ; Тюмень : ГУГК, 1971. 1:8 000 000. Л. 20.
14. Волков И.А., Волкова В.С., Задкова И.И. Покровные лессовидные отложения и палеогеография юго-запада Западной Сибири в плиоцен-четвертичное время. Новосибирск : Наука, 1969. 332 с.
15. Маршинин А.В. Особенности строения и пространственной организации инсулярных геосистем Тюменской области // Вестник Тюменского государственного университета. 2006. № 3. С. 88–94.

16. *Нечаева Е.Г.* Тобольский материк – уникальный ландшафт Западной Сибири // Александр фон Гумбольдт и проблемы устойчивого развития Урало-Сибирского региона. Тюмень : Экспресс, 2004. С. 230–233.
17. *Растительный покров Западно-Сибирской равнины* / под ред. В.В. Воробьева и А.В. Белова. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
18. *Глазунов В.А.* Редкие виды растений темнохвойных лесов Нижнего Прииртышья // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии (9–11 сентября 2009 г.) : материалы Всероссийской конф. Новосибирск, 2009. С. 54–55.
19. *Сергеева Е.В.* Состав и структура почвенной мезофауны в сообществах коренной террасы Иртыша // Научные ведомости. Сер. Естественные науки. 2015. № 15. С. 61–66.
20. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
21. *Šamonil S., Král K., Hor L.* The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review // *Geoderma*. 2010. 157. P. 65–79.
22. *Теория и практика химического анализа почв* / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
23. *Федотов Г.Н., Шейн Е.В., Путляев В.И., Архангельская Т.А., Елисеев А.В., Милановский Е.Ю.* Физико-химические основы различий седиментометрического и лазерно-дифракционного методов определения гранулометрического состава почв // *Почвоведение*. 2007. № 3. С. 310–317.
24. *Лащинский Н.Н., Королук А.Ю.* Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // *Растительность России*. 2015. № 26. С. 85–107.
25. *Kulizhsky S.P., Loiko S.V., Konstantinov A.O., Kritskov I.V., Istigechev G.I., Lim A.G., Kuzmina D.M.* Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast // *International Journal of Environmental Studies*. 2015. Vol. 72, is. 6. P. 1037–1046.
26. *Блохин А.Н., Кулижский С.П.* Оценка применения метода лазерной дифрактометрии в определении гранулометрического состава почв // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2009. № 1 (5). С. 37–43.
27. *Милкина Л.И.* Почвы пихтовых лесов Украинских Карпат // *Почвоведение*. 1993. № 2. С. 111–118.
28. *Lundström U.S.* Significance of organic acids for weathering and the podzolization process // *Environment International*. 1994. Vol. 20, is. 1. P. 21–30.
29. *Lundström U.S., van Breemen N., Bain D.* The podzolization process. A review // *Geoderma*. 2000. Vol. 94, is. 2–4. P. 91–107.
30. *Bailey S.W., Brousseau P.A., McGuire K.J., Ross D.S.* Influence of landscape position and transient water table on soil development and carbon distribution in a steep, headwater catchment // *Geoderma*. 2014. Vol. 226–227. P. 279–289.
31. *Зайдельман Ф.Р.* Лессиваж и его связь с гидрологическим режимом почв // *Почвоведение*. 2007. № 2. С. 133–144.
32. *Зайдельман Ф.Р.* Процесс глееобразования и его роль в формировании почв. М. : Изд-во МГУ, 1998. 301 с.
33. *Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н.* Почвы Васюганской равнины со сложным органом профилем // *Почвоведение*. 2011. № 5. С. 525–538.
34. *Лойко С.В., Бобровский М.В., Новокрепценных Т.А.* Признаки ветровального морфогенеза в фоновых почвах черневой тайги (на примере Томь-Яйского междуречья) // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2013. № 4 (24). С. 20–35.
35. *Loiko S.V., Bobrovsky M.V.* Patterns of pedoturbation by tree uprooting in forest soils // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. № 1(1). P. 1–22.

Поступила в редакцию 13.03.2016 г.; повторно 03.04.2016 г.;  
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

Константинова Елизавета Юрьевна – аспирант, ассистент кафедры геоэкологии Института наук о Земле Тюменского государственного университета (г. Тюмень).

E-mail: [konstantliza@gmail.com](mailto:konstantliza@gmail.com)

Konstantinova EYu. Soils of high Ishim river terraces and the marginal part of Tobolsk Continent upland conjunction area. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):6-18. doi: 10.17223/19988591/34/1 In Russian, English summary

Elizaveta Yu. Konstantinova

*Institute of Earth Sciences, Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation*

### Soils of high Ishim river terraces and the marginal part of Tobolsk Continent upland conjunction area

We studied the main features of the topological sequence of soils formed on the flat undifferentiated complex of III-IV Irtysh river terraces with elevation varying between 75 and 80 meters above sea level in the western part of the denudation-accumulative poorly dissected Tobolsk Continent upland (58°56'37" N, 69°10'45" E). Soils are presented by various humus-accumulative types with a weak degree of manifestation of podzolization processes and different hydromorphism degree. Humus-accumulative soils with a relic humus horizon and a weak eluvial-illuvial profile differentiation (Umbric Geysols and Umbric Albeluvisols) are formed on the well-drained flat watershed surfaces of high terraces with a predominance of silver fir-birch and silver fir-rowan forests with an admixture of cedar and silver fir in the undergrowth. Umbric Albeluvisols with a relic humus horizon are formed on the upper gentle slopes of high terraces under the spruce-silver fir forests with an undergrowth of cedar, spruce and silver fir. Transeluvial-accumulative positions - small flat wetlands in the bottom part of the slope are presented by thixotropic soils - Histic Gleysols formed under spruce-silver fir green moss forests. The lower part of the sloping hillside slowly turning into terraces of modern Turtas river terrace surface is characterized by predominance of Haplic Gleysols under high humidity conditions in a mostly spruce-fir green moss forest. Soils are characterized by the presence of the second humus horizon and thin layering in the bottom of the profile, inherited from subaerial parent rocks. Preservation of relict characteristics largely depends on the position in the landscape, the extent and degree of soil hydromorphism and intensity of eluvial-illuvial differentiation of soil profile. The relict humus horizon is absent in the most drained areas of autonomous positions with Umbric Geysols, as well as in hydromorphic soils in the flat lower parts of the slopes. We observed the highest degree of relic humus horizon preservation in hydromorphic soils of autonomous positions and on the upper part of the terrace slopes. The soils at the level of III-IV Irtysh high terraces fragment are characterized by the dominance of humus accumulation over the podzolization process under ongoing erosional dissection of the territory. Formation of humus-accumulative soils with poor differentiation of profile and preferably close to the neutral pH values is possible due to a combination of geomorphological conditions, history of landscape development and biochemical characteristics of dark coniferous silver fir forests with a well-developed grassy layer.

*The article contains 1 Figure, 1 Table, 35 References.*

**Key words:** Western Siberia; southern taiga; sod-gley soils; gleyzems; windfalls; the second humus horizon.

### References

1. Gadzhiev IM. Evolyutsiya pochv yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Evolution of soils of the southern taiga of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1982. 278 p. In Russian

2. Karavaeva NA. Zabolachivanie i evolyutsiya pochv [Waterlogging and evolution of soils]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 296 p. In Russian
3. Ufimtseva KA. Pochvy yuzhnoy chasti taezhnoy zony Zapadno-Sibirskoy ravniny [Soils of the West Siberian Plain southern taiga zone]. Moscow: Kolos Publ.; 1974. 204 p. In Russian
4. Gavrilov DA, Golyeva AA. Microbiomorphoc research of soils with the second humus horizon of the West Siberian southern taiga subzone (Russia). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;26(2):5-22. doi: [10.17223/19988591/26/1](https://doi.org/10.17223/19988591/26/1). In Russian, English Summary
5. Gorozhankina SM, Konstantinov VD Geografiya taygi Zapadnoy Sibiri [Geography of Western Siberia taiga]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 190 p. In Russian
6. Dyukarev AG. Landshaftno-dinamicheskie aspekty taezhnogo pochvoobrazovaniya v Zapadnoy Sibiri [Landscape and dynamic aspects of the taiga pedogenesis in Western Siberia]. Tomsk: Izdatel'stvo nauchno-tehnicheskoy literatury Publ.; 2005. 284 p. In Russian
7. Karetin LN. Pochvy Tyumenskoy oblasti [Soils of Tyumen region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 289 p. In Russian
8. Karetin LN. Geneticheskie osobennosti demovo-podzolistykh pochv «Tobol'skogo materika» [Genetic features of Tobol'sk Continent sod-podzolic soils]. *Pochvovedenie*. 1987;11:34-43. In Russian
9. Pochvenno-geograficheskoe rayonirovanie: Natsional'nyy atlas Rossii. T. 2. Priroda i ekologiya [Soil-geographical zoning: National Atlas of Russia. Pt. 2 "Environment (Nature). Ecology"]. Kotlyakov VM, editor. Moscow: FGUP «ROSGISTSENTR» Publ.; 2007. 1:15 000 000. pp. 304-307. In Russian
10. Geomorfologicheskoe rayonirovanie Natsional'nyy atlas Rossii. T. 2. Priroda i ekologiya [Geomorphological zoning: National Atlas of Russia. Pt. 2 "Environment (Nature). Ecology"]. Kotlyakov VM, editor. Moscow: FGUP «ROSGISTSENTR» Publ.; 2007. 1:15 000 000. pp. 140-144. In Russian
11. Morfostrukturnoe rayonirovanie Zapadno-Sibirskoy ravniny: Atlas Tyumenskoy oblasti [Morphostructural zoning of the West Siberian Plain: Atlas of Tyumen region]. Ogorodnov EA, editor. Moscow; Tyumen: GUGK Publ.; 1971. 1:8 000 000. p. 10. In Russian
12. Geomorfologiya Zapadno-Sibirskoy ravniny (Ob'yasnitel'naya zapiska k Geomorf. karte Zap.-Sib. ravniny M 1:1 500 000) [Geomorphology of the West Siberian Plain (Explanatory note to the geomorphology map of the West Siberian Plain, scale 1:1 500 000)]. Varlamov IP, editor. *SNIGGIMS. Seriya: Regional'naya geologiya*. Vol. 134. Novosibirsk: Zapadno-Sibirskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ; 1972. 111 p. In Russian
13. Pochvoobrazuyushchie porody: Atlas Tyumenskoy oblasti [Soil-forming rocks: Atlas of Tyumen region]. Ogorodnov EA, editor. Moscow; Tyumen: GUGK Publ.; 1971. 1:8 000 000. p. 20. In Russian
14. Volkov IA, Volkova VS, Zadkova II. Pokrovnye lessovidnye otlozheniya i paleogeografiya yugo-zapada Zapadnoy Sibiri v plitsen-chetvertichnoe vremya [Covering loess deposits and paleogeography of the south-west of Western Siberia in the Pliocene-Quaternary]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1969. 332 p. In Russian
15. Marshinin AV. Osobennosti stroeniya i prostranstvennoy organizatsii insulyarnykh geosistem Tyumenskoy oblasti [Features of the structure and spatial organization of the Tyumen region insular geosystems]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2006;3:88-94. In Russian
16. Nechaeva EG. Tobol'skiy materik – unikal'nyy landshaft Zapadnoy Sibiri [Tobolsk continent, a unique landscape of Western Siberia]. In: *Aleksandr fon Gumbol'dt i problemy ustoychivogo razvitiya Uralo-Sibirskogo regiona*. Tyumen: Ekspress Publ.; 2004. pp. 230-233. In Russian
17. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [The vegetation cover of the West Siberian Plain]. Vorob'ev VV, Belov AV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
18. Glazunov VA. Redkie vidy rasteniy temnokhvoynykh lesov Nizhnego Priirtysh'ya [Rare plant species of conifer forests of the Lower Irtysh]. In: *Problema i strategiya sokhraneniya bioraznoobraziya rastitel'nogo mira Severnoy Azii*. M-ly Vserossiyskoy konf. [Problem and strategy of conserving the biodiversity of the flora of Northern Asia. Proc. of the Sci. Conf.]. Novosibirsk: Novosibirsk Publ.; 2009. pp. 54-55. In Russian

19. Sergeeva EV. The composition and structure of soil mesofauna in communities of indigenous terrace of the Irtysh. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences*. 2015;212(15):61-66. In Russian
20. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
21. Šamonil S, Král K, Hor L. The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review. *Geoderma*. 2010;157:65-79.
22. Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorobeva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
23. Fedotov GN, Shein EV, Putlyaev VI, Arkhangel'skaya TA, Eliseev AV, Milanovskii EYu. Physicochemical bases of differences between the sedimentometric and laser-diffraction techniques of soil particle-size analysis. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(3):281-288. doi: [10.1134/S1064229307030064](https://doi.org/10.1134/S1064229307030064)
24. Lashchinsky NN, Korolyuk AYu. Syntaxonomy of zonal dark-coniferous forests of southern taiga of the West Siberian plain and of humid low-mountains of the Altai-Sayan mountain region. *Vegetation of Russia*. St. Petersburg. 2015;26:85-107. In Russian
25. Kulizhsky SP, Loiko SV, Konstantinov AO, Kritskov IV, Istigechev GI, Lim AG, Kuzmina DM. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast. *International Journal of Environmental Studies*. 2015;72(6):1037-1046.
26. Blokhin AN, Kulizhskiy SP. Evaluation of the use of laser diffraction method in the determination of particle size distribution of the soil. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2009;5(1):37-43. In Russian
27. Milkina LI. Pochvy pikhtovykh lesov Ukrainskikh Karpat [Ukrainian Carpathians fir forests soils]. *Pochvovedenie*. 1993;2:111-118. In Russian
28. Lundström US. Significance of organic acids for weathering and the podzolization process. *Environment International*. 1994;20(1):21-30. doi: [10.1016/0160-4120\(94\)90063-9](https://doi.org/10.1016/0160-4120(94)90063-9)
29. Lundström US, van Breemen N, Bain D. The podzolization process. A review. *Geoderma*. 2000;94(2):91-107. doi: [10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1)
30. Bailey SW, Brousseau PA, McGuire KJ, Ross DS. Influence of landscape position and transient water table on soil development and carbon distribution in a steep, headwater catchment. *Geoderma*. 2014;226–227:279-289. doi: [10.1016/j.geoderma.2014.02.017](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.02.017)
31. Zaidel'man FR. Lessivage and its relation to the hydrological regime of soils. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(2):115-125. doi: [10.1134/S106422930702001r](https://doi.org/10.1134/S106422930702001r)
32. Zaidel'man FR. Protsess gleobrazovaniya i ego rol' v formirovanii pochv [Gley formation and its role in soil formation]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1998. 301 p. In Russian
33. Dyukarev AG, Pologova NN. Soils with complex organic profiles on the Vasyugan Plain. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(5):480-492. doi: [10.1134/S106422931105005X](https://doi.org/10.1134/S106422931105005X)
34. Loyko SV, Bobrovsky MV, Novokreshchennykh TA. Indications of windfall morphogenesis in soils in the blackish taiga (by the example of the interfluvium between the Tom' and the Yaysk rivers). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;24(4):20-35. In Russian
35. Loyko SV, Bobrovsky MV. Patterns of pedoturbation by tree uprooting in forest soils. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(1):1-22

*Received 13 March 2016; Revised 3 April 2016;  
Accepted 27 April 2016; Published 23 June, 2016*

**Author info:**

**Konstantinova Elizaveta Yu**, Post-graduate Student, Teaching Assistant, Department of Geoecology, Institute of Earth Sciences, Tyumen State University, 6 Volodarskogo Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: [konstantliza@gmail.com](mailto:konstantliza@gmail.com)

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/34/2

**П.А. Никитич, Е.В. Каллас, Д.В. Еремеева**

*Национальный исследовательский Томский государственный университет,  
г. Томск, Россия*

## **Особенности почв черневых лесов Западной Сибири**

*Показаны особенности дерново-подзолистых почв черневых лесов Салаира и специфика их гумусовых профилей. Выявлено, что почвы прошли в своем развитии одну лесную стадию почвообразования, поскольку относительные максимумы  $C_{ГК}:C_{ФК}$  приуроченные к слоям 20–30 и 60–70 см, незначительно превышают 1 и связаны с уменьшением доли ФК, характер изменения по профилю которых отражает колебания влажности климата на протяжении периода формирования почв, не приводящие к смене типа почвообразования. Гумусовые профили исследованных почв являются моногенетичными полифазными и несут информацию о неконтрастной их эволюции в условиях лесного педогенеза.*

**Ключевые слова:** дерново-подзолистые почвы; гумусовый профиль; стадия и фаза почвообразования.

### **Введение**

Черневые леса Западной Сибири, в том числе Салаира, представлены девственными осиновыми и пихтово-осиновыми крупнотравными лесными массивами, включающими комплекс неморальных плиоценовых реликтовых видов – остатков широколиственных лесов, существовавших на территории Сибири в доледниковую эпоху. Этот памятник природы привлекает внимание специалистов разных областей знаний, изучающих уникальный объект с позиций истории его развития в прошлом и сохранения в будущем. Связующим звеном всех компонентов экосистем, включая черневые леса Салаира, является почва, выполняющая ряд глобальных функций в биосфере, одна из которых – информационная. В почвенном профиле, согласно активно развиваемой в последние несколько десятилетий концепции «памяти почв» [1], устойчивые во времени признаки хранят информацию о природной среде, т.е. о факторах почвообразования, в условиях которых шло развитие почвы от «нуль-момента» до настоящего времени [2]. Поскольку знания о формировании почв на предыдущих этапах развития природной среды позволяют прогнозировать их поведение в будущем при изменении как естественных, так и антропогенных условий, исследование почв с точки зрения их эволюции является актуальным.

Влиянию геологических, геоморфологических, биологических, климатических условий, в том числе температуры и влажности, на развитие почв уделяется большое внимание многими исследователями, изучающими разные аспекты воздействия тех или иных факторов на почвообразование [3–5]. Вопросы устойчивости и чувствительности почв в целом и почвенного органического вещества в частности к изменению атмосферных температур и других климатических параметров, определяющих экологическую обстановку почвообразования, активно обсуждаются в зарубежной научной литературе [6–11]. Однако в настоящее время важно изучать влияние климатических параметров на свойства почвы не только в глобальном масштабе, приоритетным должно быть выявление закономерностей поведения почв при изменении природной среды на региональном и локальном уровнях. Это позволит оценивать направленность и скорость их изменчивости при различных воздействиях.

Далеко не все свойства и признаки почв можно использовать в качестве источника информации об эволюции физико-географической среды. Согласно М.И. Дергачевой [12], наиболее универсальным носителем памяти почв, фиксирующим все изменения, происходящие в природной среде, является система гумусовых веществ, формирование которой обусловлено термодинамическими условиями [13]. Гумусовый профиль почв, как показано в более ранних работах [14–16], отражает все стадии и фазы почвообразования на протяжении истории их формирования.

Цель данной работы – выявить особенности гумусовых профилей почв Салаира, несущих информацию об условиях почвообразования в период их развития.

### **Материалы и методики исследования**

Объектами исследования являются гумусовые профили дерново-подзолистых сверхглубокоосветленных почв западного макросклона Салаирского кряжа, развитых в условиях черневых лесов на тяжелых по гранулометрическому составу лессовидных отложениях. Особенности этих почв заключаются в большой мощности оподзоленного горизонта и отсутствии или малой мощности лесной подстилки, что связано со спецификой климатических условий их формирования, высокой биологической активностью и характером почвообразующих пород.

Почвы изучались с помощью полевого, сравнительно-географического и морфологического методов. Использовались общепринятые методики исследования физико-химических свойств почв [17]. Групповой и фракционный состав гумуса определялся методом И.В. Тюрина в модификации В.В. Пономаревой и Т.А. Плотниковой [18].

### Результаты исследования и обсуждение

Почвы надежно хранят в своих свойствах и признаках информацию об окружающей среде за весь период своего существования. Одни свойства обладают лишь «ближней памятью», т.е. отражают современные факторы почвообразования и соответствуют протекающим в настоящее время процессам, другие имеют «дальнюю память», т.е. хранят информацию обо всех этапах эволюции природной среды на протяжении истории своего развития. К последним, как показано ниже, относятся гумусовые профили почв.

Исследованные почвы характеризуются типичным для данного типа и подтипа строением почвенного профиля с хорошо выраженным гумусово-аккумулятивным горизонтом АУ мощностью 11–20 см, большой протяженностью оподзоленной толщи (более 50 см) и иллювиального текстурного горизонтов. Они имеют высокое содержание гумуса в верхнем 10–15-сантиметровом слое (до 11%), что свидетельствует об интенсивном дерновом процессе и гумусообразовании под крупнотравным наземным покровом, что связано с большим количеством поступающей биомассы, высокой емкостью и скоростью биологического круговорота, значительной численностью микроорганизмов и активно протекающими микробиологическими процессами на протяжении большей части годового цикла. Для почв характерны слабокислая реакция почвенного раствора, невысокая емкость поглощения (26–29 мг-экв/100 г почвы в гумусовом горизонте), низкие гидролитическая кислотность и ненасыщенность основаниями (таблица). Унаследованный от почвообразующих пород гранулометрический состав средне- и тяжелосуглинистый, с преобладанием «лессовых» крупнопылеватых фракций. Тип распределения высокодисперсных частиц отражает элювиально-иллювиальную дифференциацию профилей с накоплением ила в иллювиальных текстурных горизонтах, что связано с кислотным гидролизом минеральной части почв и лессиважем.

**Аналитическая характеристика дерново-подзолистых почв Салаира**  
 [Analytical characteristics of soddy- podzolic soils of Salair]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Гумус [Humus], %	рН суспензии [pH of suspension]		Поглощенные основания, мг-экв/100 г почвы [Absorbed bases, mg eq/100 g of soil]		Гидролитич. кислотность, мг-экв/100 г почвы [Hydrolytic acidity, mg eq/100 g of soil]	Степень насыщ. основаниями [Degree of base saturation], %
		водной [water]	солевой [salt]	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>		
Разрез [Profile] 1-C10							
АУ 2–14	11,70	5,53	4,81	28,4	1,0	7,00	81
АЕL 20–30	4,15	5,34	3,86	16,0	6,0	8,40	65
ЕL 50–60	1,74	5,41	3,79	8,6	9,4	6,65	69
BEЛ 75–85	1,36	5,63	3,66	16,0	3,8	5,42	74

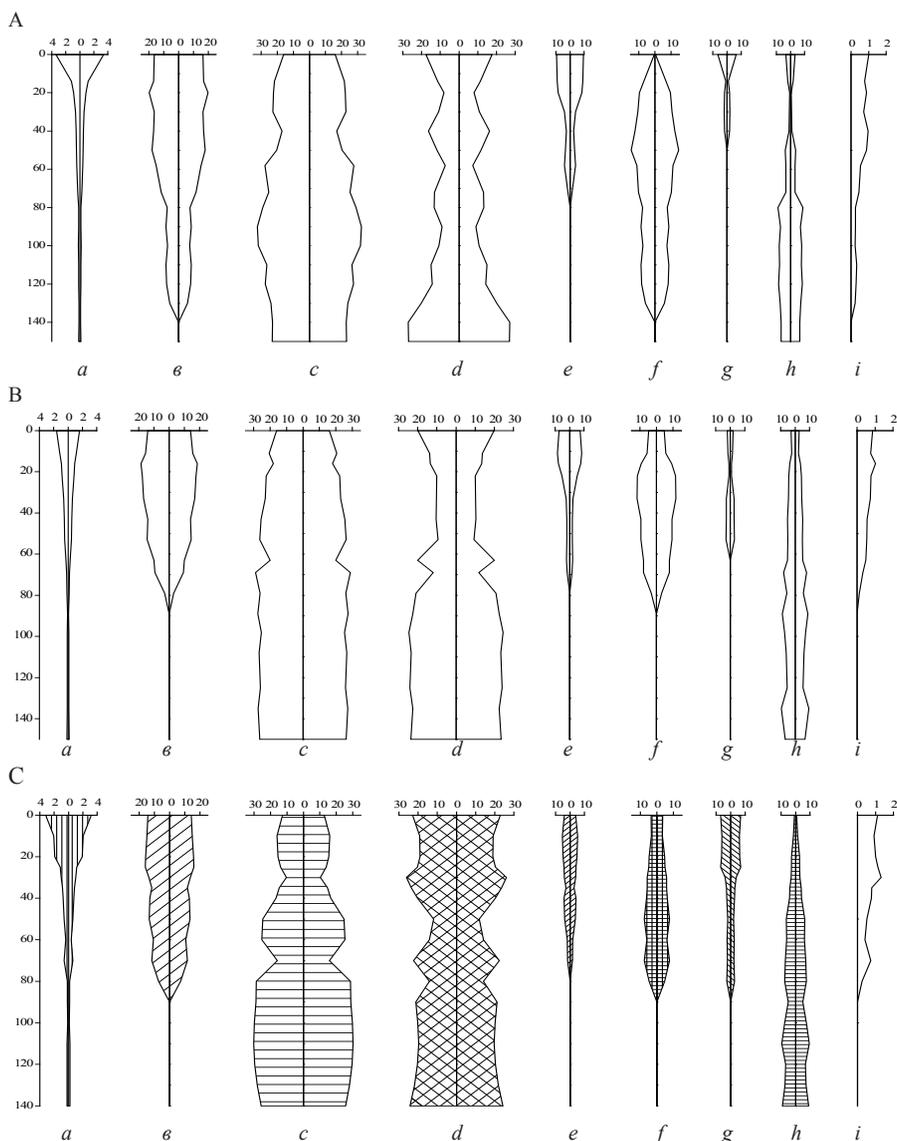
Окончание таблицы [Table (end)]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Гумус [Humus], %	рН суспензии [pH of suspension]		Поглощенные основания, мг-экв/100 г почвы [Absorbed bases, mg eq/100 g of soil]		Гидроли- тич. кис- лотность, мг-экв/100 г почвы [Hydrolytic acidity, mg eq/100 g of soil]	Степень насыщ. основани- ями [Degree of base saturation], %
		водной [water]	солевой [salt]	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>		
BTel 100–110	0,61	5,80	3,63	19,4	2,6	5,42	81
BTI 125–130	0,55	5,72	3,80	26,8	6,8	4,55	82
Разрез [Profile] 2-10С							
AY 0–10	5,49	5,98	5,10	22,4	5,2	3,10	91
AEL 20–30	2,56	5,81	4,18	10,0	6,0	2,80	86
EL1 43–53	1,81	5,84	4,06	5,6	7,4	2,80	82
EL2 53–63	1,48	5,77	3,83	4,0	9,2	3,15	85
BEL 70–80	0,66	5,76	3,77	9,2	7,0	2,97	87
BTel 90–100	0,49	5,79	3,83	16,6	7,4	2,62	89
BTI 110–120	0,47	6,14	3,82	15,0	16,4	2,62	90
BT2 135–145	0,36	6,41	4,06	14,6	13,0	1,75	93
Разрез [Profile] 3-10С							
AY 5–15	8,07	5,81	5,00	19,4	6,6	2,10	93
AEL 20–30	3,03	5,53	3,99	10,0	7,6	3,50	80
EL1 30–40	2,05	5,84	3,92	10,8	6,2	2,97	81
EL2 45–55	2,10	5,49	3,93	8,6	7,6	2,97	81
BEL 62–70	1,33	6,07	3,90	15,6	8,4	2,46	90
BTel 75–85	0,85	6,15	3,81	16,4	8,4	2,27	91
BTel 2 95–105	0,52	6,12	3,82	13,4	17,8	2,62	91
BTI 120–130	0,47	6,22	3,87	16,4	16,8	2,62	92

Групповой состав гумуса исследованных дерново-подзолистых почв характеризуется близкими долями гуминовых (ГК) и фульвокислот (ФК) в верхнем 25-сантиметровом слое (горизонты AY, AEL), в связи с чем отношение углерода ГК к углероду ФК близко к 1 и составляет 0,92–1,14 (тип гумуса гуматно-фульватный и фульватно-гуматный). В нижних горизонтах значение  $C_{гк} : C_{фк}$  снижается до 0,25 (тип гумуса фульватный).

Гуминовые кислоты принимают участие в формировании гумусового профиля в верхней 80–130-сантиметровой толще. Доля их составляет 14–32% от общего содержания органического углерода. Распределение этой группы веществ по профилям имеет идентичный характер: на фоне тенденции к снижению с глубиной отмечается относительное (до 31–39% от  $C_{общ}$ ) увеличение доли гуминовых кислот в средней части гумусово-элювиально-го горизонта, где зафиксировано максимальное их содержание.

Доля ФК изменяется по профилю в широких пределах (21–60% от  $C_{общ}$ ). На фоне флуктуаций количественных характеристик этого компонента гумуса выделяется несколько зон с относительно повышенными и пониженными его долями, что хорошо демонстрируется профилиграммами (рис. 1).



**Рис. 1.** Гумусовые профили дерново-подзолистых сверхглубокоосветленных почв Салаира: *A* – разрез 1-С10, *B* – разрез 2-С10, *C* – разрез 3-С10; *a* – общий органический углерод, % к почве; содержание углерода групп и фракций гумусовых веществ, % к общему углероду; *b* – гуминовые кислоты (ГК); *c* – фульвокислоты (ФК); *d* – негидролизуемые формы гумуса; *e* – ГК фракции 1; *f* – ГК фракции 2; *g* – ГК фракции 3; *h* – ФК фракции 1а; *i* –  $C_{\text{гк}} : C_{\text{фк}}$

**[Fig.** Humus profiles of soddy-podzolic Salair soils. *A* - Soil profile 1-С10; *B* - Soil profile 2-С10; *C* - Soil profile 3-С10; *a* - Total organic carbon, % of the soil; the carbon groups and fractions of humic substances, % of total carbon; *b* - Humic acid (HA); *c* - Fulvic acids (FA); *d* - Nonhydrolyzable forms of humus, *e* - HA fractions 1; *f* - HA fractions 2; *g* - HA fractions 3; *h* - FA fractions 1а; *i* -  $C_{\text{hn}} : C_{\text{fa}}$ ]

Наличие относительных минимумов ФК в слоях 30–40 см (разрез 1-10С), 20–30 см (разрезы 2-10С и 3-10С), 60–70 см (разрез 3-10С) и увеличение долей ГК в этих же слоях обуславливает расширение отношения  $C_{гк}$  к  $C_{фк}$  до величин, близких к 1. Это может свидетельствовать о формировании почв в условиях меняющейся природной обстановки, а принимая во внимание тот факт, что ФК имеют тесную связь с количеством осадков, а ГК – с температурами [19], можно предположить, что почвы развивались при изменении влаго- и теплообеспеченности территории, но пределы этих изменений были невелики и не сопровождались сменой типа почвообразования (например, лесного на степной). Климатические условия в период формирования системы гумусовых веществ в вышеуказанных частях профилей были более влажными и теплыми.

Доля негидролизующих форм гумусовых веществ изменяется по профилям от 15 (24) до 49 (55)% от  $C_{общ}$ . Наименьшей подвижностью (растворимостью) система гумусовых веществ характеризуется в горизонтах ВТ, где относительная доля гумина превышает 40–50%.

Анализ гумусовых профилей дерново-подзолистых почв позволил выявить в них сочетание признаков как современного почвообразования, так и более раннего. Первое выражается в групповом составе гумуса (близком количестве гуминовых и фульвокислот в гумусовом горизонте, что типично для почв данного подтипа), в направленности распределения по профилю ГК и ФК (снижение с глубиной первых и увеличение вторых), а также доминировании бурых ГК (фракция ГК-1) над гматами кальция (фракция ГК-2) в поверхностных горизонтах, отражающих, как показано в [20], современные условия почвообразования.

Информация о предшествующем почвообразовании зафиксирована в расположенных ниже слоях профилей в относительно высоких для почв подзолистого типа долях гматов кальция и низких – свободных фульвокислот фракции – 1а, а также флуктуациях в распределении по профилю ФК, что в целом свидетельствует об изменении теплообеспеченности и увлажнения территории на протяжении педогенеза.

Почвы Салаирского края могут быть отнесены к условно моногенетичным, поскольку в ходе аналитического исследования не обнаружены явные признаки (например, аккумуляция гумуса в других слоях, кроме поверхностных, расширение значения  $C_{гк} : C_{фк}$  до величин, характеризующих гуматный тип гумуса и др.) почвообразования, протекавшего в иных (например, степных) условиях природной среды со сменой типа почвообразования. Выявляется одна лесная стадия почвообразования, поскольку максимумы  $C_{гк} : C_{фк}$  незначительно превышают 1.

Однако почвы прошли несколько фаз развития в условиях меняющейся тепло- и влагообеспеченности территории, что не приводило к смене типа почвообразования, но фиксировалось в характеристиках гумусового профиля, а именно во флуктуациях ФК и накоплении ГК в форме гматов кальция (в

фазы потепления климата) в слоях ниже современного гумусового горизонта. Подобная специфика гумусового профиля свидетельствует о полифазности почв и неконтрастной, по А.Л. Александровскому, Е.И. Александровской [21], их эволюции.

### Заключение

Дерново-подзолистые сверглубокоосветленные почвы черневых лесов Салаира характеризуются типичным для почв этого типа строением почвенного профиля. Особенностью их является отсутствие или малая мощность лесной подстилки и большая мощность оподзоленного горизонта, что связано со спецификой климатических условий, определяющих высокую биологическую активность почв и интенсивное промывание их атмосферными осадками.

Характеристики гумусовых профилей исследованных почв свидетельствуют о неконтрастной их эволюции в условиях лесного педогенеза при смене нескольких фаз почвообразования, различающихся уровнем влаго- и теплообеспеченности территории. Гумусовые профили почв сохраняют информацию об особенностях природной среды на протяжении периода формирования почвенного тела, в связи с чем могут служить «инструментом» для реконструкции палеогеографической среды и построения моделей поведения почв в будущем.

### Литература

1. *Память почв* : Почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий / отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 692 с.
2. *Таргульян В.О.* Память почв: формирование, носители, пространственно-временное разнообразие // *Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий* / отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. С. 24–57.
3. *Sauer D., Schüllli-Maurer I., Sperstad R., Sorensen R., Stahr K.* Podzol development with time in sandy beach deposits in southern Norway // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2008. Vol. 171. P. 483–497.
4. *Vancampenhout K., Langohr R., Slaets J., Buurman P., Swennen R., Deckers J.* Paleopedological record of the Rocourt pedosequence at Veldwezelt–Hezerwater (Belgian Pleistocene loess belt): Part 2 – Soil formation // *Catena.* 2013. Vol. 110. P. 8–23.
5. *Meier H., Driese S., Nordt L., Forman S., Dworkin S.* Interpretation of Late Quaternary climate and landscape variability based upon buried soil macro- and micromorphology, geochemistry, and stable isotopes of soil organic matter, Owl Creek, central Texas, USA // *Catena.* 2014. Vol. 114. P. 157–168.
6. *Conant R.T., Drijber R.A., Haddix M.L., Parton W.J., Paul E.A., Plante A.F., Six J., Steinweg J.M.* Sensitivity of organic matter decomposition to warming varies with its quality // *Global Change Biology.* 2008. Vol. 14. P. 868–877.

7. Conant R.T., Steinweg J.M., Haddix M.L., Paul E.A., Plante A.F., Six J. Experimental warming shows that decomposition temperature sensitivity increases with soil organic matter recalcitrance // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 2384–2391.
8. Pesochina L.S. The Formation of the Humus Profile of Chernozems in the Azov Povince // *Eurasian Soil Science*. 2008. Vol. 41, № 13. P. 51–56.
9. Lutzow M., Kodel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition – what do we know? // *Biology and Fertility of soils*. 2009. Vol. 46. P. 1–15.
10. Sauer D., Schellmann G., Stahr K. A soil chronosequence in the semi-arid environment of Patagonia (Argentina) // *Catena*. 2007. Vol. 71. P. 382–393.
11. Sauer D., Schüllli-Maurer I., Wagner S., Scarciglia F., Sperstad R., Svendgard-Stokke S., Sorensen R., Schellmann G. Soil development over millennial timescales - examples from different climates // *Earth and Environmental Science*. 2015. Vol. 25(1). P. 1–19.
12. Дергачева М.И. Гумусовая память почв // *Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропосферных взаимодействий* / отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. С. 530–560.
13. Dergacheva M.I. Pedohumic method in paleoenvironmental reconstructions: an example from Middle Siberia // *Quaternary International*. 2003. Vol. 106–107. P. 73–78.
14. Каллас Е.В., Кубрина Е.В. Специфика гумусового профиля лугово-черноземных почв южной тайги Западной Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2008. № 1(2). С. 63–70.
15. Каллас Е.В. Отражение стадийности и фазиальности почвообразования в гумусовых профилях лесостепных почв Кузнецкой котловины // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2009. № 6 (100). С. 573–578.
16. Каллас Е.В. Гумусовые профили почв подтайги Западной Сибири // *Вестник КрасГАУ*. 2009. Вып. 4. С. 30–36.
17. Ариунукина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1970. 487 с.
18. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование (методы и результаты изучения). Л. : Наука, 1980. 222 с.
19. Дергачева М.И. Археологическое почвоведение. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1997. 228 с.
20. Kohnke H., Stuff R.G., Miller P.A. Quantitative relations between climate and soil formation // *Z. Pflanzenernahr und Bodenkunde*. 1968. Vol. 119, № 1. P. 24–33.
21. Александровский А.Л., Александровская Е.И. Эволюция почв и географическая среда. М. : Наука, 2005. 223 с.

*Поступила в редакцию 17.03.2016 г.; повторно 04.04.2016 г.;  
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.*

**Авторский коллектив:**

**Никитич Полина Александровна** – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [polinkanick@mail.ru](mailto:polinkanick@mail.ru)

**Каллас Елена Витальевна** – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [lkallas@sibmail.com](mailto:lkallas@sibmail.com)

**Еремеева Диана Вячеславовна** – студентка кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [eremeevadiana040294@gmail.com](mailto:eremeevadiana040294@gmail.com)

Nikitich PA, Kallas EV, Ereemeeva DV. The features of taiga soils in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):19-29. doi: 10.17223/19988591/34/2 In Russian, English summary

**Polina A. Nikitich, Elena V. Kallas, Diana V. Ereemeeva**

*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

### The features of taiga soils in Western Siberia

The aim of this research was to determine the characteristics of humus profiles and to analyse the coded information about the development stages and phases in these profiles.

We considered humus profiles as carriers of “soil memory” using the example of soddy-podzolic taiga soils of the Salair ridge (54°05'23" N, 85°49'40" E). Characteristics of humus profiles are presented by the indicators of group and fraction humus composition which was determined according to IV Tyurin in the modification of VV Ponomareva and TA Plotnikova.

We found that soils have high humus content in the upper 10-15 cm layer (up to 10%), indicating that the humus formation under intense tall ground cover is due to the large amount of incoming biomass, high capacity and speed of the biological cycle, with significant numbers of active microorganisms and microbiological processes. Slightly acidic reaction of the soil solution and low absorption capacity are characteristic of soils. We established that humus profiles of soddy-podzolic soils of the Salair reflect the non-contrasting evolution and fix one forest stage of soil formation in its structure (Cha:Cfa close to 1) as well as several phases of pedogenesis associated with changes in moisture and temperature.

We showed that the information about soil formation at the early stages of soil development was recorded in relatively high for soils of podzolic type fractions of humates of calcium and low - free fulvic acids of fraction-1A, as well as fluctuations in the distribution profile of fulvic acids, which generally indicates a change of thermal conditions and humidity of the territory during pedogenesis. We revealed several maxima in humus profiles of the ratio of carbon of humic acids to carbon of fulvic acids (in the layers 0-5, 20-30 and 60-70 cm), which also indicates a change in climatic conditions during soil formation. Thus, we demonstrated that humus profiles save information about the features of the natural environment over a period of formation of the soil body in its characteristics, and therefore can serve as a “tool” for the reconstruction of the paleogeographic environment and can be used to construct models of soil behaviour in the future.

*The article contains 1 Figure, 1 Table, 21 References.*

**Key words:** soddy-podzolic soils; humus profile; stage and phase of soil formation.

### References

1. *Soil memory: Soil as a memory of biosphere-geosphere-anthroposphere interactions.* Targulian VO, Goryachkin SV, editors. Moscow: LKI Publ.; 2008. 692 p. In Russian
2. Targulian VO. Soil Memory: development, carriers, diversity in time and space. In: *Soil Memory: Soil as a Memory of Biosphere-Geosphere-Anthroposphere Interactions.* Targulian VO, Goryachkin SV, editors. Moscow: LKI Publ.; 2008. pp. 24-57. In Russian

3. Sauer D, Schüllli-Maurer I, Sperstad R, Sorensen R, Stahr K. Podzol development with time in sandy beach deposits in southern Norway. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2008;171(4):483-497. doi: [10.1002/jpln.200700023](https://doi.org/10.1002/jpln.200700023)
4. Vancampenhout K, Langohr R, Slaets J, Buurman P, Swennen R, Deckers J. Paleo-pedological record of the Rocourt pedosequence at Veldwezelt-Hezerwater (Belgian Pleistocene loess belt): Part 2 - Soil formation. *Catena.* 2013;110:8-23. doi: [10.1016/j.catena.2013.06.020](https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.06.020)
5. Meier H, Driese S, Nordt L, Forman S, Dworkin S. Interpretation of Late Quaternary climate and landscape variability based upon buried soil macro- and micromorphology, geochemistry, and stable isotopes of soil organic matter, Owl Creek, central Texas, USA. *Catena.* 2014;114:157-168. doi: [10.1016/j.catena.2013.08.019](https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.08.019)
6. Conant RT, Drijber RA, Haddix ML, Parton WJ, Paul EA, Plante AF, Six J, Steinweg JM. Sensitivity of organic matter decomposition to warming varies with its quality. *Global Change Biology.* 2008;14(4):868-877. doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01541.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01541.x)
7. Conant RT, Steinweg JM, Haddix ML, Paul EA, Plante AF, Six J. Experimental warming shows that decomposition temperature sensitivity increases with soil organic matter recalcitrance. *Ecology.* 2008;89(9):2384-2391. doi: [10.1890/08-0137.1](https://doi.org/10.1890/08-0137.1)
8. Pesochina LS. The formation of the humus profile of chernozems in the Azov Povince. *Eurasian Soil Science.* 2008;41(13):1406-1411. doi: [10.1134/S1064229308130085](https://doi.org/10.1134/S1064229308130085)
9. Lutzow M, Kodel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition - what do we know? *Biology and Fertility of soils.* 2009;46(1):1-15. doi: [10.1007/s00374-009-0413-8](https://doi.org/10.1007/s00374-009-0413-8)
10. Sauer D, Schellmann G, Stahr K. A soil chronosequence in the semi-arid environment of Patagonia (Argentina). *Catena.* 2007;71(3):382-393. doi: [10.1016/j.catena.2007.03.010](https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.03.010)
11. Sauer D, Schüllli-Maurer I, Wagner S, Scarciglia F, Sperstad R, Svendgard-Stokke S, Sorensen R, Schellmann G. Soil development over millennial timescales - examples from different climates. IOP Conf. Series: *Earth and Environmental Science.* 2015;25(1):012009. doi: [10.1088/1755-1315/25/1/012009](https://doi.org/10.1088/1755-1315/25/1/012009)
12. Dergacheva MI. Humus as a Carrier of Soil Memory. In: *Soil Memory: Soil as a Memory of Biosphere-Geosphere-Anthroposphere Interactions.* Targulian VO, Goryachkin SV, editors. Moscow: LKI Publ.; 2008. pp. 530-560. In Russian
13. Dergacheva MI. Pedohumic method in paleoenvironmental reconstructions: an example from Middle Siberia. *Quaternary International.* 2003;106-107:73-78.
14. Kallas EV, Kybrina EV. Specific humus profile of the lygovo-chernozem soils of the south taiga Western Siberia. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2008;1(2):63-70. In Russian, English summary
15. Kallas EV. Otrazhenie stadiynosti i fazial'nosti pochvoobrazovaniya v gumusovyh profilyah lesostepnyh pochv Kuznetskoy kotloviny [Reflection of the stage and phase of soil formation in humus profiles of forest-steppe soils of the Kuznetsk Basin]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta.* 2009;6(100):573-578. In Russian
16. Kallas EV. Humus profiles of soil podtayga Western Siberia. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – The Bulletin of KrasGAU.* 2009;4:30-36. In Russian
17. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Guide to Chemical analysis of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. 487 p. In Russian
18. Ponomareva VV, Plotnikova TA. Gumus i pochvoobrazovanie (metody i rezul'taty izucheniya) [Humus and soil formation (methods and results of study)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 222 p. In Russian
19. Dergacheva MI. Archaeological pedology. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 1997. 228 p. In Russian, English summary
20. Kohnke H, Stuff RG, Miller PA. Quantitative relations between climate and soil formation. *Z. Pflanzenernahr und Bodenkunde.* 1968;119(1):24-33.

21. Aleksandrovskiy AL, Aleksandrovskaya EI. Evolyutsiya pochv i geograficheskaya sreda [Evolution of soils and the geographical environment. Moscow: Nauka Publ.; 2005. 223 p. In Russian

*Received 17 March 2016; Revised 4 April 2016;  
Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.*

**Author info:**

**Nikitich Polina A**, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [polinkanick@mail.ru](mailto:polinkanick@mail.ru)

**Kallas Elena V**, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [lkallas@sibmail.com](mailto:lkallas@sibmail.com)

**Eremeeva Diana V**, Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [eremeevadiana040294@gmail.com](mailto:eremeevadiana040294@gmail.com)

## БОТАНИКА

УДК 581.9

doi: 10.17223/19988591/34/3

И.И. Амелин<sup>1</sup>, Т.А. Бляхарчук<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт вычислительной математики и математической геофизики СО РАН,  
г. Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
г. Томск, Россия

### Распространение липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в Кемеровской области

Приведен наиболее полный перечень местонахождений липы сибирской на территории Кемеровской области. Для некоторых локализаций приведены краткие геоботанические описания с указанием морфологических характеристик липы и перечень сопутствующих видов травянистых неморальных реликтов. Используя ГИС-технологии, построена наиболее полная карта современного распространения липы на территории Кемеровской области. Ресурс позволяет удаленному пользователю получить информацию о локализациях *Tilia sibirica*, характеристике отдельных насаждений и перечень видов сопутствующих травянистых неморальных реликтов в Google Earth. Проведена реконструкция динамики насаждений Кузедеевского липового острова на протяжении 1,5 тыс. лет на основе опубликованных и авторских палеопалинологических данных.

**Ключевые слова:** растительность; ареал; реликт; пыльца; Google Earth; SasPlanet.

#### Введение

Изучение ареала *Tilia sibirica* Bayer имеет огромное значение для понимания истории растительного покрова гор Южной Сибири в голоцене [1, 2] и, в частности, западного макросклона Кузнецкого Алатау [3]. Кемеровская область является единственным регионом Южной Сибири, где сохранились хвойно-широколиственные леса с *Tilia sibirica*. Большая часть этого южно-сибирского фрагмента ареала липы сосредоточена в массиве площадью около 110 км<sup>2</sup> близ села Кузедеево (государственный памятник природы (ГПП) «Липовый остров»). Эта часть ареала исследована достаточно полно несколькими поколениями ботаников [4–14]. Однако распространение липы сибирской в Кемеровской области существенно шире, чем территория ГПП «Липовый остров». Кроме Кузедеевского участка липы, на территории Кемеровской области имеется еще несколько десятков небольших насаждений липы площадью менее 1–2 га и даже отдельных деревьев, зачастую эти местоположения липы удалены друг от друга на десятки километров. Боль-

шинство подобных мелких «островков» липы сибирской практически не изучено. Исследования местонахождений *Tilia sibirica* довольно сложны: во-первых, местоположения липы находятся на значительном расстоянии друг от друга и имеют незначительную площадь (менее 1–2 га); во-вторых, липа на многих участках произрастает в подлеске, поэтому дистанционный поиск липовых насаждений даже на космических снимках сверхвысокого разрешения (0,3–1 м/пиксель) затруднен; в-третьих, имеющиеся литературные данные о местоположении большинства «островков» липы плохо «привязаны» к местности, поскольку обнаружены 50–100 лет назад, когда доступный ботаникам картографический материал был неточным, а существующие на тот момент названия географических объектов были иные; в-четвертых, поиск каждого небольшого по площади насаждения липы осложнен труднопроходимостью черневой тайги в теплое время года, а видимость в них существенно ограничивает высокотравье. Все это затрудняет актуализацию имеющихся разнородных данных о распространении липы сибирской.

Изучение динамики ареалов древесных видов на протяжении длительного времени неоднократно привлекало интерес исследователей в связи с желанием выяснить локализацию их ледниковых рефугиумов на материках, путей миграции и распространения современных типов растительности и выявления особенностей современного генофонда древесных видов. Такие исследования в основном проводились для территории Европы на основе данных Европейской пыльцевой базы данных (EPD: [http://medias.obs-mip.fr/paleo/epd/epd\\_main.html](http://medias.obs-mip.fr/paleo/epd/epd_main.html)), включающей более 200 спорово-пыльцевых разрезов. С использованием данных EPD проведено исследование распространения пихты по территории Европы с ледникового времени до современности [15], выявившее ледниковые рефугиумы этого вида на Апеннинском, Иберийском и Балканском полуостровах, откуда после завершения последнего ледникового периода пихта мигрировала на более северные территории Европы. Исследования распространения сосны лесной в Европе (*Pinus sylvestris* L.) показали существование множественных гляциальных рефугиумов этого вида [16], что подтверждено генетически выявлением трёх основных митохондриальных гаплотипов у современных сосен на этой территории. В Сибири таких исследований очень мало. Впервые изучение динамики общего ареала липы и некоторых других древесных пород с помощью обобщения имевшихся в то время палеопалинологических данных проведено более 20 лет назад [17]. Позднее особое внимание уделялось изучению динамики северной границы ареалов древесных видов в Сибири с помощью палеопалинологических и макрофоссильных данных [18, 19]. В связи с экологической и природоохранной ценностью уникального природного объекта ГПП «Липовый остров», расположенного на юге Западной Сибири, представляет интерес выяснение его происхождения по палеоэкологическим данным, которые до настоящего времени не дали однозначного ответа на этот вопрос.

Целью настоящей работы являлось уточнение старых и выявление новых естественных и искусственных насаждений липы сибирской в Кемеровской области, а также анализ динамики распространения липы в Западной Сибири и конкретно в Кемеровской области в прошлом.

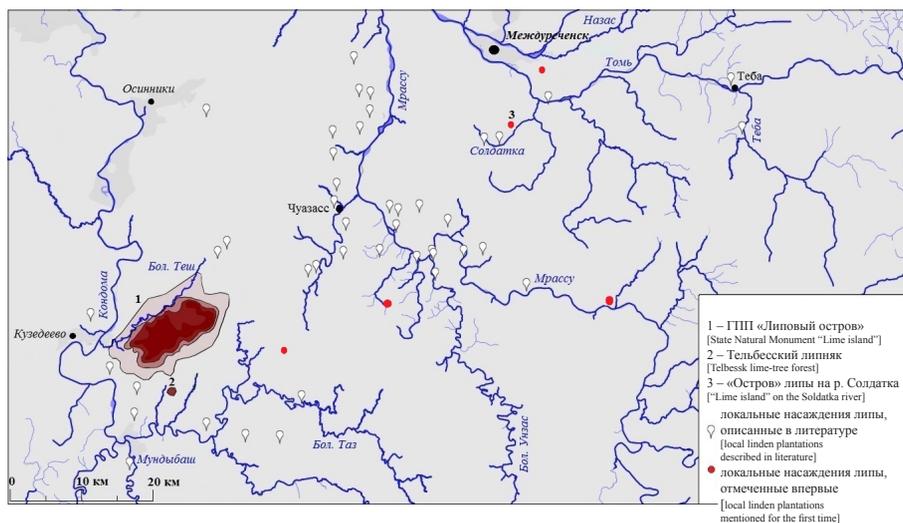
### Материалы и методики исследования

Для определения локализаций липы сибирской использованы географические описания липняков в обобщающих сводках [4, 6], рукописных источниках [20, 21] и на гербарных листах Б.Н. Клопотова (гербарий БИН РАН, г. Санкт-Петербург). Для выявления новых вероятных мест произрастаний липы в Междуреченском и Новокузнецком районах Кемеровской области проведен выборочный опрос среди населения и специалистов лесного хозяйства. Некоторые локализации липы сибирской в верховьях Томи уточнены поисковыми маршрутами первого автора в бассейне левых притоков р. Солдатка в 2013–2015 гг.

Карта изучаемого участка ареала липы сибирской составлена с использованием SasPlanet [22] (рис. 1). Это геоинформационный сервис для просмотра картографических и спутниковых данных в растровом и векторном формате, позволяющий пользователю создавать наборы меток, полигонов и формировать файл с расширением kml. Просмотр kml-файла осуществляется в Google Earth, редактирование – в любом текстовом редакторе. При графическом изображении для мелких местонахождений (площадью 1–2 га и менее) использованы немасштабные маркеры, которые не зависят от масштаба карты. Для относительно крупных насаждений (100 га и более) использованы линии-полигоны, отображающие границы липняков на местности (для ГПП «Липовый остров» использовали несколько полигонов-контуров, отображающих долю участия липы в древостое). Привязка полигонов к местности осуществлялась путем сопоставления данных [13] и современных топокарт. Координаты локальных насаждений определяли с помощью Web-картографии и навигации [22] на привязанном к географическим координатам растровом слое «Генштаб/Топокарта (Маршруты.ру)», используя текстовые описания в первоисточниках и карты ареала липы сибирской из [6, 11, 23].

Динамику распространения липы сибирской в голоцене изучали с помощью спорово-пыльцевого анализа образцов почв из почвенных профилей, заложенных на территории ГПП «Липовый остров» [24] либо на его окраине (данная публикация). Для спорово-пыльцевого анализа, согласно опубликованной методике [24, 25], мы отобрали образцы почвы 1–2 см из почвенного разреза глубиной 9 см. Отбирались слои почвы, начиная с подстилки. Разрез сделан на границе ГПП «Липовый остров» у подножия склона, на вершине которого (примерно в 10 м от разреза) росли группы высоких лип. Растительный покров в месте отбора представлен смешанным пихтово-осиновым высокотравным лесом с отдельными берёзами и соснами.

В лаборатории отобранные образцы обрабатывали 10% HCl для удаления карбонатов. По завершении реакции образцы промывались водой с помощью центрифугирования. Затем образцы обрабатывались 10% KOH (8 минут при нагревании на водяной бане) для разрушения гумусовых комочков и освобождения пыльцы, суспензия пропусклась через сито с диаметром ячеек 0,3 мм.



**Рис. 1.** Распространение *Tilia sibirica* Bayer на Кондомо-Мрасском междуречье и верховьях р. Том  
**[Fig. 1.** Distribution of *Tilia sibirica* Bayer in the Kondoma-Mrassu interfluvium area and in the upper reaches of the Tom river]

Прошедшая через сито суспензия промывалась дистиллированной водой, осадок собирался центрифугированием в пробирки. Далее осадок подвергался обработке концентрированной HF для удаления тонкого силикатного загрязнения. Для этого образцы заливались концентрированной плавиковой кислотой и нагревались на водяной бане в течение 1 часа. После этого образцы освобождались от кислоты многократным центрифугированием с новой порцией дистиллированной воды. Отмытые образцы подвергались ацетолизу. При этом образцы заливались ацетолитической смесью (9 частей уксусного ангидрида и 2 части концентрированной серной кислоты), нагревались 3 минуты на кипящей водяной бане при постоянном перемешивании. После этого образцы освобождались от ацетолитической смеси с помощью центрифугирования и промывались дистиллированной водой до исчезновения запаха уксуса. Из приготовленных таким образом образцов изготавливались временные препараты для просмотра под микроскопом. Для этого капля суспензии помещалась на предметное стекло, окрашивалась фуксином, разбавлялась глицерином, тщательно перемешивалась и накрывалась покровным стеклом. Определение пыльцы и спор проводилось на световом

микроскопе при увеличении в 400 раз. Подсчитанное число пыльцевых зерен и спор конкретных видов растений пересчитано в процентах от общего числа пыльцевых зерен и спор, определённых в каждом образце. Результаты представлены на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 2).

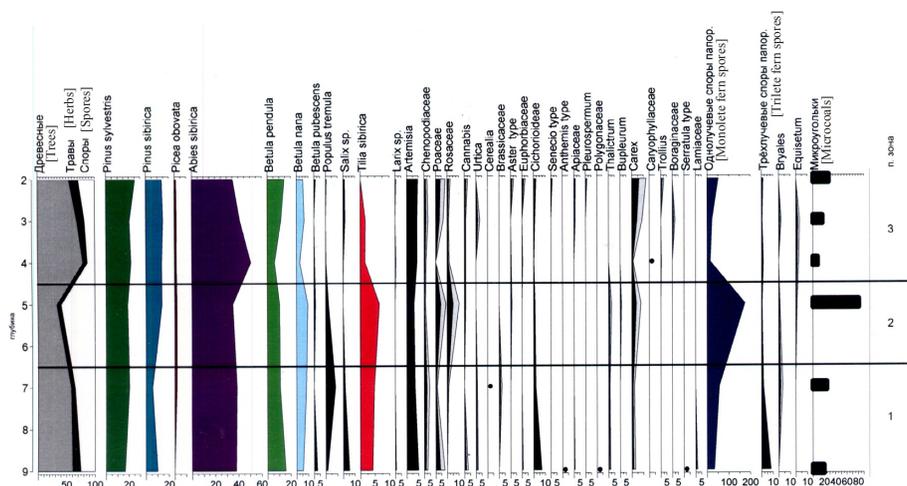


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма почвенного разреза у границы липового леса (ГПП «Липовый остров»)

[Fig. 2. Spore-pollen diagram of the soil profile at the border of the lime-tree forest (State Natural Monument “Lime island”)]

Параллельно спорово-пыльцевому анализу проведён микроугольковый анализ по европейской методике [26]. Подсчитывались микроугольки размером  $> 10 \mu\text{m}$ . На диаграмме (см. рис. 2) обилие микроугольков представлено в процентах от общей суммы пыльцы и спор справа от палинологических графиков. Использовались также новейшие данные по изучению угольков из почв (педоантропологический метод) этой территории [3].

### Результаты исследования и обсуждение

**Сведения о современном распространении липы сибирской в Кемеровской области.** Распространение липы сибирской на территории Кемеровской области сосредоточено в основном на Кондомо-Мрасском междуречье (центральная часть ареала). Локализация насаждений липы представлена на рис. 1 (kml-файл с данными доступен по ссылке: <https://yadi.sk/d/PPJk-49PqaiXqj>). Как видно из рис. 1, распространение липы сибирской является дизъюнктивным и представлено в основном локальными насаждениями (площади их обычно не превышают 12 га). Следует отметить, что сведения о распространении липы, указанные в литературе, не являются исчерпывающими. С одной стороны, некоторые насаждения могли исчезнуть из-за хо-

зайственной деятельности человека, с другой – из-за недостаточной изученности геоботаниками отдельных территорий и малого размера насаждений липы, есть вероятность, что отдельные локализации остаются необнаруженными. Подробные сведения о местонахождениях липы сибирской на территории Кемеровской области изложены ниже.

**Бассейн р. Кондома.** Большая часть насаждений липы сибирской сосредоточена в бассейне правых притоков р. Кондомы в районе пос. Кузедеево. Наиболее крупный массив липы расположен в бассейне р. Большой Теш. Здесь липа является деревом первой величины и на значительной площади доминирует в составе древостоя. По описанию П.Н. Крылова отдельные деревья липы сибирской достигали 90–100 см в диаметре и 25–30 м высоты, возраста – 300 лет [4]. Местами липа образует чистые насаждения (липняки) – ГПП «Липовый остров» [4, 6, 11]. «Липовый остров» хорошо изучен геоботаниками [5, 7–9], флористами [11], экологами [12–14], палеоэкологами [3] и другими специалистами. Границы массива липового леса и изолинии степени участия липы в древостое (1, 50, 70, 90%) указаны в работе Ю.П. Хлонова [13] и отмечены на рис. 1. Общая площадь липового острова составляет 11 030 га, липа доминирует в насаждениях на площади 4 340 га [11]. Другой относительно крупный массив липняков («2» на рис. 1) площадью около 100 га отмечен в 5 км к северу от пос. Тельбес (53,2702° с.ш., 87,3820° в.д.) [10. С. 170].

Прочие насаждения липы в бассейне р. Кондомы имеют площади порядка нескольких гектаров: в бассейне р. Красный Калтан (53,6059° с.ш., 87,4545° в.д.) [4], два липняка в верховьях р. Бол. Теш близ координат 53,4537° с.ш. и 87,5137° в.д. [11], на р. Мундыбаш – в 3 км от устья (53,1725° с.ш., 87,2955° в.д.), а также в бассейне его правого притока р. Каз (~53,0973° с.ш., 87,5696° в.д.) [4] и близ станции Тенеш (53,0826° с.ш., 87,5061° в.д.) [11. С. 99]. По непроверенным данным В.Г. Лушникова из пос. Чуазасс, липа встречается в бассейне р. Монастырка (приток р. Кундель, бассейн р. Тельбес). Э.Д. Крапивкина отмечает липу близ устья р. Бол. Таз и в междуречье р. Бол. Таз и Тельбес [11. С. 99], а также на вершине Подкатунской гривы. Западнее р. Кондомы известно о местонахождении липы на горе Карачеяк (53,3555° с.ш., 87,2143° в.д.) [4], возможно, где-то здесь собрал гербарий липы и Б.Н. Клопотов. На его гербарном листе в графе «Местоположение» отмечено: «...небольшой липняк на левом берегу р. Кондомы в 3 верстах от дер. Кузедеево».

Островки липы в кустарниковом ярусе отмечены в верховьях р. Мундыбаш [23]. Возможно, один из таких островков площадью около 500 м<sup>2</sup>, расположенный в 2,5 км от ст. Калары по направлению к Таштаголу (52,9364° с.ш., 87,5997° в.д.), упоминается в [6]. Также несколько кустов липы отмечено на р. Бол. Таз (53,2551° с.ш., 87,6518° в.д.) [27], а в районе несуществующего ныне поселка Петушок (52,8907° с.ш., 87,2508° в.д.) встречается «липовый стланец» [28. С. 90].

**Бассейн р. Томи выше устья р. Мрассу.** Липняки в верхнем течении р. Томи впервые обнаружил Б.Н. Клопотов в 1909 г. при обследовании Горной Шории в составе экспедиции Переселенческого управления. В гербарии БИН РАН (г. Санкт-Петербург) имеются гербарные листы *Tilia cordata* var. *sibirica* с верхнего течения р. Томи (пос. Чульжан, устье р. Малый Борсук в пос. Теба). Липовый остров близ Чульжана упоминают Л.В. Колокольников и Ю.П. Хлонов [6, 27], но упоминаний о Б.Н. Клопотове как о первом исследователе нет. Сборы папоротникообразных Б.Н. Клопотова, сделанные им во время экспедиции по Горной Шории, опубликованы в [29], где среди мест сбора *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* L. (Roth.) указан липняк на левом берегу р. Томи напротив улуса Чульжан, что примерно соответствует координатам 53,6212° с.ш., 88,1646° в.д. Здесь Б.Н. Клопотов собрал ветвь с плодом липы (гербарий БИН РАН).

В 5–7 км к юго-западу от «чульжанского» липняка В.А. Хахлов обнаружил островок молодняка липы на р. Солдатка близ устья ручья Узлинеш [30]. Затем сбор липы на р. Солдатка сделала ботаник Горно-Шорской экспедиции ТГУ П. Чернова в 1940 г. [27]. Два насаждения липы сибирской (в верхнем течении р. Солдатка и на водоразделе Томь–Мрассу) указал С.Ф. Бабушкин [28]. В 1950-х гг. краевед В.Г. Куспеков обнаружил липу (в основном молодую поросль) на водоразделе рек Томь и Назас «за вторым перевалом от Карайского лога» [21]. Вышеуказанное место произрастания липы находится в 4–5 км к востоку от Междуреченска близ координат 53,6644° с.ш. и 88,1553° в.д., или в 5–6 км к северо-северо-западу от «чульжанского» липняка.

Для уточнения местоположения липовых насаждений на р. Солдатка первый автор настоящей статьи провел несколько поисковых маршрутов в 2013–2015 гг., в результате которых обнаружено новое насаждение *Tilia sibirica* («3» на рис. 1) [31]. Липняк расположен в 200–300 м к юго-востоку от устья р. Богузак (53,5921° с.ш., 88,0919° в.д.) и занимает склон с-с-в экспозиции в нижней наиболее пологой части. «Островок» имеет ширину 80–90 м поперек склона (направление север–юг) и 100–120 м вдоль склона (направление запад–восток). Крутизна склона в месте произрастания лип – 10–15°.

Липа образует второй ярус и густой подлесок высотой 2–3 м среди вторичного березово-осиново-пихтового леса. Кроме липы, во втором ярусе присутствуют черемуха, рябина, ива, подрост пихты и кедра. Наиболее крупные липы достигают высоты 10–11 м, диаметр ствола на высоте груди – 20–25 см. В центре «островка» липа образует почти чистое насаждение на площади 300–500 м<sup>2</sup> с высотой деревьев 9–10 м. Насаждение насчитывает 30–35 относительно крупных деревьев липы высотой 8–11 м (некоторые из них плодоносят). Липы, возможно, возобновились пневой и ксилоризомной порослью после вырубок, которые в данном районе проходили в 1940–1950-е гг.

Восточнее бассейна р. Солдатки незначительные естественные насаждения липы найдены в районе пос. Теба Б.Н. Клопотовым в 1909 г. [29. С. 55]. В 1937 г. липняк посещал Л.И. Вигоров, который привёл его краткое гео-

ботаническое описание. Липняк находился на гриве на правом берегу ручья Малый Борсук (правый приток р. Томи) близ его устья (88,529° с.ш., 53,638° в.д.). Здесь Л.И. Вигоровым отмечено 25–30 небольших деревьев от 3 до 5 м высотой вегетативного происхождения. Несмотря на небольшой размер насаждения липы и ее подчиненное положение в древостое, отмечена более высокая (по сравнению с окружающими участками черневой тайги) концентрация травянистых неморальных реликтов – *Galium odoratum* (L.) Scop. (*Asperula odorata* L.), *Actaea spicata* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., а *Festuca altissima* All. (*F. silvatica* Vill.) и *Brahipodium silvaticum* (Huds.) P. Beauv. найдены только здесь [32]. На месте описанного липняка в настоящее время расположен пос. Теба, поэтому данное местоположение утеряно. В 1970-х гг. С.В. Гудошников по информации жителей пос. Теба обнаружил липовый островок на гриве в районе впадения в р. Теба речки Березовая (53,5845° с.ш., 88,5668° в.д.) [33]. Со слов Л.А. Малаховой, липы там представлены отдельными деревьями во втором ярусе и в виде поросли среди пихтового леса, травянистые неморальные реликты отсутствовали.

Таким образом, наибольшее число местоположений липы в верхнем течении р. Томи сосредоточено в западной части Томь-Мрасского междуречья в 5–10 км к востоку и юго-востоку от г. Междуреченска. Ввиду сравнительно слабой изученности Томь-Мрасского водораздела в геоботаническом отношении, возможно, в его западной части существуют и другие локальные местонахождения липы сибирской, которые в оптимум голоцена могли образовывать массивы между липняками в бассейнах рек Теба, Солдатка и ГПП «Липовый остров». Подтверждение данной гипотезы можно найти в [34], где автор упоминает об использовании дощечек липы в пос. Верхний Кумзас, о новых бараках в урочище Средний Майзас, которые «пахли липой и сосной» (1950–1953 гг.). И хотя описываемые территории в середине XX в. подверглись массовым вырубкам, липа могла восстановиться от пневой или ксилоризомной поросли за прошедшие 50–60 лет. Локальные насаждения липы (площадью до 1 га) известны и в северо-западном направлении от липняков на р. Солдатка – в среднем течении р. Тутуяс, а также в бассейне левого притока р. Баранзас [35].

При опросе специалистов г. Междуреченска (геологов, лесничих) получены сведения о локализации липы в верховьях р. Уса (левый берег напротив устья р. Собака), а также в 5 км на юг (юго-запад) от поселка Бискамба.

**Бассейн р. Мрассу.** Впервые о произрастании липы в нижнем течении р. Мрассу упоминает П.Н. Крылов [4], ссылаясь на показания местных жителей. Первый ученый, обнаруживший здесь липу, – Б.Н. Клопотов. В [31. С. 55] указан небольшой липняк в верховьях левого притока р. Мрассу р. М. Кентас (здесь Б.Н. Клопотов собрал щитовник мужской и кочедыжник женский), примерные координаты насаждения (53,3750° с.ш., 87,8267° в.д.). Указанное место произрастания липы подтверждает и гербарный лист Б.Н. Клопотова в гербарии БИН РАН, в работах [6, 23, 27] оно не приведено.

В 1913 г. топографическая экспедиция Переселенческого управления обнаружила молодой липняк близ улуса Сосновая гора, о чем свидетельствует фотография в [36].

Наибольший вклад в изучение липняков в низовьях р. Мрассу внесла почвенно-ботаническая экспедиция Переселенческого управления в августе–сентябре 1927 г. [23]. Экспедицией выявлено 10 островных насаждений липы в низовьях р. Мрассу общей площадью около 50 га [37]. Однако координаты большинства насаждений указаны в виде графических маркеров на карте с очень неточной гидросетью, что с учетом небольшой площади самих насаждений затрудняет определение их локализаций. Также в [23] приведено геоботаническое описание одного насаждения липы в бассейне левого притока р. Мрассу р. Ульчук, которое, судя по описаниям авторов, находится в точке с координатами (53,4342° с.ш., 87,8149° в.д.). Липняк расположен на склоне с-с-в экспозиции крутизной 10–15° на относительной высоте около 65 м над уровнем ручья (около 330 м над уровнем моря). Возраст насаждения – 40–50 лет. Наиболее крупные липы в насаждении достигали 11 м высоты и 14–16 см в диаметре на высоте груди (1927 г.). Площадь липняка около 2 га, из них чистое насаждение липы – 0,5 га. В липняке обнаружено 9 видов травянистых неморальных реликтов: *Actaea spicata*, *Asperula odorata*, *Brachipodium silvaticum*, *Geranium Robertianum* L., *Osmorhiza aristata* (Thumb.) Rydb., *Sanicula europaea* L., *Festuca gigantea*, *Festuca silvatica*, *Stachys silvatica* L. [23]. Необходимо отметить, что в [23] упоминается о молодых деревцах липы диаметром 1–6 см на склонах долин рек Малый Тоз и Большой Тазак (бассейн р. Тоз), а на основании показаний местных жителей – в верховьях р. Бол. Кентас близ Кондомо-Мрасского водораздела, но на карте, приложенной к [23], они не отмечены.

Изучение местонахождений липы в низовьях р. Мрассу продолжила в 1940 г. Горно-Шорская экспедиция, организованная Томским государственным университетом. К сожалению, большая часть материалов экспедиции осталась неопубликованной, за исключением [27]. Благодаря Наталье Вилибальдовне Курбатской, сотруднику фондов библиотеки гербария им. П.Н. Крылова ТГУ, авторы ознакомились с путевым дневником Л.В. Колокольникова [20], из которого удалось выяснить дополнительные подробности, касающиеся местоположений липовых островков. Так как С.Ф. Бабушкин (проводник) в силу производственной необходимости не смог сопровождать Л.В. Колокольникова, большинство указанных в [27] мест произрастания липы экспедиция не обнаружила: несколько кустов липы на правом берегу правого притока р. Мрассу р. Казас близ устья (53,3929° с.ш., 88,1197° в.д.); насаждение липы (по словам С.Ф. Бабушкина, здесь встречается как липовая поросль, так и деревья с окружностью ствола в обхват человека) по склонам правого берега речки Чеболсу в 3 км выше устья, выше 3-го ключа (53,4369° с.ш., 88,0290° в.д.); на склоне у правого берега р. Бол. Унзаса в 500 м от устья (53,4336° с.ш., 87,9225° в.д.). Служащие леспромхоза Шодрово указали липу на пра-

вом берегу р. Мрассу (53,4336° с.ш., 87,9893° в.д.), а также в верхней части травянистого склона южной экспозиции в 1 км ниже устья р. Шодрова (53,4710° с.ш., 87,9557° в.д.). Л.В. Колокольников обнаружил лишь группу порослевых кустов липы до 3 м высоты в 1 км от устья р. Большой Унзас (53,4298° с.ш., 87,9260° в.д.) [20].

При опросе местных жителей-старожилов выяснилось, что отдельные деревья липы встречаются близ пос. Березовый в верховьях р. Мзас и в 2–3 км к югу от пос. Чуазасс (А. Лушников, пос. Чуазасс). В последнем случае липовое насаждение имеет площадь 1–2 га, а отдельные деревья достигают 40–45 см в диаметре и 18–20 м высоты. Вероятно, вышеуказанное местоположение липы посещала экспедиция Переселенческого управления, и оно отмечено на карте в [23]. По информации А. Пахомова насаждение липы искусственного происхождения имеется у бывшего пос. Усть-Ташелга, что вполне вероятно, так как в 30-х гг. XX в. у устья р. Ташелга располагалась пасека, владельцы которой интересовались разведением липы [23. С. 88].

**Бассейны рек Средняя Терсь и Тайдон.** Согласно [38] массив липы находится в среднем течении р. Средняя Терсь, ориентировочно близ устья р. Изас (54,4711° с.ш., 88,0167° в.д.). Этот липняк неширокой полосой протянулся с севера на юг на несколько десятков километров. Район липняков на р. Средняя Терсь посещал известный исследователь природы Кузбасса И.В. Зыков, но поиски не принесли результата [39]. Учитывая, что Зыков был очень ограничен по времени и выбрал не самое удобное время года для наземных поисков (лето), вероятность обнаружения липы была незначительной.

Наиболее северным местом произрастания липы сибирской в Кемеровской области является нижнее течение р. Тайдон (ориентировочно 54,9231° с.ш., 87,2850° в.д.), где П.Н. Крылов отмечал «немного липы» [38]. Следует отметить, что со времени работ П.Н. Крылова в бассейнах рек Средняя Терсь и Тайдон прошли масштабные рубки леса, но вследствие способности липы к возобновлению пней и ксилоризомной порослью липняки должны сохраниться.

**Бассейн р. Чумыш.** Впервые о произрастании липы в бассейне р. Чумыш на территории Кемеровской области у Томского железодобывающего завода (с. Томское) указал еще Д.А. Машуков [40]. В середине XX в. начальник лесоустроительной партии Н.А. Бердников находил насаждение липы площадью до 1 га в бассейне р. Сары-Чумыш [35], также известно о насаждении липы в бассейне р. Кара-Чумыш [6. С. 46]. В конце XX в. единичное дерево липы диаметром 80 см найдено на территории Апанасовского лесничества [37]. По предварительным оценкам, общая площадь лесов с участием липы в бассейне р. Чумыш (с учетом насаждений в Алтайском крае) составляет 3 тыс. га [6. С. 46]. Из приведенной информации о локализациях липы на территории Салаирского края видно, что они отличаются наименьшей точностью по сравнению со сведениями по другим речным бассейнам.

Таким образом, впервые обобщен разрозненный материал по распространению липы в Кемеровской области с привлечением имеющейся лите-

ратуры, фондовых, гербарных материалов и опросных сведений местного населения. По уточненным данным, естественные насаждения липы сибирской в бассейне р. Кондома представлены 17 локальными насаждениями (площадью 1–2 га и менее) и двумя крупными массивами, где *Tilia sibirica* является эдификатором (Тельбесский липняк, ГПП «Липовый остров»). Локальные насаждения, где липа входит в состав первого яруса леса, имеются и в нижнем течении р. Мрассу (25–28 насаждений). Новые места вероятного произрастания липы у Кондомо-Мрасского водораздела (верховья р. Малый Кентас, бассейн р. Монастырка) сокращают пространственный разрыв между насаждениями ГПП «Липовый остров» и насаждениями липы в низовьях р. Мрассу.

Проведенные авторами поисковые маршруты, данные опросов и сведения из литературных источников позволяют утверждать, что липа в верховьях Томи распространена шире, чем считалось ранее. Общая площадь насаждений с участием липы в верховьях Томи может составлять 5–10 га, где *Tilia sibirica* представлена в виде дерева второй величины высотой до 11–12 м, пневой и ксилоризомной порослью. Большая часть насаждений липы в указанном выше районе расположена в окрестностях пос. Чульжан (5 насаждений).

Меньше всего сведений собрано о липняках в бассейне р. Чумыш (5–6 локализаций), Средней Терси и Тайдона (2 насаждения). Крайне затруднительно определить не только площадь липняков и преобладающую жизненную форму *Tilia sibirica*, но и географические координаты насаждений. Необходимо отметить, что имеющиеся в литературе сведения о площади липняков в бассейне р. Средняя Терсь крайне противоречивы. С одной стороны, в [6, 11] утверждается, что насаждения относительно невелики по площади (порядка нескольких гектаров). С другой стороны, в первоисточнике [38] указывается о значительных массивах, площадью порядка нескольких тысяч гектаров.

Используя полученный массив данных (координаты, текстовые описания, ссылки), создана карта, позволяющая удаленному пользователю получить информацию о локализациях естественных насаждений липы сибирской на территории Кемеровской области, а также текстовую информацию о характеристиках отдельных насаждений. По мере поступления новой информацию ресурс можно пополнять.

В заключение отметим, что вышеуказанные данные по распространению липы сибирской нуждаются в уточнении, для чего необходимо провести экспедиционные работы группой ученых-экспертов. Состав экспертной группы должен включать лесоводов, генетиков, геоботаников, почвоведов, палеоэкологов, климатологов, специалистов по геоинформатике.

**Динамика ареала липы сибирской.** С момента обнаружения липы сибирской ботаниками выдвинута и развивалась гипотеза о реликтовости этого вида на территории Сибири [4, 41, 42]. Главным аргументом этой гипотезы является обилие травянистых неморальных реликтов, произрастающих

под пологом леса с липой сибирской. Вторым аргументом является огромный пространственный разрыв между основным ареалом липы в европейской части России и липовыми «островами», найденными в горах Южной Сибири. Между тем пыльца липы постоянно присутствовала в пыльцевых комплексах из отложений третичного периода и плиоцена [41], свидетельствуя о некогда широком ареале этого вида, охватывавшем всю Южную Сибирь. Считается, что липа сибирская пережила многократные ледниковые периоды и межледниковья четвертичного периода вместе с травянистыми реликтами в предгорных убежищах. Имеются работы, указывающие на находки пыльцы липы в отложениях некоторых межледниковий на территории Алтая [43]. Это рассматривается некоторыми исследователями как неопровержимое доказательство неморальной реликтовости сибирской липы. Однако существует также мнение, что эти находки пыльцы липы являются результатом её переотложения из более древних плиоценовых осадков. Так, мы находили единичные пыльцевые зёрна липы, тсуги и птерокарии в позднеледниковых отложениях озера Джангысколь [44, 45] в Центральном Алтае, где липа (а тем более тсуга и птерокария) в это время никак не могла произрастать по имеющимся палеогеографическим данным [46].

При внимательном изучении фактов оказывается, что многие упоминаемые находки пыльцы липы четвертичного и голоценового времени сделаны в минеральных отложениях, где процент переотложенной пыльцы всегда очень высок [43, 47]. Тем не менее такие факты, то и дело встречающиеся при палеогеографических исследованиях, считаются палеопалинологическим доказательством обширного ареала липы не только в дочетвертичное время, но и в среднем голоцене [1, 41, 42]. Изучение динамики участка ареала липы сибирской в окрестностях с. Кузедеево осложняется малой пыльцевой продуктивностью этого энтомофильного дерева, плохой летучестью её пыльцы, исключительно редко выпадающей за пределами липовых насаждений, а также, что особенно важно, произрастанием липы сибирской в низкогорьях в условиях расчленённого рельефа и хорошего дренажа. В таких районах практически невозможно найти торфяные отложения в непосредственной близости от липового леса, чтобы получить наиболее достоверные палеопалинологические данные о динамике насаждений липы. Поэтому до настоящего времени палеопалинологическим методом исследованы только почвенные разрезы, сделанные непосредственно под пологом липовых насаждений в ГПП «Липовый остров». Впервые такие исследования проведены Л.Н. Савиной [24]. Ею исследовано три почвенных разреза в липняках: снытевом, папоротниково-осочковом, страусниковом. Основной вывод, который делает автор: ареал липы сибирской неуклонно сокращается. Липа оттесняется к верхним частям склонов северных экспозиций в результате распространения листовенных пород (березы и осины), которые в настоящее время интенсивно наступают под влиянием хозяйственной деятельности человека. Отступают, по мнению автора, также и пихтовые леса.

Л.Н. Савина исследовала также почвенный разрез пойменной террасы р. Большой Теш близ пос. Кузедеево, в котором на глубинах 100, 130, 160, 180 и 190 см встречены прослойки гумусового вещества, а по всей толще почвы разбросаны угольки, свидетельствующие о неоднократных пожарах на данной территории. Палинологический анализ гумусовых прослоек указал на доминирование в этих слоях пыльцы кедра и берёзы, постоянное присутствие пыльцы пихты, особенно обильное в трёх нижних слоях. В верхних 10 см почвы пыльца пихты сменилась на пыльцу кедра. Очень много найдено спор папоротников. Однако пыльца липы встречена только в верхнем образце с глубины 3 см. В более глубоких слоях почвы пыльцы липы не обнаружено. Автор считает, что причина отсутствия пыльцы липы в слоях глубже 3 см труднообъяснима. Это действительно трудно объяснить, зная, что р. Большой Теш дренирует как раз тот водораздел, на котором произрастает основной массив Кузедеевского липового острова. Педоантропологический (угольковый) анализ и радиоуглеродное датирование угольков из четырёх почвенных разрезов глубиной 50 см, отобранных непосредственно на территории липового острова, показали, что максимальный возраст слоёв почвы с глубины 45 см, в которых встречены угольки древесины липы, равен 1180–1051 календарному году [3]. В более глубоких слоях (ниже 45 см) угольков древесины липы не найдено, хотя встречено обилие угольков древесины пихты и осины. Таким образом, авторы [3] приходят к выводу, что *Tilia sibirica* может рассматриваться как реликт Южной Сибири, но вопрос времени его появления остаётся открытым.

Мы предприняли еще одну попытку выяснить палинологическим методом динамику участка ареала липы сибирской в окрестностях с. Кузедеева. Согласно полученной нами спорово-пыльцевой диаграмме (см. рис. 2), пыльца липы (*Tilia sibirica*) содержится в небольшом количестве по всей глубине почвенного разреза (9 см). Диаграмма может быть разбита на 3 спорово-пыльцевые зоны. Первая пыльцевая зона в основании разреза содержит много пыльцы пихты (*Abies sibirica* Ledeb.), относительно повышенное обилие пыльцы берёзы (*Betula pendula* Roth) и липы и небольшое количество пыльцы кедра (*Pinus sibirica* Du Tour). Вторая пыльцевая зона содержит максимальное обилие пыльцы липы, сопровождаемое высоким обилием спор однолучевых папоротников. Третья пыльцевая зона выделяется резким сокращением обилия пыльцы липы на фоне увеличения содержания пыльцы пихты и сосны (*Pinus sylvestris* L.). В дальнейшем обилие пыльцы пихты снижается, а берёзы – увеличивается. Таким образом, полученная спорово-пыльцевая диаграмма отражает большее распространение липы в месте исследования в прежние времена по сравнению с современностью. Липа произрастала вначале (пыльцевая зона 1) в осиново-пихтовых насаждениях с обильным высокотравьем, среди которого встречалось много скерды сибирской (*Crepis sibirica* L.), папоротника-орляка (трёхлучевые споры) и крапивы. Затем климат стал, очевидно, влажнее (пыльцевая зона 2). Это способствова-

ло распространению кедра, а в напочвенном покрове – массовому разрастанию мезофильных папоротников (однолучевые споры папоротников).

Более влажные условия этого периода благоприятствовали максимальному распространению липы сибирской. Заключительный этап (пыльцевая зона 3), вероятно, отражает не очередную климатическую флюктуацию, а влияние антропогенного фактора, о чем свидетельствует распространение сорных видов (повышается обилие пыльцы полыни, крапивы, конопли). Насаждения липы сибирской в окрестностях с. Кузедеево в этот период имеют тенденцию неуклонного сокращения. Таким образом, полученная нами пыльцевая диаграмма полностью подтверждает выводы Л.Н. Савиной. Однако данные дополнительного микрогольцового анализа раскрыли ранее не отмеченные возможные причины этого сокращения. Оказалось, что в слое почвы с максимальным обилием пыльцы липы содержится очень большое количество микрогольцов (см. рис. 2). Учитывая, что сантиметровый слой почвы может накопиться за несколько десятков лет, можно предположить, что образец с максимальным обилием пыльцы липы, микрогольцов и спор папоротников отражает послепожарную сукцессию растительности. Пожары уничтожили лесной полог, затем произошел быстрый захват территории ксилоризомной порослью липы, разрастание липовых насаждений и их цветение. Семенные проростки пихты на первых этапах зарастания пожарищ не могли конкурировать с липой. Лишь под пологом сформировавшегося липового леса стал развиваться подрост пихты, и пихта со временем стала вытеснять липу. Причиной пожара (или пожаров), приведшего к послепожарной сукцессии, в которой сыграла свою роль липа, могло быть как экстремально сухое лето (или несколько лет), так и антропогенный фактор. Ю.П. Хлонов указывал, что при низовых пожарах происходит повреждение подроста липы. У такого подроста образуется масса новых побегов. Много новых вегетативных побегов липы образуется также на вырубках, и они мешают возобновлению других пород [6. С. 72]. К выводу о лидирующей роли липы в послепожарных сукцессиях в ГПП «Липовый остров» пришли и чешские исследователи, проводившие педоантропологический анализ почвенных профилей в центре липового острова [3].

Кроме отмеченных палеопалинологических свидетельств, на отрицательное воздействие антропогенного фактора на липу сибирскую указывают и исторические факты. Например, в 1859 г. в районе Кузедеевского липового острова русские промышленники вырубали в год около 3 500 взрослых деревьев липы для заготовки лыка [48], а местное население вырубало крупные деревья липы для постройки лодок и дуплянок для пчел [23. С. 88]. И хотя после вырубки взрослых деревьев липа могла восстанавливаться за счет пневой и ксилоризомной поросли, все же ее участие в древостое значительно сократилось. Новые рубки и участвовавшие пожары привели к сокращению участия пихты и увеличению участия сосны и берёзы в древостое.

К сожалению, почвенные пыльцевые диаграммы не датируются радиоуглеродным методом, но по аналогии с палеолимонологическими данными

оз. Манжерокское с западных предгорий Алтая [49] можно предположить, что первая пыльцевая зона отражает период средневекового потепления, а вторая – резкое увлажнение климата начала Малого ледникового периода. Более ранние этапы в истории ареала липы в данном регионе восстановить палеоэкологическими методами пока не представляется возможным. Имеющиеся свидетельства сплошного характера ареала липы в атлантическом периоде по югу Западной Сибири от Урала до Кузнецкого Алатау [17] нуждаются в тщательной проверке, так как большая часть этой информации опубликована либо как простое словесное упоминание (повторяемое от автора к автору), без приведения полных пыльцевых спектров, либо пыльца липы найдена в минеральных осадках [43, 47], где очень велика вероятность переотложения её из более древних отложений.

В результате проведенной работы дополнена и уточнена информация о современном распространении липы сибирской в Кемеровской области, найдены новые местонахождения липы на этой территории. Исследования динамики насаждений липы ГПП «Липовый остров» с использованием спорово-пыльцевого и уголькового анализов показали, что участие липы в древостое прослеживается на протяжении ближайших 1 500 лет. Наибольшую роль в древостое липа сибирская играла в период так называемого средневекового потепления (1 800–1 200 лет назад), затем ее роль снижается под воздействием климатического и антропогенного фактора.

Авторы считают своим долгом выразить благодарность С.Б. Волковой и к.б.н. В.В. Бялту (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) за предоставление электронных копий гербарных листов Б.Н. Клопотова.

### Выводы

Установлено, что фрагмент ареала липы сибирской в Кемеровской области представлен двумя-тремя относительно большими массивами и 60–63 отдельными местонахождениями площадью менее 2–3 га. В зависимости от преобладающей жизненной формы *Tilia sibirica* (дерево первой величины, дерево второй величины, кустарник) в районе распространения липы в Кузбассе можно выделить две экологические области:

– пессимальную, где липа существует в основном в кустарниковой форме, особи представлены в виргинильной и имматурной стадии. Число травянистых неморальных реликтов ограничено 3–5 видами;

– оптимальную, где липа существует в форме дерева первой или второй величины и достаточно регулярно плодоносит. Число травянистых неморальных реликтов, как правило, превышает 5 видов (в каждом конкретном месте число реликтов зависит от степени антропогенного воздействия).

Достоверные палеопалинологические свидетельства присутствия пыльцы липы сибирской на Кузнецком Алатау охватывают примерно последние

1 500 лет. Для выяснения более ранней истории липы необходимы поиски хорошо датированных палеоархивов с более длительной историей осадконакопления.

### Литература

1. Волкова В.С., Белова В.А. О роли широколиственных пород в растительности голоцена Сибири // Палеопалинология Сибири. М. : Наука, 1980. С. 112–117.
2. Бляхарчук Т.А. Последледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений) : дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2010. 519 с.
3. Novák J., Trotsiuk V., Sýkora O., Svoboda M., Chytrý M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? // The Holocene. 2014. 24 (8): 908–918. doi: 10.1177/0959683614534744
4. Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск, 1891. 41 с.
5. Ревердатто Л.Ф. К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау // Известия Томского университета. 1925. Т. 75. С. 1–6.
6. Хлонов Ю.П. Липа и липняки Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1965. 154 с.
7. Грубов В.И. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау // Советская ботаника. 1940. № 1. С. 84–85.
8. Куминова А.В. Весенняя фаза развития липового острова Кузнецкого Алатау // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. 1949. Т. 3, вып. 1. С. 11–18.
9. Лащинский Н.Н., Ронгинская А.В., Лубягина Н.П. Эколого-генетический анализ липовых лесов Горной Шории // Черневая тайга и проблема реликтов. Томск : Изд-во Том. гос. пед. ин-та, 1979. С. 11–28.
10. Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1986. 190 с.
11. Крапивкина Э.Д. Неморальные реликты во флоре черневой тайги Горной Шории. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2009. 229 с.
12. Куприянов О.А., Куприянов А.Н. Динамика зимних температур в насаждении липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) // Вестник КемГУ. Биология. 2013. № 2-1 (54). С. 14–20.
13. Хлонов Ю.П. Факторы устойчивости липы сибирской в Горной Шории // Сибирский экологический журнал. 1996. № 6. С. 535–539.
14. Крапивкина Э.Д. Липовый лес кустарниковый папоротниково-широкотравный // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск : Наука, 1996. С. 104–107.
15. Terhürne-Berson R., Litt T., Cheddadi R. The spread of *Abies* through Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data // Veget. Hist. Archaeobot. 2004. № 13. P. 257–268. doi: 10.1007/s00334-004-0049-4.
16. Cheddadi R., Vendtamin G.G., Litt T., Froncois L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J.M., Beaulieu De J.L., Sadori L., Jost A., Lunt D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris* // Global Ecology and Biogeography. 2006. № 15. P. 271–282.
17. Кременецкий К.В. О распространении ели, липы и черной ольхи в позднеледниковье и голоцене в Западной Сибири и Казахстане // Палинология в России. Статьи российских палинологов к IX Международному палинологическому конгрессу. Хьюстон, Техас, 1996. С. 56–71.
18. Binney H.A., Willis K.J., Edwards M.E., Bhagwat S.A., Anderson P.M., Andreev A.A., Blauw M., Damblon F.R., Haesaert P., Kienast F., Kremenetski K.V., Krivonogov S.K., Lozhkin A.V., MacDonald G.M., Novenko E.Y., Oksanen P., Sapelko T.V., Välirina M.,

- Vazhenona L.* The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // *Quaternary Science Reviews*. 2009. Is. 23–24, № 28. P. 2445–2464. doi: [10.1016/j.quascirev.2009.04.016](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016).
19. *MacDonald G.M., Velichko A.A., Kremenetski K.V., Borisova O.K., Goleva A.A., Andreev A.A., Swynar L.C., Riding R.T., Forman S.L., Edwards T. W.D., Aravena R., Hammarlund D., Szeicz J.M., Gattaulin V.N.* Holocene Treeline History and Climate Change Across Northern Eurasia // *Quaternary Research*. 2000. № 53. P. 302–311. doi: [10.1006/qres.1999.2123](https://doi.org/10.1006/qres.1999.2123).
  20. *Колокольников Л.В.* Дневник Горно-Шорской экспедиции 1940 г. Рукопись из личного архива Курбатской Н.В.
  21. *Куспеков В.Г.* Междуреченск. Рукопись из фонда музея им. Куспекова. Междуреченск.
  22. *SASGIS* Web-картография и навигация. URL: [www.sasgis.org](http://www.sasgis.org) (дата обращения: 04.04.2016 г).
  23. *Баранов В.И., Смирнов М.Н.* Пихтовая тайга на предгорьях Алтая // *Труды Пермского биол. ин-та*. 1931. Т. 4, вып. 1–2. С. 1–96.
  24. *Савина Л.Н.* Таёжные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск : Наука, 1986. 190 с.
  25. *Бляхарчук Т.А.* Спорово-пыльцевой анализ в изучении прошлых изменений геобиосферы // *Палеопочвы, природная среда и методы их диагностики*. Новосибирск : ОФСЕТ, 2012. С. 103–108.
  26. *Trautmann W.* Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der metteleuropäischen Coniferen // *Flora*. 1953. № 140. P. 523–533.
  27. *Колокольников Л.В.* О распространении липы и некоторых новых растений Кузнецкого Алатау // *Заметки по фауне и флоре Сибири*. Томск, 1941. Вып. 5. 8 с.
  28. *Горшенин К.П., Гуськов Н.И.* Почвы центральной части Горной Шории. Рукопись, 1928 г. // *Исторический архив Омской области*. Ф. Р-2227. Оп. 1. Д. 8. 93 с.
  29. *Флора Сибири и Дальнего Востока*. Вып. 5: Папоротникообразные / ред. Н.А. Буш. Л. : Изд-во Ботанического музея АН СССР, 1930. 218 с.
  30. *Халлов В.А.* Стратиграфия угленосных отложений юго-восточной части Кузбасса // *Труды Томского университета*. 1936. Т. 89. 150 с.
  31. *Амелин И.И.* Гостя из древности // *Контакт*. 2015. № 27. С. 18. URL: <http://idkontakt.ru/public/arhiv/kontakt/2015/27.pdf> (дата обращения: 04.04.2016 г).
  32. *Вигоров Л.И.* Высокогорная растительность Восточной Шории в истоках реки Томи // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана / под ред. А.Н. Куприянова*. Кемерово : Ирбис, 2015. Вып. 21. С. 130–154.
  33. *Малахова Л.А., Воронова О.Л., Козлова А.А.* Хромосомные числа некоторых представителей флоры сибирских липняков Кузнецкого Алатау // *Черневая тайга и проблема реликтов*. Томск : Изд-во Том. гос. пед. ин-та, 1979. С. 47–49.
  34. *Мельников П.Т.* Таежные просеки. Автобиографическая повесть. М. : Три Л, 2003. 86 с.
  35. *Хлонов Ю.П.* Искусственные посадки липы в Западной Сибири // *Материалы Второй научно-технической конференции молодых ученых*. Новосибирск : ЗСФАН, 1957. С. 3–10.
  36. *Липы в предгорьях Кузнецкого Алатау близ улуса Сосновая гора (Тоз)*. URL: <http://myski.su/photo/17-0-554> (дата обращения: 04.04.2016 г).
  37. *Егоров В.Н.* Оценка экологического состояния липняков в Горной Шории : дис. ... канд. биол. наук. Кемерово : ИЭЧ СО РАН, 2009. 190 с.
  38. *Крылов П.Н.* Семейство Tiliaceae – Липовые // *Флора Западной Сибири: руководство к определению западносибирских растений*. Вып. 8: Geraniaceae – Compositae. Томск : Наука, 1934. С. 1891–1894.
  39. *Зыков И.В.* Таежные встречи // *Облака над горным перевалом*. Кемерово : Кемеровское книжное издательство, 1968. С. 113–122.

40. Маиуков Д.А. Описание лесов Кольвано-Воскресенского горного завода // Лесной журнал. 1851. № 10. С. 87–99.
41. Ermakov N.B. The Altaian relict subnemoral forest belt and the vegetation of pre-Pleistocene mountainous landscapes // Phytocoenologia. 1998. № 28. P. 31–44.
42. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск : Изд-во ТГУ, 1985. 156 с.
43. Малаева Е.М. Стоянка Ануй-2 // Археология, геология и палеогеография плейстоцена и голоцена Горного Алтая. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 1998. С. 51–59.
44. Бляхарчук Т.А. Биогеографические и палеогеографические причины высокого биоразнообразия флоры и растительности Алтае-Саянского экорегиона // Изменение климата и биоразнообразие российской части Алтае-Саянского экорегиона / под ред. Н.Н. Михайлова. Красноярск, 2013. С. 161–178.
45. Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S., W.O. van der Knaap, Willem O., Ammann B. The role of pingos in the development of the Dzhangyskol lake-pingo complex, Central Altai Mountains, sothern Siberia // Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology. 2008. Vol. 257, № 4. P. 404–402. doi: [10.1016/j.palaeo.2007.09.015](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.09.015).
46. Бутвиловский В.В. Палеогеография последнего оледенения Алтая: событийно-катастрофическая модель. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1993. 251 с.
47. Белова В.А. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск : Наука, 1985. 159 с.
48. Ананьин И. О ежегодном истреблении русскими промышленниками кедра и липы в Алтайских горах // Томские губернские ведомости. 1859. № 8 (20 февраля). Часть неофициальная. С. 68–71.
49. Бляхарчук Т.А., Митрофанова Е.Ю., Эйрих А.Н. Комплексные палеоэкологические исследования донных отложений озера Манжерокское в предгорьях Алтая // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 9. С. 81–99.

Поступила 02.02.2016 г.; повторно 17.04.2016 г.;  
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

**Авторский коллектив:**

**Амелин Иван Иванович** – канд. физ.-мат. наук, м.н.с. лаб. математического моделирования волн цунами Института Вычислительной математики и математической геофизики СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: [aai@omzg.sgcc.ru](mailto:aai@omzg.sgcc.ru)

**Бляхарчук Татьяна Артемьевна** – д-р биол. наук, в.н.с. лаб. мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: [tarun5@rambler.ru](mailto:tarun5@rambler.ru)

Amelin I., Blyakharchuk T.A. Distribution of Siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer) in Kemerovo oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):30–52. doi: [10.17223/19988591/34/3](https://doi.org/10.17223/19988591/34/3) In Russian, English summary

**Ivan I. Amelin<sup>1</sup>, Tat'yana A. Blyakharchuk<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Computational Mathematics and Mathematical Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

### **Distribution of Siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer) in Kemerovo oblast**

The aim of this research was to perform the most complete inventory of the available oral and written information about findings of Siberian linden in Kemerovo oblast since

its discovery and to reveal Siberian linden history in the past by palaeoecological data. We presented the description of linden location, vital state of linden trees for each point of linden range, as well as the author and the year of the discovery of each particular linden stand. We created kml-file for the lime's area using web-GIS SASPlanet, which allows the user to receive in a visual form the most complete information about the habitat of Siberian linden in Google Earth. For some localities we added morphological characteristics of lime stands, an area of plantation and the presence of herbaceous nemoral relics. The localizations of linden stands are structured on the river-basin principle. A file with *Tilia sibirica* location can be downloaded at <https://yadi.sk/d/IIPJk49PqaiXq>.

The first author established the exact location of the lime "island" on the Soldatka River near the city of Mezhdurechensk by search routes. The "island" has an area of about 1 ha, where the linden is present as linden underbrush and individual trees up to 11-12 m tall and 20-25 cm in diameter. On the basis of manuscripts (published and unpublished) and from communicating with residents of Mezhdurechensk and Novokuznetsk districts we provide new data about the locations of limes in the basins of the Kondoma and the Mrassu rivers and in the upper reaches of the Tom river.

We present a review of paleopalynological data on the dynamics of Siberian linden range. We showed that in many cases the findings of lime pollen in mineral deposits of the Quaternary stand in the Holocene time can have redeposited genesis and should be attributed not to the Holocene, but to the Pliocene age. We confirmed the findings of hemlock and pterocarya pollen together with pollen of linden in the Late Glacial sediments in Altai region, where these warm-temperate tree species definitely could not grow at that time.

On the basis of the available palaeopollen data we established that the role of lime in the stand near Kuzedeevo for the past 1500 years changed significantly. The lime played a greater role, probably, during the medieval warming. During the Little Ice Age the participation of linden in forest stands near Kuzedeevo linden "island" decreased, at first due to climatic deterioration, then due to anthropogenic influence. Palynological and charcoal analyses of 9 cm soil section from the lime "island" showed a picture of post-fire vegetation succession in which the lime played a significant role at the first stage of reforestation, due to rapid colonization of fire glade by root sprouts. Then, Siberian fir intercepted the dominance, whose seed plantlets developed well under the lime and aspen canopy. Subsequent targeted cutting of limes and fir in the 19th and 20th centuries led to the spread of birch and reduced the abundance of linden in forest.

*The article contains 2 Figures, 49 References.*

**Key words:** vegetation; linden; pollen; area; relics; Google Earth, SasPlanet.

### References

1. Volkova VS, Belova VA. O roli shirokolistvennykh porod v rastitel'nosti golotsena Sibiri [About the role of broad-leaved trees in the vegetation of Siberia in Holocene]. In: *Paleopalinologiya Sibiri* [Paleopalynology of Siberia]. Saks VN, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1980. pp. 112-117. In Russian
2. Blyakharchuk TA. *Poslelednikovaya dinamika rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoy ravniny i Altaje-Sayanskoi gornoj oblasti (po dannym sporovo-pyl'tsevogo analiza)* [Post-glacial dynamics of vegetation cover of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region (according to spore-pollen analysis of swamp and lake sediments). DrSci. Dissertation, Botany]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2010. 519 p. In Russian
3. Novák J, Trotsiuk V, Sýkora O, Svoboda M, Chytrý M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? *The Holocene*. 2014;24(8):908-918. doi: [10.1177/0959683614534744](https://doi.org/10.1177/0959683614534744)

4. Krylov PN. Lipa na predgor'yakh Kuznetskogo Alatau [Linden tree in the foothills of the Kuznetsk Alatau]. Tomsk: Izvestiya Imperatorskogo Tomskogo universiteta; 1891. 41 p. In Russian
5. Reverdatto LF. K voprosy o sud'be lipovogo ostrova v Kuznetskom Alatau [On the fate of the lime island in the Kuznetsk Alatau]. *Trudy Tomskogo Universiteta – Proceedings of Tomsk University*. 1925;75:272-282. In Russian
6. Khlonov YuP. Lipa i lipnyaki Zapadnoy Sibiri [Linden tree and linden forests in Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1965. 154 p. In Russian
7. Grubov VI. O sovremennoy sostoyanii lipovogo ostrova v predgor'yakh Kuznetskogo Alatau [On the current state of the lime island in the Kuznetsk Alatau foothills]. *Sovetskaya botanika – Botany of USSR*. 1940;1:84-85. In Russian
8. Kuminova AV. Vesennyya phaza razvitiya lipovogo ostrova v Kuznetskom Alatau [Spring phase of development of the lime island in the Kuznetsk Alatau]. In: *Izvestiya zapadno-sibirskogo filiala Akademii Nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Proc. of the West-Siberian branch of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series]. 1949;3:11-18. In Russian
9. Lashinsky NN, Ronginskaya AV, Lubyagina NP. Ekologo-geneticheskii analiz lipovykh lesov Gornoy Shorii [Ecological-genetic analysis of the Linden forests of Mountain Shoria]. In: *Taiga i problemy reliktoy* [Taiga and the problem of relics]. Gudoshnikov SV, editor. Tomsk: Tomsk State Pedagogical University Publ.; 1979. pp. 11-28. In Russian
10. Gudoshnikov SV. Flora listostebel'nykh mkhov chernevogo podpoyasa yuzhnykh gor Sibiri i problema proiskhozhdeniya chernevoy taigi [The flora of leafy mosses of Chern' subzone in southern mountains of Siberia and the problem of the origin of chern' taiga]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1986. 190 p. In Russian
11. Krapivkina ED. Nemoral'nye relictivy vo flore chernevoy taigi Gornoy Shorii [Nemoral relicts in the flora of chernevaya taiga of Gornaya Shoria]. Koropachinskiy IYu, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2009. 229 p. In Russian
12. Kupriyanov OA, Kupriyanov AN. The dynamics of winter temperatures in natural stands of siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer). *Bulletin of Kemerovo State University*. 2013;2-1(54):14-20.
13. Khlonov YuP. Factory ustoichivosti lipy v Gornoy Shorii [The sustainability factors of Siberian Linden in Mountain Shoria]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 1996;6:535-539. In Russian
14. Krapivkina ED. Lipovyi les kustarnikovyi paprotnikovo-shirokotravnyi [Linden forest, shrubby fern-wheat]. In: *Zelenaya kniga Sibiri. Redkiye i nuzhdayushiesya v ohrane rastitel'nye soobshchestva* [Green book of Siberia. Rare and requiring protection plant communities]. Koropachinskiy IYu, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 1996. pp. 104-107. In Russian
15. Terhürne-Berson R, Litt T, Cheddadi R. The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data. *Veget. Hist. Archaeobot.* 2004;13:257-268. doi: [10.1007/s00334-004-0049-4](https://doi.org/10.1007/s00334-004-0049-4)
16. Cheddadi R, Vendtamin GG, Litt T, Froncois L, Kageyama M, Lorentz S, Laurent JM, Beaulieu De JL, Sadori L, Jost A, Lunt D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*. 2006;15:271-282.
17. Kremenetski KV. O rasprostraneni eli, lipy i chernoy ol'khi v pozdnelednikov'ye i golotsene v Zapadnoi Sibiri i v Kazakhstane [On the spreading of spruce, linden and black alder in the Late Glacial Period and the Holocene in West Siberia and Kazakhstan]. In: *Palinologiya v Rossii. Stat'i rossiiskikh palinologov k IX mezhdunarodnomu kongressu. Houston. Texas* [Palynology in Russia. Proc. of the IX Int. Congress. Houston. Texas]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. pp. 56-71. In Russian
18. Binney HA, Willis KJ, Edwards ME, Bhagwat SA, Anderson PM, Andreev AA, Blauw M, Damblon FR, Haesaert P, Kienast F, Kremenetski KV, Krivonogov SK, Lozhkin AV,

- MacDonald GM, Novenko EY, Oksanen P, Sapelko TV, Väilirina M, Vazhenona L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Reviews*. 2009;23-24(28):2445-2464. doi: [10.1016/j.quascirev.2009.04.016](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016)
19. MacDonald GM, Velichko AA, Kremenetski KV, Borisova OK, Goleva AA, Andreev AA, Cwynar LC, Riding RT, Forman SL, Edwards TWD, Aravena R, Hammarlund D, Szeicz JM, Gattaulin VN. Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research*. 2000;3(53):302-311. doi: [10.1006/qres.1999.2123](https://doi.org/10.1006/qres.1999.2123)
  20. Kolokol'nikov LV. Putevoi dnevnik Gorno-Shorskoy ekspeditsii [Travel diary of expedition in Shoria mountains in 1940]. *Manuscript from the archive of the Kurbatskaya NV*. In Russian
  21. Kuspekov VG. Mezhdurechensk. *Manuscript. In the fund of memorial Kuspekov museum*. Mezhdurechensk. In Russian
  22. SASGIS web-kartografiya i navigatsiya [SASGIS web-mapping and navigation] (Electronic resource). Available at: [www.sasgis.org](http://www.sasgis.org) (accessed 05.04.2016).
  23. Baranov VI, Smirnov MN. Pikhtovaya taiga na predgor'yakh Altaya [Fir forests on the foothills of the Altai]. *Trudy Permskogo biologicheskogo instituta – Proceedings of Perm Biological Institute*. 1931;4(1-2):1-96 p. In Russian
  24. Savina LN. Tazhnye lesa severnoy Azii v golotsene [Boreal forests of northern Asia in Holocene]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 190 p. In Russian
  25. Blyakharchuk TA. Sporovo-pyltsevoi analiz v izuchenii proshlykh izmenenii biogeosfery [Spore-pollen analysis in investigation of past change of biogeosphere]. In: *Paleopochvy, prirodnyaya sreda i metody ikh diagnostiki* [Paleosoils, environment and their diagnosis methods]. Dobrovolski GV, Dergacheva MI, editors. Novosibirsk: ZAO OFSET Publ.; 2012. pp. 101-108. In Russian
  26. Trautmann W. Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der metteleuropäischen Coniferen. *Flora*. 1953;140:523-533. In German
  27. Kolokol'nikov LV. O rasprostraneni lipy i nekotorykh novykh rasteniy v Kuznetskom Alatau [About the spreading of lime and some new plants in the Kuznetsky Alatau]. In: *Zametki po flore i faune sibirii. Bulletin' Biologicheskogo instituta Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Notes on the fauna and flora of Siberia. Biological Institute of Tomsk State University Bulletin]. 1941;5:1-8. In Russian
  28. Gorshenin KP, Gus'kov NI. Pochvy tsentral'noy chasti Gornoj Shorii. Rukopis' [Soils of central part of Shoria mountains. Manuscript]. *Istoricheskii arkhiv Omskoy oblasti* [Historical archive of Omsk region]. Fond № R-2227, Opis' №1, Delo №8. 93 p. In Russian
  29. In: *Flora Sibiri i Dal'nego Vostoka. Vyp. 5. Paprotnikoobraznye* [Flora of Siberia and Far East of Russia. Vol. 5. Ferns]. Bush NA, editor. Leninigrad: Botanicheskii muzey Publ.; 1930. 218 p. In Russian
  30. Khakhlov VA. Stratigrafiya uglenosnykh otlogenii jugo-vostochnoi chasti Kuznetskogo basseina [Stratigraphy of the coal-bearing sediments of the South-Eastern part of the Kuznetsk basin]. *Trudy Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta – Proceedings of Tomsk State University*. 1936;89:1-150. In Russian
  31. Amelin II. Gost'ya iz drevnosti [Guest from ancient times]. In: *Kontakt* [Contact]. 2015;27:18. In Russian. Available at: <http://idkontakt.ru/public/arhiv/kontakt/2015/27.pdf> (accessed 02.05.2016)
  32. Vigorov LI. Al'piiskaya rastitel'nost' Vostochnoy Shorii v istokakh reki Tomi [Alpine vegetation of the Eastern Shoria in the headwaters of the Tom' River]. In: *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri i Kazakhstane* [Botanical investigations in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 21. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: KREOO IRBIS; 2015; pp. 130-154. In Russian
  33. Malakhova LA, Voronova OL, Kozlova AA. Hromosomnye chisla nekotorykh predstavitelei flory sibirskikh lipnyakov Kuznetskogo Alatau [Chromosome numbers of

- some characteristic plants of Siberian lime-tree forest of the Kuznetski Alatau]. *Chernevaya taiga i problema relictov* [In book Chern' taiga and the problem of relics]. Gudoshnikov SV, editor. Tomsk: Tomsk State Pedagogical University Publ.; 1979. pp. 47-49. In Russian
34. Mel'nikov PT. Tazhnye proseki. Avtobiograficheskaya povest' [Taiga glades. Autobiographical novel]. Moscow: Tri L Publ.; 2003. 86 p. In Russian
  35. Khlonov YuP. Iskusstvennyye posadki lipy v Zapadnoy Sibiri [Artificial planting of linden in Western Siberia]. In: *Materialy vtoroy nauchno-tehnicheskoi konferentsii molodykh uchennykh* [Materials of Second Sci-tech. Conf. of Young Scientists]. Novosibirsk. 1957. pp. 3-10. In Russian
  36. Lipy v Kuznetskom Alatau bliz ulusa Sosnovaya gora (Toz) [Linden trees in Kuznetsky Alatau near Sosnovaya gora ulus (Toz)] [Electronic resource]. Available at: <http://myski.su/photo/17-0-554> (accessed 04.04.2016). In Russian
  37. Egorov VN. *Otsenka ekologicheskogo sostoyaniya lipnyakov Gornoi Shorii* [Assessment of the environmental condition of the lime forests in Shoria mountains. CandSci. Dissertation, Botany]. Kemerovo, Barnaul: Altay State University; 2009. 115 p. In Russian
  38. Krylov PN. Semeistvo Tiliaceae – Lipa [Family Tiliaceae – Linden]. In: *Flora Zapadnoy Sibiri: rukovodstvo k opredeleniyu zapadnosibirskikh rastenii. Tom. 8. Geraniaceae – Cornaceae* [Flora of Western Siberia: a guide to the identification of the West Siberian plants. Vol. 8. Geraniaceae-Cornaceae]. Tomsk: Nauka Publ.; 1934. pp. 1891-1894. In Russian
  39. Zykov IV. Tazhnye vstrechi [Meetings in taiga]. In: *Oblaka nad gornym perevalom* [Clouds over the mountain pass]. Kemerovo: Kemerovskoe knizhnoe izdatel'stvo; 1968. pp. 113-122. In Russian
  40. Mashukov DA. Opisanije lesov Kolyvan'-Voskresenskogo gornogo zavoda [Description of the forests of the Kolivan-Voskresensk mining plant]. *Lesnoy zhurnal – Forest Journal*. 1851;10:87-99. In Russian
  41. Ermakov NB. The Altaian relict subnemoral forest belt and the vegetation of pre-pleistocene mountainous landscapes. *Phytocoenologia*. 1998;28:31-44.
  42. Polozhii AV, Krapivkina ED. Relikty tretichnykh zhirokolistvennykh lesov vo flore Sibiri [Relics of tertiary broad-leaf forests in Siberian flora]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1985. 156 p. In Russian
  43. Malaeva EM. Stoyanka Anyuy-2 [Stand Anui-2]. In: *Arkheologiya, geologiya i paleogeografiya pleistotsena i golotsena Gornogo Altaya* [Archaeology, geology and Palaeogeography of Gorny Altay]. Derevyanko AP, editor. Novosibirsk: Archaeology Institute Publ.; 1998. pp. 51-59. In Russian
  44. Blyakharchuk TA. Biogeograficheskie i paleogeograficheskie prichiny vysokogo bioraznoobraziya flory i fauny v Altae-Sayanskom ekoregione [Biogeographic and palaeogeographic reasons of high biodiversity of flora and fauna in Altai-Sayan ecoregion]. In: *Izmenenie klimata i bioraznoobrazie rossiiskoi chasti Altae-Sayanskogo ekoregiona* [Change of climate and biodiversity of Russian part of Altay-Sayan ecoregion]. Mikhailov YY, editor. Krasnoyarsk; 2013. pp. 161-178. In Russian
  45. Blyakharchuk TA, Wright HE, Borodavko PS, van der Knaap WO, Willem O, Ammann B. The role of pingos in the development of the Dzhangyskol lake-pingo complex, Central Altai Mountains, Southern Siberia. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 2008;257(4):404-402. doi: [10.1016/j.palaeo.2007.09.015](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.09.015)
  46. Butvilovskii VV. Paleogeografiya poslednego oledeneniya Altaya: sobytiino-katastroficheskaya model' [Paleogeography of the last glaciation of Altai: event-catastrophic model]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1993. 251 p.
  47. Belova VA. Rastitelnost' i klimat pozdnego kainozoya yuga vostochnoi Sibiri [Vegetation and climate of Late Cenozoic of the south of east Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch of Russian Academy of Science Publ.; 1985. 159 p. In Russian

48. Anan'in I. O kazhdogodnom istreblenii russkimi promyshlennikami kedra i lipy v Altaiskikh gorakh [About yearly extermination of the Russian industrialists of cedar and lime in Altay mountains]. *Tomskie gubernskie vedomosti* [Tomsk provincial sheets]. 1859;8:68-71. In Russian
49. Blyakharchuk TA, Mitrofanova EYu, Eirikh AN. Kompleksnye paleoekologicheskie issledovaniya donnykh otlozhenii ozera Manzherokskoye v predgor'yakh Altaya [Complex palaeoecological investigation of bottom sediments of Manzherokskoye lake on Altai Mountains foothills]. In: *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoy Akademii Nauk* [Proceedings of Karelian Scientific Centre RAS]. 2015;9:81-99. In Russian

*Received 2 February 2016; Revised 17 April 2016;  
Accepted 27 April 2016; Published 23 June 2016.*

**Author info:**

**Amelin Ivan I**, Cand. Sci. (Phys.-math.), Junior Researcher, Laboratory of Mathematical Modeling of Tsunami Waves, Institute of Computational Mathematics and Mathematical Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Akademika Lavrentyeva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.  
E-mail: [twin-tour@yandex.ru](mailto:twin-tour@yandex.ru)

**Blyakharchuk Tatiana A**, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskyy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.  
E-mail: [tarun5@rambler.ru](mailto:tarun5@rambler.ru)

УДК 581.8(58.002)

doi: 10.17223/19988591/34/4

**Н.Ю. Лада, Д.А. Гаврилов**

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

## **Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири**

*Проведена качественная и количественная характеристика морфотипов фитолитов из основных семейств растений территории степной зоны юга Западной Сибири. Фитолиты каждого вида разделены на доминантные, фоновые и диагностические морфотипы. Анализ изученных форм фитолитов растений методом главных компонент позволил выделить четыре типа фитолитных комплексов, различающихся уровнем диагностических возможностей для определения особенностей состава степного фитоценоза: фитолитный комплекс степного фитоценоза; комплекс доминантных морфотипов фитолитов однодольных и двудольных семейств (диагностика классов); комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых и диагностический морфотип фитолита (определение семейства Осоковых и некоторых родов растений Злаковых). Результаты исследования фитолитного состава доминантов растительного покрова степных экосистем могут быть применены для палеоэкологических реконструкций степных экосистем.*

**Ключевые слова:** *фитолитный комплекс растений; анализ главных компонент; фитолиты; номенклатура фитолитов.*

### **Введение**

Основная проблема, с которой сталкиваются фитолитологи в своих исследованиях, – большое морфологическое разнообразие форм фитолитов в одном виде растения или семействе. Фитолиты формируются в различных клетках тканей растения и, следовательно, имеют разнообразную форму. Данное обстоятельство значительно усложняет определение вида растения по конкретному морфотипу или группе морфотипов.

В России еще в 30-х гг. прошлого столетия академиком И.В. Тюриным описаны основные формы фитолитов, встречающиеся в почвах европейской части России, и отмечена недостаточная изученность фитолитов в растениях [1].

Первоначально систематизация морфотипов (видов) фитолитов учеными из различных стран (США, России и др.) проводилась в рамках попыток по построению их классификации, основанной на объединении фитолитов в систематические группы. Одна из таких попыток сделана американским ботаником П. Твиссом с соавт., которые выделили 27 видов морфотипов

фитолитов, объединив их в классы овсяницевых (Festucoid), просовидных (Panicoid), хлоридоидных (Chlorodoid) и удлинённых морфотипов фитолитов с учетом их точного месторасположения в растении [2].

Г.В. Добровольский и С.А. Шоба [3] при изучении почв европейской части России и Западной Сибири различали семь основных морфотипов фитолитов, подчеркнув недостаточную изученность их разнообразия.

При исследовании степной растительности Монголии Н.К. Киселева [4], используя морфологическую близость фитолитов семейства Злаковых, разделила их на четыре класса – округлые, пластинчатые, трапецевидные, гантелевидные – и переходные между ними формы.

А.А. Гольева, изучая фитолитный состав доминантных растений таёжной, степной и пустынной зон Европейской территории России, выделила основные морфотипы фитолитов, которые объединила в экологические группы (фитолитные комплексы определенного фитоценоза), отражающие особенности фитоценоза (лес, луг и степь) [5].

Накопление большого количества данных по составу фитолитов в растениях и почвах в разных географических зонах привело к необходимости создания единой номенклатуры, которая бы применялась как универсальный инструмент по описанию фитолитов во всем мире. Первая попытка – работа Д. Боудери с соавт., в которой даны ключи для описания фитолитов как трехмерных тел [6]. В 2005 г. на III Международной конференции фитолитологов утвержден единый Международный код номенклатуры фитолитов (ICPN 1.0) [7], который является открытым для последующих дополнений. В нем разработана система описания фитолитов, общая для всех растительных таксонов, введен словарь терминов. Работы по созданию современных справочных коллекций фитолитов на сегодняшний день осуществляются для степных районов Сибири в Алтайском и Томском государственных университетах [8, 9]. Несмотря на растущее количество публикаций атласов морфотипов фитолитного состава растений как в современных растительных сообществах, так и выделенных из почв, применение фитолитного анализа при восстановлении растительного покрова во времени на территории Западной Сибири затруднено в связи со сложностями в определении видоспецифичности того или иного набора форм фитолитов.

В данной работе предпринята попытка установить видоспецифичность набора форм фитолитов растений в различных систематических группах растений, являющихся доминантами для степных экосистем юга Западной Сибири.

### Материалы и методики исследования

Полевые исследования и отбор проб проведены на ключевом участке (координаты: 53°54'16,8" с.ш., 0,77° 0,8'51,4" в.д.), расположенном в юго-западной части Баганского района Новосибирской области, который представляет собой катену длиной 1 773 м, полого спускающуюся к озеру Баган.

Сбор образцов растений проведен в осенний период, когда накопление кремния в растениях достигло максимума.

Растительность представлена фрагментом разнотравно-типчаковой степи, находящейся под пастбищной нагрузкой. Проективное покрытие 60–80%. Сообщество трехъярусное. Верхний ярус (высота до 60 см) образуют генеративные побеги *Stipa capillata* L., второй ярус (высота до 30 см) – вегетативные побеги злаков и розетки разнотравья, третий представлен *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale.

Доминанты: *Stipa capillata* L. – 10%, *Festuca valesiaca* Gaudin – 10%, *Artemisia frigida* Willd. – 10%, *Koeleria cristata* (Spreng.) DC. – 5%, *Carex duriuscula* C.A. Mey. – 5%, *Cleistogenes squarrosa* Trin. – 5%.

Единично представлены: *Artemisia commutata* Besser., *Astragalus testiculatus* Pall., *Achillea nobilis* L., *Androsace septentrionalis* L., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Erysimum cheiranthoides* L., *Onosma simplicissima* L., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert, *Carex humilis* Leyss., *Veronica incana* L., *Galium verum* L.

Всего в растительных ассоциациях изучаемых степных сообществ зарегистрировано 124 вида высших растений, которые относятся к 24 семействам и 74 родам. Наибольшее количество видов – 83 (68% от общего количества) – включают следующие семейства: Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Fabaceae.

Исследовались следующие виды растений:

Астровые (Asteraceae): *Artemisia frigida* Willd., *A. austriaca* Jacq., *A. nitrosa* Web. Ex Stechm., *A. absinthium* L., *A. anethifolia* Web., *A. glauca* Pall. ex Willd., *Matricaria perforata* Merat., *Saussurea amara* (L.) DC.

Злаковые (Poaceae): *Poa pratensis* L., *Cleistogenes squarrosa* Trin., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Calamagrostis arundinacea* L. (Roth), *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *F. pratensis* Huds., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Bromus inermis* Leys., *Koeleria glauca* (Sprengel) DC., *Phragmites communis* Trin.

Осоковые (Cyperaceae): *Carex humilis* Leyss., *C. praecox* Schreb., *C. acuta* L.

Бобовые (Fabaceae): *Trifolium pratense* L., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Astragalus arbuscula* Pall., *A. testiculatus* Pall., *Oxytropis pilosa* (L.) DC.

Розоцветные (Rosaceae): *Potentilla bifurca* L., *P. acaulis* L., *P. multifida* L., *Fragaria viridis* Duch., *Spiraea crenata* L.

Губоцветные (Lamiaceae): *Phlomis tuberosa* L.

Норичниковые (Scrophulariaceae): *Veronica incana* L.

Гвоздичные (Caryophyllaceae): *Gypsophila altissima* L.

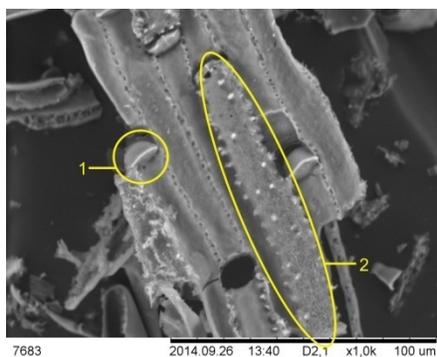
Свинчатковые (Plumbaginaceae): *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss.

Ирисовые (Iridaceae): *Iris halophila* Pall.

Подорожниковые (Plantaginaceae): *Plantago maritima* L.

Среди них выделяются следующие жизненные формы: полукустарничек *Artemisia frigida*, кустарник *Spiraea crenata*, остальные – многолетние травянистые растения.

Фитолиты – это кремневшие клеточные стенки, которые отражают анатомическое строение растений и многообразие анатомического строения структур. Фитолиты в основном формируются в кутикулярном слое эпидермальной ткани растения. Эпидермис состоит из основных эпидермальных клеток, замыкающих клеток устьиц и трихом. Наружные стенки этих клеток покрыты кутикулой. Ее неравномерное отложение приводит к образованию кутикулярного рисунка, специфичного для растений (рис. 2, *S, T*). У некоторых растений оболочки основных клеток кремневают. У однодольных растений эпидермальные клетки вытянуты по продольной оси листа. Им свойственны особые основные клетки эпидермиса – длинные, короткие и пузыревидные. Эпидермальные клетки часто имеют волнистые очертания (рис. 1), что обеспечивает прочную связь между ними [10, 11].



**Рис. 1.** Кутикулярный слепок *Elytrigia repens* после его озоления:

1 – короткая клетка; 2 – длинная клетка (фото Н.Ю. Лада)

[Fig. 1. Cuticular cast of *Elytrigia repens* after ashing: 1 - Short cell, 2 - Long cell (Photo is taken by NYu Lada)]

Фитолиты из собранных растений выделялись методом сухого озоления [5]. Затем золу просматривали под микроскопом и определяли тип фитолита согласно номенклатуре ICPN 1.0 [7]. Обнаруженные формы фитолитов представлены в таблице, которая дополнена русскими эквивалентами, употребляемыми в отечественных работах, и названиями морфотипов, предложенными ранее А.А. Гольевой (см. таблицу). Также даны сокращенные названия морфотипов, используемых в данной работе. При просмотре препаратов под световым микроскопом (МИКМЕД-6, «ЛМО», Россия) иногда трудно установить действительную форму фитолита, поэтому фитолиты дополнительно изучены на электронном микроскопе Hitachi TM-1000 (Япония) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). Учитывалось содержание всех встреченных форм фитолитов и вычислялось их процентное соотношение в капле глицерина с препаратом, занимающим всю площадь покровного стекла (24×24 мм). Для характеристики каждого вида, согласно подходу Н.К. Киселевой [4], нами выделялись доминантные

и фоновые формы фитолитов. К первой группе отнесены фитолиты, доля которых составляла 30% и более подсчитанных фитолитов изученного образца золы растения. Остальные, менее 30%, – фоновые, их индикаторная роль мала, поскольку содержатся в малом количестве. Отдельную группу объединяют формы, которые встречаются только у одного семейства или рода растения. Такие формы названы диагностическими.

**Номенклатура морфотипов фитолитов изученных растений по ICPN 1.0 [7] и А.А. Гольевой [5]**  
 [The nomenclature of phytolith morphotypes in studying plants according to ICPN 1.0 [7] and AA Golyeva [5]]

Сокращенное название [Abbreviation]	ICPN 1.0	По А.А. Гольевой, 2001 [AA Golyeva, 2001]	Русский эквивалент [Russian equivalent]
BSC	Bilobate short cell	Гантелевидная короткая клетка	Двулопастная короткая клетка
TP	Trapeziform polylobate	Пластинчатая с сильноволнистыми краями	Трапезиевидная полилопастная
TS	Trapeziform sinuate	Пластинчатая с волнистыми краями	Трапезиевидная волнистая
TSC	Trapeziform short cell	Не указывается	Трапезиевидная короткая клетка
ELC	Echinate long cell	Палочка с зубчатыми краями	Зубчатая удлиненная клетка
PLC	Psilate long cell	Палочка с ровными краями	Гладкая удлиненная клетка
SLC	Scrobiculate long cell	Палочка с перфорированными краями	Перфорированная удлиненная клетка
R	Rondel	Конусовидная короткая клетка	Усеченная конусовидная короткая клетка
L	Lanceolate	Трихома	Ланцетная форма
S	Saddle	Седловидная короткая клетка	Седловидная короткая клетка
GP	Globular psilate	Гладкий шар	Сферическая с гладкой поверхностью
OF	Orbicular flat	Округлая плоская	Округлая плоская
P	Papillae	Шип	Воронковидная
Par	Parallelepipedal bulliform cell	Не указывается	Параллелепипедовидная пузыревидная клетка
C	Cuneiform bulliform cell	Веерообразная	Веерообразная пузыревидная клетка
St	Stomata	Устьица	Устьица
Cr	Cross	Не указывается	Крестообразная

Для определения структуры взаимосвязи систематических групп растений и фитолитных форм (признаков) применен многомерный статистический анализ данных. В программе PAST 2.17 проведен анализ главных компонент фитолитных комплексов изученных таксонов [12].

При статистической обработке в качестве переменных выбран состав фитолитного комплекса, под которым принято считать соотношение форм фитолитов, выраженное в процентах к общему количеству всех фитолитов в образце [13].

### Результаты исследования и обсуждение

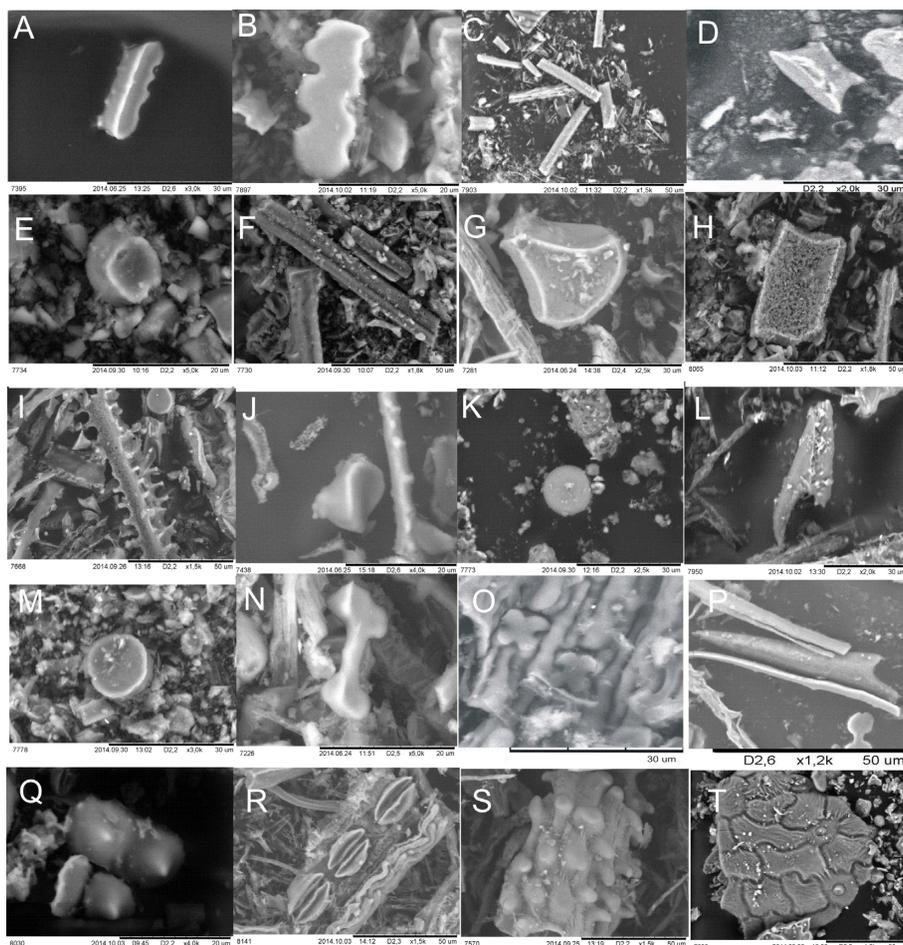
Наибольшим количеством и разнообразием морфотипов фитолитов исследованных степных экосистем отличаются виды однодольных растений. Среди злаков доминантные **двулопастные** формы фитолитов имеет *Cleistogenes squarrosa* (рис. 2, N). Н.К. Киселева также отмечала преобладание гантелевидных форм у данного вида [4]. Остальные формы фоновые – ланцетные, седловидные и веерообразные, трапециевидные волнистые, длинные гладкие и зубчатые (рис. 2, P), усеченные конусовидные, сферические, округлые плоские. Кроме того, у змеевки выделены диагностические крестовидные формы.

*Artemisia frigida* семейства Астровых имеет доминантные **двулопастные** формы. Фоновые формы – сферические и воронковидные, длинные зубчатые и гладкие, конусовидные, ланцетные (рис. 2, O).

У *Poa pratensis* доминантные формы – **трапециевидные полилопастные** (рис. 2, B) и **перфорированные удлиненные**. Остальные встреченные формы – фоновые. Изучая данный вид в степях Монголии, Н.К. Киселева также относит фитолиты данного вида к классу трапециевидных форм [4]. *Poa pratensis* по классификации Твисса [2] соответствует классу овсяницевых (Festucoid) и продуцирует округлые и прямоугольные формы фитолитов. Венгерскими учеными у данного вида, изученного на территориях Ирана, Турции, Венгрии, Чехии, выявлены удлиненные – гладкие и извилистые (elongate psilate, sinuate), конусовидные-трапециевидные (rondel-trapeziform elongated) и округлые короткие (rounded) морфотипы [15].

У *Bromus inermis* доминантными формами мы считаем **удлиненные перфорированные**. Много зубчатых и гладких форм. Редко встречаются конусовидные, ланцетовидные. Палочки гладкие или с перфорированной поверхностью, трихомы с длинной остью выделены для *B. inermis* также в европейской части России (по А.А. Гольевой [5]). По классификации Твисса фитолиты данного вида соответствуют классу овсяницевых (Festucoid) [2].

*Phleum phleoides*, кроме доминантных **удлиненных перфорированных** форм, продуцирует трапециевидные волнистые и полилопастные морфотипы. Фоновыми зарегистрированы двулопастные, трапециевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, усеченные конусовидные, сферические, седловидные, ланцетные и устьица. Для Европейской территории России А.А. Гольевой [5] выделены трихомы в виде округлых конусов, трихомы с вытянутыми тупыми, округлыми на концах остями, названные нами по ICPN ланцетными, и слабозубчатые палочки. В ее описаниях трапециевидные формы не указываются.



**Рис. 2.** Фотографии основных форм фитолитов растений степной экосистемы, сделанные с помощью электронного микроскопа: *A* – трапециевидная волнистая, *Calamagrostis arundinacea*; *B*, *C*, *D* – трапециевидная полилопастная, удлиненная гладкая, трапециевидная короткая, *Poa pratensis*; *E*, *F* – усеченная конусовидная и перфорированная удлиненная, *Stipa capillata*; *G*, *H* – веерообразная, параллелепипедовидная, *Phragmites communis*; *I* – удлиненная зубчатая, *Elytrigia repens*; *J* – седловидная, *Festuca valesiaca*; *K* – сферическая, *Glycyrrhiza uralensis*; *L* – ланцетная, *Fragaria viridis*; *M* – округлая плоская, *Puccinellia distans*; *N*, *O*, *P* – двулопастная, крестовидная, ланцетная, *Cleistogenes squarrosa*; *Q* – воронковидная, *Carex acuta*; *R* – устьица, *Carex humilis*; *S* – кутикулярный слепок, *Carex praecox*; *T* – кутикулярный слепок, *Artemisia nitrosa* (фото Н.Ю. Лада)

[**Fig. 2.** Photos of the main forms of plant phytoliths steppe ecosystem made by a scanning electron microscope: *A* - Trapeziform sinuate, *Calamagrostis arundinacea*; *B*, *C*, *D* - Trapeziform polylobate, psilate long cell, trapeziform short cell, *Poa pratensis*; *E*, *F* - Rondel and scrobiculate long cell, *Stipa capillata*; *G*, *H* - Cuneiform and parallelepipedal, *Phragmites communis*; *I* - Echinolate long cell, *Elytrigia repens*; *J* - Saddle, *Festuca valesiaca*; *K* - Globular psilate, *Glycyrrhiza uralensis*; *L* - Lanceolate, *Fragaria viridis*; *M* - Orbicular flat, *Puccinellia distans*; *N*, *O*, *P* - Bilobate, cross, lanceolate, *Cleistogenes squarrosa*; *Q* - Papillae, *Carex acuta*; *R* - Stomata, *Carex humilis*; *S* - Cuticular cast, *Carex praecox*; *T* - Cuticular cast, *Artemisia nitrosa* (Photo is taken by NYu Lada)]

*Festuca pratensis* имеет доминантные **перфорированные удлиненные** формы. Фоновые – трапециевидные волнистые, воронковидные, трапециевидные короткие, удлиненные зубчатые и гладкие, усеченные конусовидные, ланцетные, сферические формы.

Доминантные **трапециевидные волнистые и перфорированные удлиненные** формы свойственны *Calamagrostis arundinacea* (рис. 2, А). Отмечается большое количество трапециевидных полилопастных морфотипов. Н.К. Киселева фитоциты, выделенные из вейников, отнесла также к классу трапециевидных форм [4]. Согласно А.А. Гольевой [5] у данного вида выделены трихомы с вытянутыми остями и конусы при отсутствии трапециевидных форм.

*Koeleria glauca* имеет доминантные **трапециевидные волнистые** морфотипы. Много усеченных конусовидных и удлиненных гладких форм. Фоновые – двулопастные, трапециевидные короткие, удлиненные зубчатые и перфорированные, ланцетные, седловидные, сферические, округлые плоские и воронковидные.

Для *Artemisia austriaca* **трапециевидные волнистые** формы фитоцитов отмечены доминантными. Фоновые – удлиненные гладкие, конусовидные, ланцетные и сферические морфотипы. На Европейской территории России у *A. austriaca* зафиксированы пластинчатые неопределенные формы [5].

У *Trifolium pratense*, кроме доминантных **трапециевидных волнистых** фитоцитов, регистрируются ланцетные и округлые плоские формы. Фоновыми являются двулопастные, трапециевидные полилопастные, трапециевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, воронковидные, сферические формы. В европейской части России в *T. pratense* фитоцитов не выявлено [5].

Для злака *Festuca valesiaca* доминантные **усеченные конусовидные** формы. Фоновыми формами являются трапециевидные волнистые и короткие, удлиненные зубчатые, ланцетные, седловидные (рис. 2, Б). Н.К. Киселева фитоциты рода *Festuca sp.* относит к классу округлых форм группы шаровидных [4]. У данного вида на Европейской территории выделены также овальные клетки с волнистым краем, вытянутые трихомы с длинной остью [5]. Н.Ю. Сперанская с соавт. для территории Алтайского края выделяют у *F. valesiaca* большое количество трапециевидных коротких клеток [15].

*Potentilla acaulis* – представительница семейства розоцветных – кроме доминантных **усеченных конусовидных** морфотипов, имеет удлиненные гладкие. Фоновые – сферические, двулопастные, трапециевидные короткие, удлиненные зубчатые и ланцетные.

Для представителя семейства Норичниковых *Veronica incana* выделены доминантные **усеченные конусовидные** формы, фоновыми формами являются сферические, седловидные, удлиненные гладкие и зубчатые, трапециевидные короткие и волнистые, ланцетные.

*Stipa capillata*, кроме доминантных **округлых плоских** морфотипов, имеет много усеченных конусовидных и трапециевидных коротких форм (рис. 2, В, Д).

К фоновым отнесены перфорированные, трапециевидные, ланцетные, седловидные, двулопастные, удлинённые и сферические (рис. 2, *F*). Ряд авторов выделяют для данного вида усеченно-конические формы [4, 5, 15].

К доминантным **округлым плоским** формам мы отнесли фитолиты, выделенные из злака *Elytrigia repens*. Для данного вида исследователи ранее также отмечали доминирующие подобные формы, названные «усеченными округлыми частицами» [15]. Фоновые формы – удлинённые зубчатые (рис. 2, *L*), ланцетные, трапециевидные волнистые и короткие, длинные гладкие, сферические, усечённые конусовидные и устьица. На Европейской территории России формы данного вида названы согласно номенклатуре А.А. Гольевой [5] как округлые цилиндрические клетки, трихомы с вытянутой игольчатой остью, корытцевидные вытянутые пластинки с зубчатым краем.

У *Puccinellia distans*, кроме доминантных **округлых плоских** (рис. 2, *M*) форм фитолитов, отмечены усечённые конусовидные формы. Реже фиксируются следующие фоновые формы: трапециевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные.

Кроме доминантных **воронковидных** форм, *Carex humilis* имеет много сферических форм. Фоновые – трапециевидные волнистые и полилопастные, двулопастные, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные, усечённые конусовидные, седловидные формы и замыкающие клетки устьиц (рис. 2, *R*).

*Carex praecox*, помимо **воронковидных** форм, в большом количестве продуцирует двулопастные формы. Фоновые – трапециевидные волнистые, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные и устьица.

У *Carex acuta* 96% встреченных форм – **воронковидные** (рис. 2, *Q*). Фоновыми являются ланцетные и сферические формы.

При исследовании семейства Осоковых выявленные общие доминантные для всего семейства **воронковидные** формы также подтверждены данными других исследователей [5, 16–20].

**Удлинённые** формы фитолитов с **гладкой поверхностью** обозначены доминантными для представителя семейства Розоцветных – *Potentilla bifurca*. Много длинных зубчатых, усечённых конусовидных и сферических. Фоновые – трапециевидные полилопастные, ланцетные и округлые плоские.

Фитолитный комплекс *Gonolimon speciosum* из семейства Свинчатковых представлен небольшим количеством фитолитов. К доминантным отнесены **удлинённые гладкие** морфотипы фитолитов. Фоновые – трапециевидные волнистые и сферические.

У *Glycyrrhiza uralensis*, помимо доминантных **сферических** форм (рис. 2, *K*), единично встречаются удлинённые гладкие и зубчатые, ланцетные.

*Fragaria viridis* имеет доминантные **сферические** морфотипы фитолитов. Фоновые – ланцетные, воронковидные, удлинённые гладкие и зубчатые формы (рис. 2, *L*).

Кроме доминантных **сферических** форм, *Artemisia nitrosa* продуцирует много ланцетных, удлинённых гладких и зубчатых морфотипов.

*Artemisia absinthium* имеет доминантные **сферические** и **удлиненные гладкие** морфотипы фитоцитов. Данный вид, по А.А. Гольевой [5], имеет формы, названные ею пластинчатые вытянутые.

Фитолитный комплекс *Phlomis tuberosa* из семейства Губоцветных, кроме доминантных **сферических** форм, представлен фоновыми трапецевидными короткими и удлиненными гладкими.

*Matricaria perforata*, кроме **сферических**, имеет удлиненные гладкие, ланцетные, трапецевидные волнистые.

Сферические морфотипы являются общими доминантными для двудольных растений: *Astragalus arbuscula*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Fragaria viridis*, *Artemisia nitrosa*, *A. absinthium*, *Phlomis tuberosa*, *Matricaria perforata*.

*Phragmites communis* из семейства Злаковых имеет доминантные **параллелепипедовидные** и **веерообразные** формы, выявление которых в почвенном субстрате диагностирует влажные условия формирования фитоценозов (рис. 2, *G, H*). Также выделены фоновые конусовидные, удлиненные зубчатые и округлые плоские. В меньшем количестве встречаются трапецевидные полилопастные, удлиненные гладкие, ланцетные, сферические и устьица. По базе данных фитоцитов Европейской территории России у данного вида выявлены ланцетные с удлиненной остью, конусовидные, крупные веерообразные и трапецевидные формы [5]. Округлые частицы с гладкой поверхностью ранее выделены для данного вида на юге Западной Сибири [15].

У *Saussurea amara*, *Artemisia anethifolia* и *A. glauca* семейства Астровых фитоциты не обнаружены. Также не выявлены фитоциты у *Oxytropis pilosa*, *Astragalus testiculatus* семейства Бобовых, *Spiraea crenata* и *Potentilla multifida* семейства Розоцветных, *Gypsophila altissima* из семейства Гвоздичных, у *Iris halophila* и *Plantago maritima*.

В результате применения ординации форм фитоцитов и видов растений, их продуцирующих, по методу главных компонент получен график разброса видов в пространстве по двум компонентам, охватывающим наибольшую величину изменчивости.

На рис. 3 представлено распределение видов изучаемых семейств по комплексу исследуемых признаков в пространстве двух компонент. Виды со сходными признаками располагаются группами.

На долю первой компоненты приходится 25% от общей дисперсии признаков. Высокая корреляция с ним оказалась у следующих признаков: TP, TS, TSC, SLC, R, L, S, OF, Paг, C, St, Cr, ELC. Данный набор морфотипов характеризует в основном Злаковые. Представители этого семейства имеют набор общих морфотипов фитоцитов, образующих фитолитный комплекс: округлые плоские (OF), перфорированные удлиненные (SLC), трапецевидные (TP, TS, TSC), усеченные конусовидные (R), ланцетные (L), седловидные (S), зубчатые удлиненные (ELC), крестообразные (Cr).

Вторая компонента включает в себя 20% от общей дисперсии признаков. Она коррелирует с морфотипами GP (сферические), PLC (удлиненные

формы с гладкой поверхностью), BSC (двулопастные) и P (воронковидные). Выделенные воронковидные формы (P) семейства Осоковых позволили их представителям (*Carex humilis* – 18, *C. praecox* – 19, *C. acuta* – 20) обособиться от других семейств.

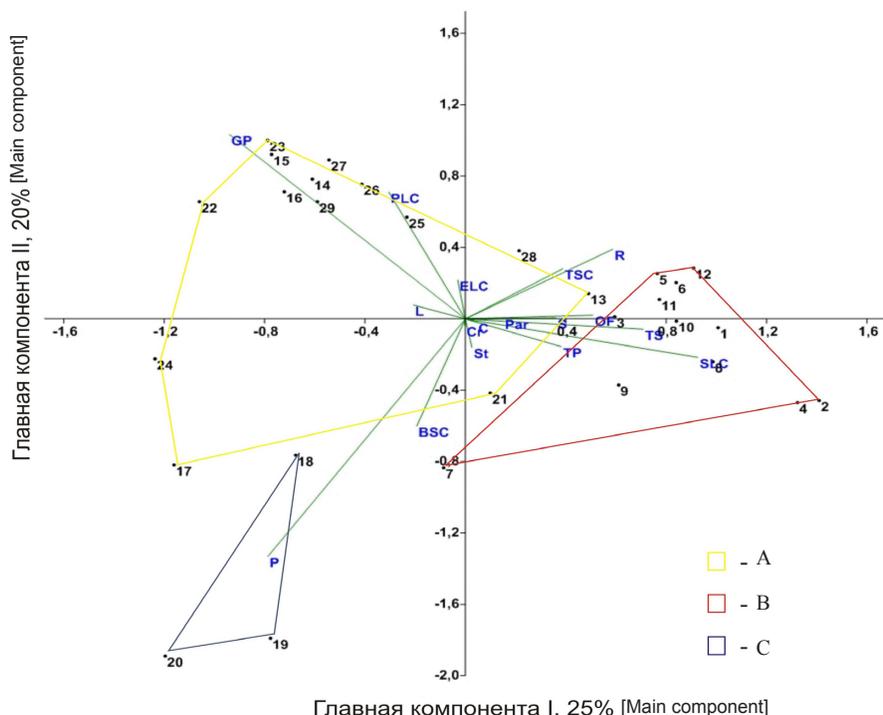


Рис. 3. Распределение видов растительных семейств в пространстве двух компонент.

Условные обозначения: А – комплекс доминантных морфотипов фитолитов двудольных растений; В – комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых; С – диагностический морфотип фитолита семейства Осоковых.

Буквенные обозначения см. таблицу. Обозначения семейств и видов: **Poaceae**:

1 – *Stipa capillata*, 2 – *Calamagrostis arundinacea*, 3 – *Elytrigia repens*, 4 – *Poa pratensis*, 5 – *Festuca valesiaca*, 6 – *Festuca pratensis*, 7 – *Cleistogenes squarrosa*, 8 – *Pleum phleoides*, 9 – *Bromus inermis*, 10 – *Puccinellia distans*, 11 – *Koeleria glauca*, 12 – *Phragmites communis*. **Asteraceae**: 13 – *Artemisia austriaca*, 14 – *Artemisia nitrosa*, 15 – *Artemisia absinthium*, 16 – *Artemisia frigida*, 17 – *Matricaria perforata*. **Cyperaceae**: 18 – *Carex humilis*, 19 – *Carex praecox*, 20 – *Carex acuta*. **Fabaceae**: 21 – *Trifolium pratense*, 22 – *Glycyrrhiza uralensis*, 23 – *Astragalus arbuscula*. **Rosaceae**: 24 – *Potentilla bifurca*, 25 – *Potentilla acaulis*, 26 – *Fragaria viridis*. **Lamiaceae**: 27 – *Phlomis tuberosa*.

**Scrophulariaceae**: 28 – *Veronica incana*. **Plumbaginaceae**: 29 – *Goniolimon speciosum*

[Fig. 3. The distribution of families' plant species in the space of two components (A - Dominant phytolith morphotypes assemblage of dicots; B - Dominant phytolith morphotypes assemblage of Poaceae; C - Diagnostic phytolith morphotype of Cyperaceae. For letter designations refer to the table)]

Рассматривая распределение фитолитных комплексов изученных видов трав в системе двух компонент, отмечено, что виды, имеющие сходные фитолитные комплексы, располагаются ближе к определяющему признаку. Большинство изученных семейств имеют пересекающиеся области.

Анализ полученных нами данных позволяет выделить фитолитные комплексы, различающиеся уровнем диагностических возможностей: комплекс доминантных морфотипов фитолитов двудольных растений (рис. 3, А); комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых (рис. 3, В); диагностический морфотип фитолитов семейства Осоковых (рис. 3, С) и отдельных видов злаков. К подобным заключениям пришел П. Твасс с соавт., назвав фитолитные комплексы «классами» [2]. А.А. Гольева [5] на базе широких географических исследований растений европейской части России определила универсальные фитолитные комплексы, встречающиеся во всех фитоценозах, комплексы отдельных фитоценозов и «сигнальные формы фитолитов» конкретного фитоценоза. Так, автором на основе сравнения фитолитных комплексов разных фитоценозов описан фитолитный комплекс степей, в который входят седловидные, палочки с волнистыми и зубчатыми краями, «луговые трихомы», пластинки, прямоугольные с гладкой поверхностью, шары и овалы.

Фитолитный комплекс степного фитоценоза представлен во всех изученных видах растений и характеризуется всем разнообразием встреченных морфотипов фитолитов: трапециевидные полилопастные, трапециевидные волнистые, удлиненные зубчатые, удлиненные перфорированные, усеченные конусовидные, седловидные, сферические, округлые плоские и др.

Комплекс доминантных морфотипов фитолитов позволил выделить классы однодольных (Злаковые) и двудольных (Астровые, Розоцветные, Бобовые) растений степного фитоценоза. Фитолитный комплекс злаков включает в себя следующие морфотипы: трапециевидные полилопастные, трапециевидные короткие, удлиненные зубчатые, перфорированные удлиненные, усеченные конусовидные, ланцетные, седловидные, параллелепипедовидные и веерообразные. Фитолитный комплекс двудольных растений представлен удлиненными формами с гладкой поверхностью и сферическими фитолитами.

В комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых входят: двулопастные, удлиненные перфорированные, параллелепипедовидные и веерообразные.

Диагностические крестообразные и двулопастные морфотипы фитолитов характерны для рода *Cleistogenes sp.* Род *Phragmites sp.* идентифицируют параллелепипедовидные и веерообразные. Осоковые определяются воронковидным типом фитолита.

Согласованные результаты наших исследований с результатами изучения фитолитов разных географических районов мира подтвердили, что фитолитный анализ является универсальным для проведения палеоэкологических

исследований, так как фитолитный комплекс одного и того же рода растений имеет близкие характеристики независимо от района его произрастания.

### Заключение

Фитолиты, выделенные из основных систематических групп степных растений Западной Сибири, отличаются большим разнообразием как по количеству, так и по формам. Полученные данные могут использоваться для определения принадлежности фитолитов, выделенных из растительных остатков, чаще всего к определенному фитоценозу, реже к семействам, а в единичных случаях позволяют определить род однодольных растений. Сравнительный анализ фитолитного состава различных групп растений степной зоны Западной Сибири подтвердил ранее полученные характеристики фитолитного состава растений различных экологических групп с теми же видами растений европейской части России, Восточной Европы, Юго-Западной Азии, Северной и Южной Америки, что позволяет использовать результаты данного исследования фитолитов для палеоэкологических реконструкций экосистем различных степных территорий Европы и Азии.

### Литература

1. Тюрин И.В. О биологическом накоплении кремнекислоты в почвах // Проблемы советского почвоведения. 1937. Сб. 4. С. 3–6.
2. Twiss P.C., Suess E., Smith R. Morphological classification of grass phytoliths // Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings. 1969. Vol. 33, № 1. P. 109–117.
3. Добровольский Г.В., Шоба С.А. Растровая электронная микроскопия почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1978. 132 с.
4. Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.В. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М. : Наука, 1989. 215 с.
5. Гольева А.А. Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. Москва ; Сыктывкар ; Элиста : Полтекс, 2001. 140 с.
6. Bowdery D.B., Hart D., Wallis L.A. A universal phytolith key // Phytoliths Applications in Earth Sciences and human history / ed. J. D. Meunier, F. Colin. Rotterdam : Balkema, 2001. P. 267–269.
7. Madella M., Alexandre A., Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0 // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. P. 253–260.
8. Олонова М.В., Мезина Н.С. Фитолиты некоторых мезофильных видов мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopora* и возможность их использования в систематике // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 1(13). С. 51–60.
9. Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М., Гальцова Т.В. Основы фитолитного анализа : учеб. пособие. Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2013. 76 с.
10. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М. : Едиториал УРСС, 2001. 528 с.
11. Киселева Н.С. Анатомия и морфология растений. Курс лекций. 2-е изд. Минск : Высшая школа, 1976. 320 с.
12. Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных : учеб. пособие. 2-е изд. СПб. : ВИЗР, 2008. 87 с.

13. Киселева Н.К. Изучение фитолитов в почвах для выяснения истории растительности степей Восточной Монголии // Известия АН СССР. Сер. геогр. 1982. № 2. С. 95–106.
14. Lisztes-Szabó Z., Kovács S., Pető Á. Phytolith analysis of *Poa pratensis* (Poaceae) leaves // Turkish Journal of Botany. 2014. Vol. 38. doi:10.3906/bot-1311-8.
15. Силантьева М.М., Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю. Реконструкция эволюции растительного покрова степного фитоценоза Кулунды // Вестник алтайской науки. 2014. № 1. С. 198–203.
16. Toivonen H., Toivonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* suboru. *vigna* (Cyperaceae) studies by SEM // Ann. Bot. Fennici. 1978. Vol. 13. P. 49–59.
17. Ollendorf A.L., Mulholland S.C., Rapp G. Phytoliths from some Israeli sedge // Israel J. Bot. 1987. Vol. 36, № 3. P. 125–132.
18. Honaine M.F., Zucol A.F., Osterrieth M.L. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina // Australian Journal of Botany. 2009. Vol. 57. P. 512–523.
19. Wallis L. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora // Review of Palaeobotany and Palynology. 2003. Vol. 125. P. 201–248.
20. Carnelli A.L., Theurillat J.-P., Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine – alpine plant species of the European Alps // Review of Palaeobotany and Palynology. 2004. Vol. 129. P. 39–65.

Поступила в редакцию 15.09.2015 г.; повторно 10.01.2016 г.;  
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

**Авторский коллектив:**

**Лада Наталья Юрьевна** – м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: [covaleova.nat@yandex.ru](mailto:covaleova.nat@yandex.ru)

**Гаврилов Денис Александрович** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: [denis\\_gavrilov@list.ru](mailto:denis_gavrilov@list.ru)

Lada NYu, Gavrilov DA. Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):53-68. doi: 10.17223/19988591/34/4 In Russian, English summary

**Natalia Yu. Lada, Denis A. Gavrilov**

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

### Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia

In this paper, we attempted to establish a set of species-specificity phytolith forms of plants in different taxonomic groups of steppe phytocenosis in the south of Western Siberia under the International Code for Phytoliths Nomenclature 1.0.

We sampled plant material of dominant species at the site of the steppe ridges in the south of Novosibirsk region (south of Western Siberia, Russia). The basic families are Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Plumbaginaceae and Iridaceae. We carried out a comparative and quantitative characterization of phytolith content. Phytoliths were extracted from plants by dry ashing. We divided forms of each species into diagnostic, dominant and background. Diagnostic forms account for 30% or more of the total

number of morphological types in the sample and are the most important. Background forms are contributed less than 10%, their indicator role is small.

We found four types of phytoliths assemblage with the help of the factor analysis of plant phytoliths: 1) phytoliths assemblage of steppe phytocoenosis; 2) assemblage of dominant morphotypes of phytoliths of monocots and dicotyledonous families (diagnosis classes); 3) assemblage of diagnostic morphological types of phytoliths of family Poaceae; and 4) diagnostic phytolith morphotype (definition of Cyperaceae class and some genera of Poaceae). Phytolith assemblage of Poaceae are of trapeziform polylobate, trapeziform sinuate, trapeziform short cell, echinate long cell, scrobiculate long cell, rondel, lanceolate, saddle, parallelepipedal and cuneiform forms. Phytoliths assemblage of dicotyledonous are of psilate long cell and globular psilate shape. The complex of diagnostic morphotypes of phytoliths of Poaceae is bilobate, orbicular flat, scrobiculate long cell, parallelepipedal and cuneiform forms. The diagnostic phytoliths morphotype allow determining the genus of monocots. Papillae forms are typical of Cyperaceae. Bilobate and cross forms are typical of *Cleistogenes* sp. Parallelepipedal and cuneiform forms are typical of *Phragmites* sp. The results of this study concerning the systematics of phytoliths of steppe communities can be used for paleoecological reconstructions of steppe ecosystems.

*The article contains 3 Figures, 1 Table, 20 References.*

**Key words:** phytoliths assemblage; phytoliths; analysis of main components; phytolith nomenclature.

### References

1. Tyurin IV. O biologicheskom nakoplenii kremnekisloty v pochvakh [On biological accumulation of silica in soils]. *Problemy sovetskogo pochvovedeniya – Problems of Soviet Soil Science*. 1937;4:3-6. In Russian
2. Twiss PC, Suess E, Smith R. Morphological classification of grass phytoliths. *Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings*. 1969;33(1):109-117.
3. Dobrovolskiy GV, Shoba SA. Rastrovaya elektronnaya mikroskopiya pochv [Scanning electron microscopy of soils]. Moscow: University of Moscow Publ.; 1978. 132 p. In Russian
4. Dinesman LG, Kiseleva NK, Knyazev AV. Istoriya stepnykh ekosistem Mongol'skoy Narodnoy Respubliki [The history of steppe ecosystems of the Mongolian People's Republic]. Moscow: Nauka Publ.; 1989. 215 p. In Russian
5. Golyeva AA. Phytoliths and their information role in natural and archeological objects. Moscow-Sykt'yvkar-Elista: Polteks Publ.; 2001. 140 p. In Russian
6. Bowdery DB, Hart D, Wallis LA. A universal phytolith key. In: *Phytoliths Applications in Earth Sciences and human history*. Meunier JD, Colin F, editors. Rotterdam: Balkema Publ.; 2001. pp. 267-269.
7. Madella M, Alexandre A, Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany*. 2005;96:253-260. doi: [10.1093/aob/mci172#sthash.AbpS09Tn.dpuf](https://doi.org/10.1093/aob/mci172#sthash.AbpS09Tn.dpuf)
8. Olonova MV, Mezina NC. Phytoliths of some mesomorphic species of Bluegrasses (*Poa* L.) section *Stenopoa* and possibility of their use in systematic. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;1(13):51-60. In Russian, English summary
9. Speranskaya NYu, Solomonova MYu, Silant'eva MM, Gal'tsova TV. Osnovy fitolitnogo analiza. Uchebnoe posobie [Fundamentals of phytoliths analysis. Study guide]. Barnaul: Altay State University Publ.; 2013. 76 p. In Russian
10. Lotova LI. Morfologiya i anatomiya vysshikh rasteniy [The morphology and anatomy of higher plants]. Moscow: Editorial URSS; 2001. 528 p. In Russian

11. Kiseleva NS. Anatomiya i morfologiya rasteniy. Kurs lektsiy [Anatomy and morphology of plants. Series of lectures]. 2nd ed. Minsk: Vysheyshaya shkola Publ.; 1976. 320 p. In Russian
12. Efimov VM, Kovaleva VYu. Mnogomernyy analiz biologicheskikh dannykh. Uchebnoe posobie. 2-e izd. [Multivariate analysis of biological data. Study guide. 2nd ed.]. St. Petersburg: VIZR Publ.; 2008. 87 p. In Russian
13. Kiseleva NK. Izuchenie fitolitov v pochvax dlya vyyasneniya istorii rastitel'nosti stepey Vostochnoy Mongolii [The study of phytoliths in soils to determine the history of the steppe vegetation in Eastern Mongolia]. *Izvestiya AN SSSR. Seriya Geograficheskaya*. 1982;2:95-106. In Russian
14. Lisztes-Szabó Z, Kovács S, Pető Á. Phytolith analysis of *Poa pratensis* (Poaceae) leaves. *Turkish Journal of Botany*. 2014;38:1-13. doi: [10.3906/bot-1311-8](https://doi.org/10.3906/bot-1311-8)
15. Silant'eva MM, Speranskaya NYu, Solomonova MYu. Rekonstruktsiya evolyutsii rastitel'nogo pokrova stepnogo fitotsenoza Kulundy [Evolution reconstruction of the vegetation cover in steppe phytocenosis of Kulunda]. *Vestnik Altayskoy nauki*. 2014;1:198-203. In Russian
16. Toivonen H, Toivonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subopu. *vignea* (Cyperaceae) studies by SEM. *Ann. Bot. Fennici*. 1978;13:49-59.
17. Ollendorf AL, Mulholland SC, Rapp G. Phytoliths from some Israeli sedges. *Israel J. Bot.* 1987;36(3):125-132.
18. Honaine MF, Zucol AF, Osterrieth ML. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina. *Australian Journal of Botany*. 2009;57:512-523.
19. Wallis L. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2003;125:201-248.
20. Carnelli AL, Theurillat J-P, Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine - alpine plant species of the European Alps. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2004;129:39-65.

Received 15 September 2015; Revised 10 January 2016;

Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.

#### Authors info:

**Lada Natalia Yu**, Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ac. Lavrentev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [covaleova.nat@yandex.ru](mailto:covaleova.nat@yandex.ru)

**Gavrilov Denis A**, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ac. Lavrentev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [denis\\_gavrilov@list.ru](mailto:denis_gavrilov@list.ru)

УДК 574.23 + 574.32  
doi: 10.17223/19988591/34/5

Н.П. Савиных, Н.И. Шишкина

Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров, Россия

## Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида

С позиции онтогенетического и биоморфологического подходов изучены побегообразование, онтогенез и онтоморфогенез охраняемого в Кировской области *Centaurea sumensis* Kalen. на северо-востоке его распространения. Охарактеризованы экологические предпочтения с позиций известных шкал, определены индекс толерантности и экологическая валентность; вид охарактеризован как малочисленный и малораспространенный гемистенобионт. Описаны побегообразование, основная жизненная форма, три периода и девять состояний полного онтогенеза и онтоморфогенез *C. sumensis*. Отмечена морфологическая и динамическая поливариантность растения. Показан дуализм жизненных стратегий: эксплерент на освещенных местах и специализированный пациент в тени. Эти особенности отмечены как основные, обеспечивающие существование вида в постледниковый период на северо-востоке Европейской России. Для дальнейшего сохранения *C. sumensis* предложено создание сосняков с высокой освещенностью, препятствие смене их еловыми лесами.

**Ключевые слова:** *Centaurea sumensis* Kalen.; редкий вид; онтогенез; онтоморфогенез; биоморфология; сохранение биоразнообразия.

### Введение

Сохранение биологического разнообразия всех уровней является одной из основных задач современной биологии. Наиболее значимо сохранение в природных сообществах редких видов. Одно из таких растений – *Centaurea sumensis* Kalen. – василёк сумской из сем. Сложноцветные (Compositae Giseke.) Он как «редкий вид» с III категорией охраны внесен в Красные книги Среднего Урала [1], Кировской области [2] и других регионов России.

Василек сумской встречается на борových песках, реже – на степных и каменистых (мел, гипс, известняк) склонах. В европейской части он отмечается в Верхне-Днестровском, Верхне-Днепровском, Верхне-Волжском, Волжско-Камском, Средне-Днепровском, Волжско-Донском, на севере Бессарабского, Причерноморского и Нижне-Донского флористических районов [3]. Этот вид часто присутствует в лесостепной полосе Европейской территории России. По долинам рек он заходит в лесную и степную зоны от р. Серет в Тернопольской области Украины на западе до р. Вятка и Перм-

ской области России на востоке. В Сибири и Северном Казахстане его заменяет *Centaurea sergii* Klok. В пределах восточно-европейской части ареала *C. sumensis* отличается довольно значительной изменчивостью, гибридизирует с *Centaurea carbonata* Klok. и, по-видимому, с *Centaurea sibirica* L.; на крайнем северо-востоке ареала образует формы, напоминающие *Centaurea marschalliana* Spreng. [3]. Отличается *C. sumensis* от *C. marschalliana* формой листочков обёртки, наличием придатков или 3–5 коротких бахромок у средних её листочков [4, 5]. Признаки вегетативной сферы и жизненная форма у всех перечисленных видов, как показал просмотр образцов их в гербарии БИН им. В.Л. Комарова РАН (LE), идентичны.

Образцы из Кировской области идентифицированы как *C. sumensis* [2]. Северо-восточная граница ареала этого вида проходит по территории Кировской области. Здесь он встречается в сосняках, сформировавшихся на песках в послеледниковый период по левобережью р. Вятка: Медведский, Суводский, Бурецкий боры и бор на р. Лобань [2].

В последнее время для разработки программ сохранения видов используется биоморфологический подход [6]. Изучение особенностей побегообразования, сезонного развития и формирования жизненной формы, особенностей популяционной биологии растений, особенно на границах ареалов и в связи с условиями среды, позволяет определить новые тенденции их сохранения.

Цель наших исследований – изучение особенностей биоморфологии и популяционной биологии *C. sumensis* для разработки мероприятий по его сохранению вблизи северо-восточной границы ареала. Данное сообщение посвящено первой части нашей работы – результатам изучения побегообразования и индивидуального развития этого растения.

### Материалы и методики исследования

*C. sumensis* характеризуется как травянистый короткокорневищный многолетник до 30 см высотой с беловато-серым паутинистым опушением [3, 5]. Листья перистораздельные или перисто-рассечённые, нижние – длиннорешковые, собраны в прикорневую розетку. Пазушные цветоносы приподнимающиеся, с цельными ланцетными листьями и крупными одиночными корзинками. Плод – семянка 4,0–5,5 мм в длину с рыжеватым хохолком.

Мы изучили это растение на особо охраняемой природной территории «Медведский бор» в Нолинском районе Кировской области. Этот памятник природы находится на оконечности лесного массива, расположенного в пределах боровой террасы р. Вятка на дюнах материкового происхождения [7]. Здесь *C. sumensis* обитает в сосновых лесах: лишайниковых, зеленомошно-лишайниковых с ракитником русским, разнотравных лишайниковых, овсяницево-разнотравно-беломошниковых с пятнами толокнянки обыкновенной, ландышевых, зеленомошниковых. Установлено, что цветущие особи

семенного происхождения встречаются исключительно в нарушенных местообитаниях: под линией электропередач, вдоль дорог, а также по опушкам и лесным полянам [8].

Исследования проведены в период с 2009 по 2014 г. в посадках тридцатилетних сосен, среди травянистой растительности под линией электропередач, вдоль дорог в Медведском бору, в отдельных выделах сосновых лесов разного типа и возраста.

В ходе работы оценены экологические предпочтения *C. sumensis* с позиций шкал Л.Г. Раменского [9], Д.Н. Цыганова [10], Н. Ellenberg [11], Е. Landolt [12].

Для детального изучения побегообразования и сезонного развития каждый месяц в течение вегетационного периода анализировали не менее 10 экземпляров. Поскольку растение редкое и охраняемое, биоморфологию особей изучали в основном без изъятия их из состава сообщества. Особое внимание обращали на длину корневища, наличие вторичных стержневых корней (вторичный стержневой корень – стеблеродный придаточный корень, по внешнему виду, строению и функции подобный главному корню: закрепляет растение в почве, обеспечивает почвенное питание) [13], число вегетативно-генеративных побегов, строение листовой пластинки. Отличительные особенности фиксировали в фотографиях, рисунках, схемах непосредственно в природе, при их камеральной обработке и при работе с гербарными образцами. Собранные и изготовленные образцы растений в различных онтогенетических состояниях и фазах онтоморфогенеза, фотографии хранятся в гербарной коллекции кафедры биологии и методики обучения биологии Вятского государственного университета.

Биоморфология растений описана на основе собственных наблюдений с использованием современной терминологии [14–16]. Жизненную форму характеризовали согласно синтетической множественной классификации [17, 18] с позиций И.Г. Серебрякова [19], О.В. Смирновой [20], А.А. Уранова [21], С. Raunkiaer [22]. Онтогенетические состояния выделяли на основании комплекса качественных признаков в соответствии с дискретным описанием онтогенеза [21, 23, 24], с учетом данных И.А. Головенкиной и др. [25]. Абсолютный и условный [26] возраст особей определяли по числу годовых приростов, легко различаемых по остаткам черешков прошлогодних листьев у метамеров на их границах. Более старые приросты определяли по сохранившимся на корневище остаткам жилок отмерших черешков. После их опадения границы годовых приростов просматриваются по заметным изменениям длины и толщины междоузлий. У еще более старых особей условный возраст растения определяли ориентировочно с учетом ежегодного прироста не более 3–5 мм.

### Результаты исследования и обсуждение

**Экология.** В соответствии с представлениями Л.Г. Раменского [9] *C. sumensis* оценивается как сухостепное растение бедных почв с резко пере-

менным увлажнением и относится к экологической группе ксерофит – ксеромезофит. Согласно шкалам Е. Ландольта [12] он – полусветовое растение, которое часто произрастает на полном свете и лишь иногда – при некотором затенении. Встречается на сухих почвах, избегая очень сухих и очень влажных мест обитания; бедных, с небольшим гумусовым горизонтом; песчаных; довольно хорошо аэрируемых. По Г. Элленбергу [11], данный вид характеризуется как полусветовое и как полностью световое растение сухих почв, бедных по содержанию минерального азота.

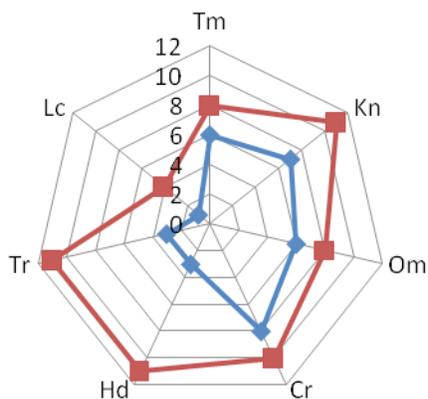
По шкалам Д.Н. Цыганова [10] *C. sumensis* – светолюбивый гелиофит открытых пространств, псаммофит, мезотроф. Формула его экологических предпочтений (рис. 1):  $Tm_{6-8} Kp_{7-11} Om_{6-8} Cr_{8-10} Hd_{3-11} Tr_{3-11} Lc_{1-4}$ .

На основе градации шкал Д.Н. Цыганова [10] по методике Л.А. Жуковой [27] определена экологическая валентность *C. sumensis* как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах. Установлена низкая валентность этого вида к факторам: термоклиматическому ( $Tm = 0,24$ ), континентальности климата ( $Kp = 0,33$ ), омброклиматическому фактору аридности–гумидности ( $Om = 0,2$ ), криоклиматическому ( $Cr = 0,2$ ), увлажнению ( $Hd = 0,39$ ); средняя валентность – к солевому режиму почв ( $Tr = 0,47$ ) и к освещению / затенению ( $Lc = 0,44$ ).

Короткая запись, характеризующая набор экологических валентностей по отношению к набору факторов местообитания *C. sumensis*, выглядит следующим образом:  $M_{Tr, Lc} C_{Tm, Kp, Om, Cr, Hd}$  где  $M$  – мезовалентность,  $C$  – стеновалентность.

Индекс толерантности ( $I_t$ ), по Л.А. Жуковой [27], определён для *C. sumensis* в значении 0,32. В совокупности ко всем факторам этот показатель характеризует его как малочисленный и малораспространённый гемистенобионт. Согласно климатическим шкалам ( $Tm, Kp, Om, Cr$ )  $I_t$  равен 0,18, что характеризует изучаемый вид как стенобионт. Для почвенных факторов ( $Tr, Hd$ ) индекс толерантности равен 0,38 и определяет *C. sumensis* как гемистенобионт.

*C. sumensis* встречается в естественных условиях на выходах известняков, что позволяет, по-видимому, отнести его к факультативным кальцеофилам. На этих участках с более «тёплыми» почвами компенсируется стенобионтность растения по отношению к термоклиматическому фактору, а средняя валентность к солевому режиму почв не препятствует существованию его на известняках. Остепнённые и лишайниковые сосняки на песках в таёжной зоне и в подзоне хвойно-широколиственных лесов являются интразональными сообществами. Они отличаются от других лесов этих территорий более высокими значениями температур в течение вегетационного периода. Последнее, по-видимому, обеспечивает существование этого вида на северо-востоке его ареала. Поддерживают существование особей *C. sumensis*, как и других степняков, кроме того, и антропогенные изменения территорий.



**Рис. 1.** Графическая модель амплитуды экологического ареала *Centaurea sumensis*:

Tm – термоклиматическая шкала; Kn – шкала континентальности климата;

Om – шкала аридности–гумидности; Cr – криоклиматическая шкала;

Hd – шкала увлажнения почвы; Tr – шкала солевого режима;

Lc – шкала освещенности–затенённости

[Fig. 1. Graphic model of *Centaurea sumensis* ecological range amplitude:

Tm - Thermo-climatic scale; Kn - Continental climate scale; Om - Aridity/humidity scale;

Cr - Cryoclimatic scale; Hd - Soil moisture scale; Tr - Salt regime scale; Lc - Luminance/opacity scale]

**Биоморфология.** С позиций современной биоморфологии *C. sumensis* – поликарпическое моноцентрическое вегетивно-неподвижное многолетнее короткокорневищное-стержнекорневое летне-зеленое травянистое растение с поздней морфологической дезинтеграцией и двумя типами побегов. Оси первого и n-го порядков вегетативные, с листьями срединной формации, многолетние розеточные ортотропные, полегающие по мере нарастания с формированием эпигеогенного корневища в основании. Боковые побеги стелющиеся, вегетативно-генеративные однолетние, удлиненные, олиственные, с разными по степени расчленения листовыми пластинками. По классификации Х. Раункиера [22] это растение относится к гемикриптофитам. В начале онтогенеза корневая система стержневая. Во взрослом состоянии растение укореняется за счет образования вторичных стержневых корней.

Побеговые системы формируются, согласно терминологии Т.И. Серебряковой [28], по моноподиальной розеточной модели побегообразования. Специализированные вегетативно-генеративные олиственные побеги *C. sumensis* развиваются из почек, расположенных в пазухах прошлогодних зеленых листьев, трогаются в рост после одного периода покоя (на следующий год после заложения). Поэтому по происхождению они соответствуют побегам возобновления трав сезонного климата, но не аналогичны по структуре типичным монокарпическим побегам: отсутствует зона возобновления. Цветение годовичного побега (годового прироста оси) у *C. sumensis* переносится, как и у некоторых кустарников рода *Rubus* L. [29], на следующий год.

По-видимому, такой тип побегообразования у трав представляет особый не описанный ранее вариант моноподиальной розеточной модели.

Моноподиальные оси этого василька нарастают и цветут в течение нескольких лет, поэтому являются поликарпическими полициклическими. В развитии их по аналогии с олигоциклическими олигокарпическими побегими вероник [30, 31] выделяются вегетативная фаза (развитие до первого цветения), вегетативно-генеративная фаза (период от первого цветения до последнего) и фаза постгенеративного ассимилирующего побега (последующее вегетативное нарастание до прекращения деятельности апикальной меристемы). Последняя фаза может быть длительной (до нескольких десятков лет) при жизни в условиях недостаточного освещения. Эпигеогенные корневища достигают у таких растений в длину более 10 см при ежегодном приросте в 3–5 мм.

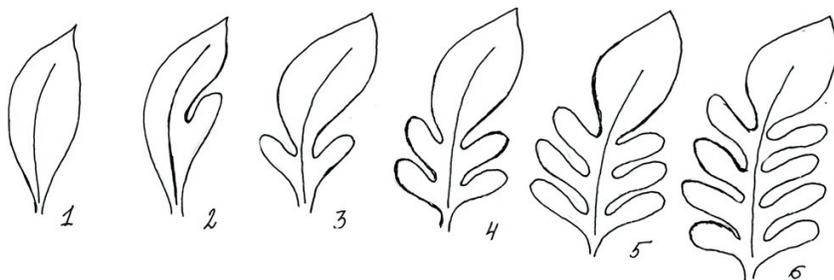
Участки такой моноподиальной оси у *C. sumensis* не одинаковы и функционально. Поэтому в ее строении, как у некоторых вероник, а также в побеговых системах *Alchemilla pastoralis* Bus. [32], *Convalla majalis* L. [33], *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltl. [34] мы также выделяем несколько зон. Вегетативная зона – участок оси до метамера с первым вегетативно-генеративным побегом. Вегетативно-генеративная зона – часть побега от места расположения первого вегетативно-генеративного побега до последнего в составе оси. Зона вторичного вегетативного нарастания – вегетативный участок в период заключительного этапа нарастания оси.

В развитии оси могут быть перерывы в цветении, особенно в условиях недостаточного освещения. Целостное растение состоит в зависимости от онтогенетического состояния из одной или нескольких таких полициклических поликарпических скелетных осей (детально об этом сказано в разделе «Онторморфогенез»).

**Онтогенез.** Семянки плосковатые, темно-коричневые, суженные к концам, 4–5 мм длиной, с рыжеватым хохолком 1–2 мм длиной. Прорастание надземное. В ходе работы установлено, что возобновляются особи главным образом на открытых хорошо освещенных местах.

*Проростки* (р) имеют хорошо заметный главный корень и две небольшие семядоли 5–8 мм длиной, которые рано отмирают, оставляя два отчетливо видимых рубца. Фаза онтоморфогенеза – первичный вегетативный розеточный побег.

У *ювенильных* (j) растений первые настоящие листья черешковые, листовая пластинка цельная, обратноузкойцевидная, длиной 1–1,5 см и шириной 5–7 мм, с клиновидным основанием, плавно переходящим в черешок (рис. 2, 1). Размеры следующих листьев увеличиваются незначительно, форма остается прежней. Такие листья мы относим к листьям первого типа. Гипокотиль короткий. Подземная часть растения представлена неветвящимся главным корнем, уходящим в почву на глубину 6–7,5 см (рис. 3, j). Фаза онтоморфогенеза – первичный вегетативный розеточный побег.



**Рис. 2.** Типы листьев у *Centaurea sumensis*:

1 – листья первого типа; 2 – листья второго типа; 3 – листья третьего типа; 4 – листья четвертого типа; 5 – листья пятого типа; 6 – листья шестого типа

[Fig. 2. Types of leaves in *Centaurea sumensis*:

1 - Leaves of the first type; 2 - Leaves of the second type; 3 - Leaves of the third type;

4 - Leaves of the fourth type; 5 - Leaves of the fifth type; 6 - Leaves of the sixth type]

При переходе в *имматурное* (im) онтогенетическое состояние главный побег полегает, в основании гипокотилиа образуется крупный придаточный корень длиной до 8 см, в будущем – вторичный стержневой. После отмирания главного корня он обеспечивает почвенное питание и закрепление растения в грунте. В надземной части образуются черешковые листья с одним сегментом в основании листовой пластинки (рис. 2, 2). Это листья второго типа. Длина пластинки листа достигает 5 см, размер наиболее широкой части 1–2 см. Такие растения имеют абсолютный [26] возраст 2–3 года (рис. 3, im).

Во *взрослом вегетативном* (v) онтогенетическом состоянии у растений формируются листья третьего типа: черешковые с одной парой сегментов (рис. 2, 3), а также черешковые листья четвертого типа – с двумя парами сегментов (рис. 2, 4) в основании листовой пластинки. Почвенное питание обеспечивается за счёт одного-двух вторичных стержневых корней. Абсолютный возраст таких особей 4–5 лет (рис. 3, v).

Особям *C. sumensis* этого онтогенетического состояния свойственна поливариантность развития [24]. Она проявляется в разных типах нарастания и ветвлении побеговой системы. При моноподиальном нарастании главной оси растение остается одноосным моноцентрическим в виде первичного вегетативного розеточного побега (здесь и далее фаза онтоморфогенеза охарактеризована по строению надземной сферы растения). В случае отмирания верхушки оси или апикальной меристемы происходит перевершинивание с образованием симподиальной одноосной (монохазия) или двухосной (дихазия) побеговых систем, а растение в последнем случае переходит в фазу первичного куста, оставаясь по-прежнему моноцентрическим.

В будущем такие растения становятся *раннегенеративными* (g<sub>1</sub>). Листья розеточного побега у них перистораздельные, с тремя парами супротивных листовых долей – листья пятого типа (рис. 2, 5). Верхний сегмент листовой пластинки всегда крупнее остальных. У некоторых особей листья имеют не-

парное число боковых сегментов. Возможно, это связано с особенностями деятельности краевых меристем. Осенью на скелетной оси после цветения формируются листья первого и третьего типов. Из пазушных почек именно этих листьев образуются на следующий год от двух до пяти стелющихся боковых вегетативно-генеративных удлиненных однолетних побегов длиной до 15 см. Листья этих побегов изменяются по числу сегментов акропетально. Они по сравнению с листьями розеточного побега меньших размеров и с более мелкими сегментами. В верхней части этих побегов за 1–3 метамера под корзинкой из пазушных почек обогащения образуются 1–2 боковых побега. Они удлиненные, состоят из 1–2 метамеров с цельными листьями первого типа и терминального соцветия. Выше расположены метамеры также с цельными листьями, постепенно переходящими в листочки обертки терминального соцветия. Раннегенеративные растения морфологически целостные, состоят из одной или двух вегетативно-генеративных моноподиально нарастающих осей (рис. 3,  $g_1$ ). В зависимости от состояния апикальной меристемы и ветвления первичной оси растения этого онтогенетического состояния могут быть в виде: 1) первичной вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси; 2) симподия-монохазия в виде вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси; 3) первичного куста из нескольких вегетативно-генеративных розеточных скелетных осей.

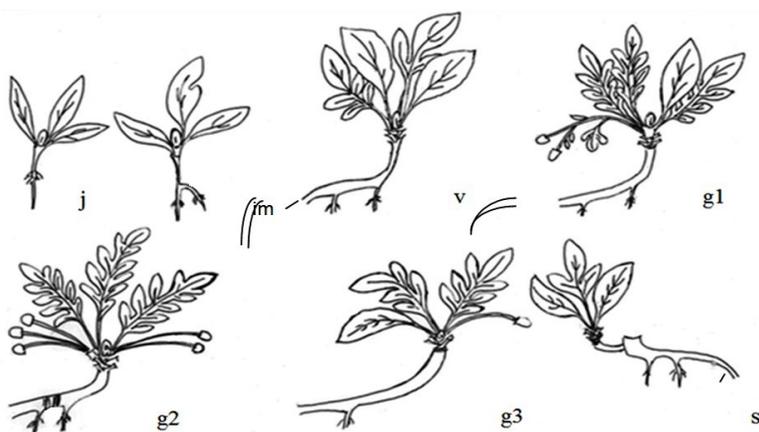


Рис. 3. Онтогенетические состояния *Centaurea sumensis*:

j – ювенильное; im – имматурное; v – взрослое вегетативное;

$g_1$  – раннегенеративное;  $g_2$  – среднегенеративное (изображена одна ось рыхлого куста);  $g_3$  – позднегенеративное; s – сенильное

[Fig. 3. *Centaurea sumensis* ontogenetic states: j - juvenile; im - immature; v - adult vegetative;  $g_1$  - young;  $g_2$  - mature (one loose bush axis is shown);  $g_3$  - old; s - senile]

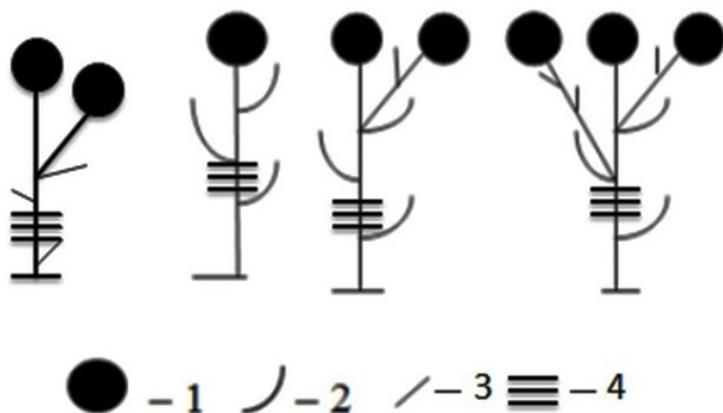
У зрелых генеративных особей ( $g_2$ ) верхушка главной вегетативной оси отмирает с образованием одной или нескольких осей замещения. Позднее все растения этого онтогенетического состояния переходят в следующую

фазу онтоморфогенеза – рыхлый куст из боковых моноподиально нарастающих вегетативно-генеративных розеточных осей. Листья на вегетативном побеге у этих растений имеют три или четыре пары сегментов, иногда может быть непарное их число, но всегда не менее четырех. У этих особей имеется три и более крупных придаточных корня. Число цветоносных побегов в составе всей особи достигает 15–20. Боковым однолетним вегетативно-генеративным побегам свойственна морфологическая поливариантность, особенно на хорошо освещенных местах. Она выражается в ветвлении побега, разном числе корзинок в его составе (не более трех) и наличием паракладиев (рис. 4).

В конце этого периода онтогенеза у *C. sumensis*, как и у многих других трав сезонного климата [23], возможен перерыв в цветении отдельных осей, а также партикуляция в результате отмирания базальных участков осей  $n$ -го и  $n+1$ -го порядков. Партикуляция старческая, без омоложения особей (рис. 3,  $g_2$ ). Дочерние особи формируют компактный клон. Часть их отмирает, не переходя в следующее онтогенетическое состояние. Другие становятся позднегенеративными ( $g_3$ ). В это время листовые пластинки у растений с одной, иногда с тремя или двумя парами сегментов. Растение имеет 1-2 стелющихся вегетативно-генеративных побега длиной 12–15 см (рис. 3,  $g_3$ ).

Сенильные растения ( $s$ ) могут быть одноосными, представленными одним вегетативным розеточным побегом, или симподиальной системой резидов из осей побегов прошлых лет с вегетативным розеточным побегом на верхушке оси последнего порядка ветвления. У таких растений формируются листья ювенильного (первого) типа – цельные продолговато-ланцетные, с острой верхушкой, длиной 5–7,5 см и шириной 1,5–2 см (рис. 3,  $s$ ). Поэтому особи *C. sumensis* в виде вегетативного моноподия могут быть временно нецветущими позднегенеративными, а также сенильными.

Онтогенез *C. sumensis*, по Л.А. Жуковой [24], полный, но в зависимости от условий может изменяться. Динамическая поливариантность проявляется в смене способа нарастания скелетных осей, ветвлении растений в вегетативном онтогенетическом состоянии и в различной скорости индивидуального развития особей: при ухудшении условий обитания, особенно при затенении, растение существует в течение десятков лет в вегетативном состоянии. Это можно рассматривать как задержку развития в виде перерыва в цветении на длительное время. Особенно это свойственно растениям в елово-сосновых лесах зеленомошниковых, формирующихся на месте чистых сосняков травяных или лишайниковых. В этих условиях *C. sumensis* ведет себя в соответствии с представлениями Л.Г. Раменского [35] как типичный специализированный пациент. При осветлении подобных сообществ отмечено зацветание таких растений, что обеспечивает увеличение численности особей, семенное поддержание и изменение возрастного спектра ценопопуляции. В целом – восстановление более многочисленных в прошлом ценопопуляций и сохранение этого редкого вида.



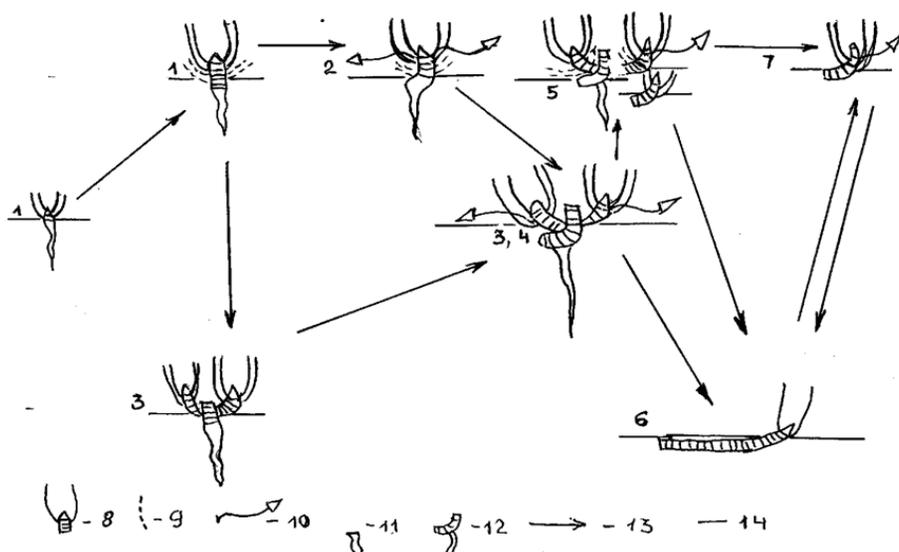
**Рис. 4.** Поливариантность вегетативно-генеративных побегов *Centaurea sumensis*:  
 1 – соцветие; 2 – лист; 3 – листья в составе паракладиев;  
 4 – число метамеров, подобных расположенным ниже в составе побега  
 [Fig. 4. Polyvariety of *Centaurea sumensis* vegetative-generative shoots: 1 - Inflorescence; 2 - Leaf;  
 3 - Leaves in paracladia composition; 4 - Number of metamers identical  
 to those situated below in the shoot]

**Онторморфогенез.** В ходе онтоморфогенеза василек сумской проходит несколько фаз морфогенеза (рис. 5). Прегенеративные особи могут находиться в таких фазах морфогенеза: первичный вегетативный розеточный побег, первичная вегетативная розеточная скелетная ось, а также первичный куст из вегетативных розеточных побегов. Соответственно ранние генеративные особи могут быть представлены одной вегетативно-генеративной осью, сформированной на основе первичного вегетативного розеточного побега или первичным кустом из вегетативно-генеративных скелетных осей. Рыхлый куст формируется у ранних и зрелых генеративных особей. Оси его – полициклические поликарпические вегетативно-генеративные скелетные. В этой фазе растение имеет типичную (основную) жизненную форму. Позднее происходит морфологическая дезинтеграция по типу старческого распада. Партикулы в виде вегетативных и вегетативно-генеративных скелетных осей или моно- и дихазиев из них находятся в  $g_3$  и образуют компактный клон. Далее многие из них отмирают и растение существует в виде отдельных партикул. Именно за счет их василек сумской способен существовать долго, особенно при недостатке света при смене сосняков елово-сосновыми или сосново-еловыми лесами и формирующемся моховом слое в составе растительности. Последнее способствует длительному существованию растений практически без корней. Особи имеют вид вегетативного временно не цветущего моноподия. Это следующая фаза морфогенеза *C. sumensis* в постгенеративном периоде.

Чем выше освещенность и меньше сомкнутость травянистого яруса, тем выше энергия семенного воспроизведения, короче жизненный цикл растения. Они могут отмирать, минуя постгенеративный период. Последнее свой-

ственно растениям, произрастающим на освещенных местах, особенно при антропогенных нарушениях растительного покрова.

Таким образом, в онтоморфогенезе василька сумского выделены следующие фазы: 1) первичный вегетативный розеточный побег или первичная вегетативная розеточная скелетная ось (рис. 5, 1); 2) первичная вегетативно-генеративная розеточная скелетная ось (рис. 5, 2); 3) первичный куст из розеточных вегетативных (рис. 5, 3) или вегетативно-генеративных (рис. 5, 3, 4) скелетных осей; 4) рыхлый куст (рис. 5, 4); 5) компактный клон (рис. 5, 5-7) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия из вегетативной / вегетативно-генеративной розеточной скелетной оси (рис. 5, 6, 7). Онторморфогенез *C. sumensis* в зависимости от условий среды может идти по нескольким логически возможным путям. При постепенном затенении: 1) 1 → 2 → 3, 4 → 5 → 6; 2) 1 → 2 → 3, 4 → 5 → 6 - 7 → 6; 3) 1 → 2 → 3, 4 → 5 → 6 - 7; 4) 1 → 2 → 3, 4 → 5 → 6 → 5 → 6 - 7; 5) 1 → 3, 4 → 5 → 6 → 7 → 6; 6) 1 → 2 → 3, 4 → 5. На свету изменения габитуса растения следующие: 1 → 2 → 3, 4.



**Рис. 5.** Схема путей онтоморфогенеза *Centaurea sumensis*:

- 1-7 – фазы онтоморфогенеза; 8 – розеточный побег с зелеными листьями;
- 9 – отмершие листья; 10 – вегетативно-генеративные однолетние побеги;
- 11 – главный корень; 12 – вторичный стержневой корень; 13 – направление путей онтоморфогенеза; 14 – уровень почвы

[Fig. 5. Ways of *Centaurea sumensis* ontomorphogenesis:

- 1-7 - Ontomorphogenesis phases; 8 - Rosette-like shoot with green leaves; 9 - Dead leaves;
- 10 - Vegetative-generative annual shoots; 11 - Taproot; 12 - Secondary taproot;
- 13 - Direction of ontomorphogenesis ways; 14 - Soil level]

Поливариантность онтогенеза, морфологическая поливариантность однолетних вегетативно-генеративных боковых побегов, а также специализиро-

ванная пациентность *C. sumensis*, как и других степных видов [6], позволяет ему сохраняться до настоящего времени на северо-восточном пределе распространения на песчаных почвах в сосняках. Поэтому для сохранения этого вида необходимо препятствие смене сосновых лесов еловыми путём поддержания высокой освещенности (до полноты древостоя не более 0,4) и изъятия ели как нецелевой породы при лесопользовании. Полученные данные подтверждают представления о необходимости регулируемой хозяйственной деятельности для сохранения сосняков и ООПТ «Медведский бор» в целом [36].

### Выводы

1. *C. sumensis* – евразийский степной вид с широким экологическим ареалом; мезобионт по отношению к солевому режиму почв и освещенности / затенению; стенобионт по факторам: температурному, аридности / гумидности, криоклиматическому, континентальности климата, влажности.

2. *C. sumensis* – моноцентрическое короткокорневищно-стержнекорневое вегетативно неподвижное растение с поздней морфологической дезинтеграцией и двумя типами побегов: вегетативный розеточный многолетний первичный и n+1-го порядков и вегетативно-генеративные удлинённые, однолетние, боковые. Модель побегообразования моноподиальная розеточная.

3. В онтогенезе *C. sumensis* выделено 3 периода и 9 онтогенетических состояний. Онтогенез полный, с прохождением всех онтогенетических состояний в затенении и обрывающийся на свету.

4. Онтоморфогенез *C. sumensis* определяется последовательным чередованием следующих фаз: 1) первичный вегетативный розеточный побег или первичная вегетативная розеточная скелетная ось; 2) первичная вегетативно-генеративная розеточная скелетная ось; 3) первичный куст из розеточных вегетативных или вегетативно-генеративных скелетных осей; 4) рыхлый куст; 5) компактный клон; 6) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия из вегетативной розеточной скелетной оси; 7) партикула в виде моноподия, редко симподия – монохазия в виде вегетативно-генеративной розеточной скелетной осей – в разных комбинациях в связи с условиями среды.

5. *C. sumensis* характеризуется дуализмом жизненных стратегий: на освещенных местах он эксплерент, а в затенении – специализированный пациент, что позволило этому степному виду сохранить участки в прошлом более широкого ареала в подзоне южной тайги и обеспечивает поддержание ценопопуляции в настоящее время.

6. Для сохранения *C. sumensis* в сосновых лесах на северо-восточном участке ареала следует поддерживать высокую освещенность в этих сообществах и препятствовать преобразованию их в еловые.

### Литература

1. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / под ред.

- В.Н. Большакова, П.Л. Горчаковского. Екатеринбург : Издательство Уральского университета, 1996. 280 с.
2. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. / под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров : Кировская областная типография, 2014. 336 с.
  3. Клоков М.В. Род *Centaurea* подрод *Heterolophus* // Флора СССР / под ред. Е.Г. Боброва, С.К. Черепанова. М. ; Л. : Наука, 1963. Вып. 28. С. 463–477.
  4. Губанов И.А., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР. М. : Просвещение, 1981. 287 с.
  5. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М. : Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. 520 с.
  6. Савиных Н.П. Сохранение биоразнообразия с позиций биоморфологии // Вестник Тверского государственного ун-та. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 23. С. 195–209.
  7. Исупова Е.М. Рельеф // Энциклопедия Земли Вятской. Природа : в 10 т. Т. 7 : Природа. Киров : Областная писательская организация, 1997. С. 112–137.
  8. Савиных Н.П., Пересторонина О.Н. Экспедиционные исследования по изучению флоры и растительности особо охраняемой природной территории Медведский бор. Депонированный отчет. Гос. рег. № 02.200.200898. Киров, 2002. 453 с.
  9. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
  10. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
  11. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scriptageobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.
  12. Landolt E. Ökologische Zeigerwertezur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich, 1977. Vol. 64. P. 1–208.
  13. Михайловская И.С. Стрoение растений в связи с условиями жизни / И.С. Михайловская. М. : Просвещение, 1977. 104 с.
  14. Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров : ООО Лобань, 2008. 355 с.
  15. Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н.П. Савиных. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2012. 610 с.
  16. Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества), 28–31 мая 2014 г. / ФГБОУ ВПО Вят. гос. гуманитар. ун-т, Рус. бот. о-во. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2014. 358 с.
  17. Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 4. С. 495–508.
  18. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiophytae : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 314 с.
  19. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
  20. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. С. 14–44.
  21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

22. *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical geography. Oxford, 1934. 632 p.
23. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
24. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола : РИИК Ланар, 1995. 224 с.
25. *Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А.* Онтогенез василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений : в 2 т. Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2000. Т. 2. С. 169–179.
26. *Кренке Н.П.* Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М. : Сельхозгиз, 1940. 136 с.
27. *Жукова Л.А.* Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1. / отв. ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. С. 256–270.
28. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 2. С. 112–128.
29. *Гатцук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М.* Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений высших растений. М. : Наука, 1974. С. 16–36.
30. *Савиных Н.П.* Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 3. С. 92–105.
31. *Савиных Н.П.* Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 86, вып. 5. С. 89–98.
32. *Петухова Л.В.* Онтогенез и структура манжетки пастушьей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 3. С. 120–130.
33. *Блинова А.В., Савиных Н.П.* Побегообразование ландыша майского // Экология родного края: проблемы и пути решения. Кн. 1 : Материалы Всерос. молодёж. науч.-практ. конф. с междунар. участием, 23–25 апр. 2012 г. Киров : Лобань, 2012. С. 98–100.
34. *Чермных Л.Н., Савиных Н.П.* К биоморфологии лапчатки распростёртой // Экология родного края: проблемы и пути решения. Кн. 1 : Материалы Всерос. молодёж. науч.-практ. конф. с междунар. участием, 23–25 апр. 2012 г. Киров : Лобань, 2012. С. 104–107.
35. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. : Сельхозгиз, 1938. 620 с.
36. *Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Шабалкина С.В.* Системный подход в поддержании лесных сообществ ООПТ // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. 2014. Т. 19, № 5. С. 1559–1562.

Поступила 30.12.2015 г.; повторно 15.03.2016 г.;  
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

**Авторский коллектив:**

**Савиных Наталья Павловна** – д-р. биол. наук, проф. кафедры биологии Института естественных наук Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров, Россия).

E-mail: [savva\\_09@mail.ru](mailto:savva_09@mail.ru)

**Шишкина Наталья Ивановна** – аспирант кафедры биологии Института естественных наук Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров, Россия).

E-mail: [nataliashishkina@rambler.ru](mailto:nataliashishkina@rambler.ru)

Savinykh NP, Shishkina NI. *Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):69-86. doi: 10.17223/19988591/34/5 In Russian, English summary

**Natalia P. Savinykh, Natalia I. Shishkina**

*Vyatka State University of Humanities, Institute of Natural Sciences, Kirov, Russian Federation*

### ***Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection**

The aim of our research was to study the features of structural organization and ontogeny of *Centaurea sumensis* Kalen. ontomorphogenesis (III category of protection in the Red Book of Kirov region, Middle Urals and other regions of Russia). We conducted our study in 2009-2014 in different areas: in plantations of 30-year old pines, in open areas under power lines, along roads and in some areas of pine forests of different types and age of the protected area “Medvedsky Bor” (Kirov Region). We studied and described the structure and development of individual plants from the point of ontogenetic structural and morphological approaches using comparative morphological and rhythmological methods. Environmental preferences of plants were evaluated according to known scales (LG Ramenskiy, DN Tsyganov, H Ellenberg and E Landolt).

We found that *C. sumensis* is a Eurasian steppe species with a wide ecological range: mezobiont in relation to the salt regime of soils and luminance; stenobiont according to the following factors: temperature, aridity/humidity, cryoclimatic and humidity; monocentric short rhizome fixed vegetative plant with late specialized morphological disintegration and two types of shoots: long vegetative rosette forming a skeletal axis and vegetative-generative elongated annual; shoot formation model is monopodial rosette. We described three periods and nine developmental states in *C. sumensis* ontogenesis. We established that due to environmental conditions in plant ontomorphogenesis in various combinations phases alternate: primary vegetative rosette shoot or primary vegetative rosette skeletal axis; primary vegetative-generative rosette skeletal axis; primary bush from rosette vegetative or vegetative-generative skeletal axes; loose bush; compact clone; particula in the form of monopodium, rarely sympodium-monachasium from vegetative or vegetative-generative rosette skeletal axis. We identified the polyvariety of ontogeny and the dualism of *C. sumensis* life strategies: exlerpent on lit areas and specialized patient in the shade. To conserve *C. sumensis* in pine forests on sands in the north-eastern sector of the area we suggest maintaining a high luminance and preventing their transformation into spruce forests. It is consistent with general trends of conservation of steppe pine forests on the protected territory “Medvedsky Forest” and in other regions.

*The article contains 5 Figures, 36 References.*

**Key words:** *Centaurea sumensis*; rare species; ontogeny; ontomorphogenesis; biomorphology; biodiversity conservation.

### ***References***

1. Krasnaya kniga Srednego Urala (Sverdlovskaya i Permskaya oblasti): Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rasteniy [The Red Book of the Middle Urals (Sverdlovsk and Perm regions): Rare and endangered species of

- animals and plants]. Bol'shakov VN, Gorchakovskii PL, editors. Ekaterinburg: Ural'skiy universitety Publ.; 1996. 208 p. In Russian
2. Krasnaya kniga Kirovskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby [The Red Book of Kirov region: Animals, plants and mushrooms]. 2nd ed. Baranova OG, Lachokha EP, Ryabov VM, Sotnikov VN, Tarasova EM, Tselishcheva LG, editors. Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2014. 336 p. In Russian
  3. Klovov MV. Rod *Centaurea* podrod *Heterolophus* [The genus *Centaurea* subgenus *Heterolophus*]. In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 28. Bobrov EG, Cherepanov SK, editors. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1963. pp. 463-477. In Russian
  4. Gubanov IA, Novikov VS, Tikhomirov VN. Opredelitel' vysshikh rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR [The indicator of higher plants of the middle belt of the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1981. 287 p. In Russian
  5. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tikhomirov VN. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. T. 3: Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepstyne) [Illustrated indicator of the Middle Russia Plants. Vol. 3: Angiospermae (Dicotyledons: Choripetalae)]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, Institut tekhnologicheskikh issledovaniy Publ.; 2004. 520 p. In Russian
  6. Savinykh NP. Conservation of biodiversity in terms of biomorphy. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:195-209. In Russian
  7. Isupova EM. Rel'ef [Relief]. In: *Entsiklopediya Zemli Vyatskoy v 10 tomakh. Tom 7: Priroda* [The Encyclopedia of Vyatka Land in 10 vol. Vol. 7: Nature]. Kirov: Oblastnaya pisatel'skaya organizatsiya Publ.; 1997. pp. 112-137. In Russian
  8. Savinykh NP, Perestoronina ON. Ekspeditsionnye issledovaniya po izucheniyu flory i rastitel'nosti osobo okhranyaemoy prirodnoy territorii "Medvedskiy bor" [Expeditional studies of the flora and vegetation of the specially protected natural territory "Medvedsky Bor"]. Deponirovannyi otchet. Gos. reg. № 02.200.200898. Kirov; 2002. 453 p. In Russian
  9. Ramenskii LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipov NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological evaluation of fodder lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
  10. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [Phytoindication of environmental regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 198 p. In Russian
  11. Ellenberg H, Weber HE, Dull R. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scriptageobotanica*. 1991;18:1-248. In German
  12. Landolt E. Ökologische Zeigerwertezur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich*. 1977;64:1-208. In German
  13. Mikhaylovskaya IS. Stroenie rasteniy v svyazi s usloviyami zhizni [The structure of plants due to living conditions]. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1977. 104 p. In Russian
  14. Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniy [Modern approaches to the description of plant structure]. Savinykh NP, Bobrov YA, editors. Kirov: OOO Loban' Publ.; 2008. 355 p. In Russian
  15. Aktual'nye problemy sovremennoy biomorfologii [Current problems of modern biomorphy]. Savinykh NP, editor. Kirov: Raduga-PRESS Publ.; 2012. 610 p. In Russian
  16. Fundamental'naya i prikladnaya biomorfologiya v botanicheskikh i ekologicheskikh issledovaniyakh: materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem [Fundamental and applied geomorphology in botanical and zoological studies. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. with Int. Participation (Kirov, Russia, 28-31 May, 2014)]. Savinykh NP, editor. Kirov: Raduga-PRESS Publ.; 2014. 358 p. In Russian
  17. Meyen SV. Osnovnye aspekty tipologii organizmov [Main aspects of organism typology]. *J. of General Biology*. 1978;39(4):495-508. In Russian

18. Shorina NI. *Ekologicheskaya morfologiya i populyatsionnaya biologiya predstaviteley podklassa Polypodiophytae* [Ecological morphology and population biology of *Polypodiophyta* species. DrSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute; 1994. 314 p. In Russian
19. Serebryakov IG. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* [Ecological plant morphology: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
20. Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Toropova NA, Falikov LD. Kriterii vydeleniya voznrastnykh sostoyaniy i osobennosti khoda ontogeneza u rasteniy razlichnykh biomorf [Criteria for isolating age states and features of ontogeny progress in plants of different biomorphs]. In: *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 14-44. In Russian
21. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsii vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age range of coenopopulations as functions of time and energy wave processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki – Scientific reports of Higher Education. Biological sciences.* 1975;2:7-34. In Russian
22. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Translated into English by H Gilbert-Carter, A Fausbøll, AG Tansley. Oxford: Oxford University Press; 1934. 632 p.
23. Rabotnov TA. Zhiznenny tsikl mnogoletnykh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika – Works BIN AN SSSR. Series III Geobotany.* 1950;6:7-204. In Russian
24. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Populational life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK Lanar Publ.; 1995. 224 p. In Russian
25. Golovenkina IA, Fayzullina SYa, Zhukova LA. Ontogenez vasil'ka sumskogo (*Centaurea sumensis* Kalen.) [The ontogeny of *Centaurea sumensis* Kalen.]. In: *Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy* [Ontogenetic atlas of medicinal plants in 2 vols. Vol. 2.]. Zhukova LA, editor. Yoshkar-Ola: Mariyskiy gosudarstvennyy universitet Publ.; 2000. pp.169-179. In Russian
26. Krenke NP. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primeneniye [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1940. 136 p. In Russian
27. Zhukova LA. Otsenka ekologicheskoy valentnosti vidov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp [Assessment of ecological valence of the main types of ecocenotic groups]. In: *Vostochnoevropeyskie lesa. Istoriya v golotsene i sovremennost'. T. 1.* [East European forests. The history in the Holocene and the present time. Vol. 1]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 256-270. In Russian
28. Serebryakova TI. Ob osnovnykh «arkhitekturnykh modelyakh» travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniy [On the main “architectural models” of herbaceous perennials and modi of their transformations]. *Bylleten” Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1977;82(2):112-128. In Russian
29. Gattsuk LE, Derviz-Sokolova TG, Ivanova IV, Shafranova LM. Puti perekhoda ot kustarnikovykh form k travyanistym v nekotorykh taksonakh pokrytosemennykh [The ways of transition from shrubby to grassy forms in some taxons of angiosperms]. In: *Problemy filogenii vysshikh rasteniy* [Problems of phylogeny of higher plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1974. pp. 16-36. In Russian
30. Savinykh NP. Pobegoobrazovanie i vzaimootnosheniye zhiznennykh form v sektsii *Veronica* roda *Veronica* L. [Shoot formation and interrelationship of life forms in the section *Veronica* of the genus *Veronica* L.]. *Bylleten” Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological*

- series. 1979;84(3):92-105. In Russian
31. Savinykh NP. Evolyutsionnye preobrazovaniya pobegovykh sistem pri formirovaniі trav sezonogo klimata (na primere sektsii *Veronica* roda *Veronica* L.) [Evolutionary changes of shoot systems during the formation of seasonal climate grasses (the case of section *Veronica* genus *Veronica* L.)]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1982;87(5):89-98. In Russian
  32. Petukhova LV. Ontogenez i struktura manzhetki pastush'ey [*Alchemilla pastoralis* ontogeny and structure]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1977;82(3):120-130. In Russian
  33. Blinova AV, Savinykh NP. Pobegoobrazovanie landysha mayskogo [*Convallaria majalis* shoot formation]. In: *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti resheniya* [Ecology of the native land: problems and solutions. Vol. 1. Proc. of the Youth Sci. Conf. with Int. Part. (Kirov, Russia, 23-25 April, 2012)]. Kirov: Loban'Publ.; 2012. pp. 98-100. In Russian
  34. Chermnykh LN, Savinykh NP. K biomorfologii lapchatki rasprostertoy [On *Potentilla humifusa* biomorphology]. In: *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti resheniya* [Ecology of the native land: problems and solutions. Vol. 1. Proc. of the Youth Sci. Conf. with Int. Part. (Kirov, Russia, 23-25 April, 2012)]. Kirov: Loban'Publ.; 2012. pp. 104-107. In Russian
  35. Ramenskiy LG. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel' [Introduction to a complex soil-geobotanical study of lands]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1938. 620 p.
  36. Savinykh NP, Perestoronina ON, Shabalkina SV. Systematic approach in maintaining of pine forests of special protected nature resources. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki – Tambov University Reports. Series: Natural and Technical sciences.* 2014;19(5):1559-1562. In Russian

Received 30 December 2015; Revised 15 March 2016;

Accepted 27 April 2016; Published 23 June 2016.

**Author info:**

**Savinykh Natalia P.** Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Vyatka State University of Humanities, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.

E- mail: [savva\\_09@mail.ru](mailto:savva_09@mail.ru)

**Shishkina Natalia I.** Postgraduate Student, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Vyatka State University of Humanities, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.

E- mail: [nataliashishkina@rambler.ru](mailto:nataliashishkina@rambler.ru)

УДК 582.31/9 (571.53)  
doi: 10.17223/19988591/34/6

**В.В. Чепинога<sup>1,2</sup>, С.В. Солодянкина<sup>1,2</sup>, В.П. Иванова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, г. Иркутск, Россия

<sup>2</sup>Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия

## **Распространение некоторых синантропных растений в историческом центре города Иркутска (Восточная Сибирь)**

Работа выполнена в рамках программы НИР Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, проекты № VIII.79.2.3 и № VIII.79.2.5.

В результате сеточного картирования в историческом центре города Иркутска выявлены особенности распространения спонтанных и культивируемых популяций четырех заносных видов растений (*Atriplex sagittata* Borkh., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.) и одного местного вида-анофита (*Potentilla paradoxa* Nutt.). Обнаружено, что все четыре адвентивных вида успешно натурализовались. *Atriplex sagittata* и *Impatiens glandulifera* проявляют высокую ценологическую активность и формируют моnodоминантные сообщества. Потенциал *Hordeum jubatum*, наиболее агрессивного среди изученных адвентов, в условиях центральной части города в полной мере не раскрывается вследствие недостатка подходящих для него местообитаний. *Sisymbrium officinale* является устойчиво натурализовавшимся, однако пока не агрессивным адвентивным видом. *Potentilla paradoxa* представлена чаще единичными или немногочисленными растениями, однако встречается достаточно часто по вторичным и сильно нарушенным местообитаниям. На примере *P. paradoxa* заострено внимание на методологической проблеме разграничения местных (индигенных) и адвентивных видов.

**Ключевые слова:** синантропные растения; адвенты; инвазивные виды; сеточное картирование; Иркутск; Байкальский регион.

### **Введение**

Антропогенную трансформацию среды, в частности, вселение чужеродных (адвентивных) растений, относят к одной из наиболее актуальных проблем современной биологии [1]. Особое внимание привлекают инвазивные виды, к которым причисляют адвентивные растения из числа натурализовавшихся, образующие устойчивые популяции, дающие плодовитое потомство и способные распространяться на дальние расстояния [2–4]. В ряде регионов России проведено выделение из состава флоры инвазивных видов [5–7]; собранная информация по систематике, биологии и экологии таких растений публикуется в виде «черных книг» [8–10]. Однако данных о поведении и распространении видов на локальном уровне совсем немного (см., напр., [11]).

В Иркутской области насчитывается 2 295 видов и подвигов сосудистых растений [12], из которых в качестве заносных зарегистрирован 441 вид [13]. Флора сосудистых растений Иркутска включает по разным подсчетам от 1 092 [14] до 1 121 вида [15]. Большинство заносных растений области встречаются на территории Иркутска.

Иркутск основан в 1661 г. и является одним из старейших городов Восточной Сибири. В настоящее время здесь проживает около 600 тыс. человек. Город расположен в южной части Восточной Сибири, в 65 км к западу от оз. Байкал, на краю Средне-Сибирского плоскогорья, граничащего с Байкальской рифтовой зоной. Климат резко континентальный, сумма средне-суточных температур воздуха выше 10°C составляет 1 400–1 700°, средняя температура января составляет –20,6°C, а годовая сумма осадков – 400–500 мм; осадки неравномерно распределены на протяжении года, около 40% приходится на июль–август. Снежный покров зимой маломощный и к марту достигает в среднем 34 см [16]. Исторический центр Иркутска характеризуется высокой степенью застроенности и низкой озелененностью [17], что косвенно предопределяет значительную роль рудеральных местообитаний в формировании растительного покрова этой части города.

Цель данной работы: выявить особенности распространения в историческом центре г. Иркутска некоторых синантропных травянистых видов растений, в том числе четырех адвентивных, сравнительно недавно занесенных вида (*Atriplex sagittata* Borkh., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.) и одного вида-апофита – *Potentilla paradoxa* Nutt.

### Материалы и методики исследования

**Объекты исследования.** *Atriplex sagittata* Borkh. – лебеда стреловидная. Исходный ареал этого вида охватывает сухостепные и полупустынные области Европы и Средней Азии, где он произрастает по берегам рек [18]. В настоящее время активно расселяется на восток по умеренным широтам лесной и лесостепной зон Северной Азии. На территории Иркутской области впервые обнаружен в г. Иркутске в 1987 г. [19]. Включен в перечень инвазивных (инвазионных) и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа, где для территории Иркутской области ему присвоен статус 3 [7] – чужеродный вид, расселяющийся и натурализующийся в нарушенных местообитаниях и способный впоследствии внедряться в полуприродные и естественные сообщества [8].

*Hordeum jubatum* L. – ячмень гривастый. Северовостоочно-азиатско-американский вид, произрастающий в пределах исходного ареала на лугах и пастбищах, а также в качестве синантропного растения по обочинам дорог, на полях и пустырях [10]. В Байкальской Сибири в качестве заносного растения впервые обнаружен во второй половине 1970-х гг. в предгорьях

хр. Хамар-Дабан по южному побережью оз. Байкал [20]. В 1990-е гг. активно расселялся по региону и к 2008 г. для юга Иркутской области отмечался уже как широко распространенное растение [12]. Включен в перечень инвазивных и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа, где для территории Иркутской области ему присвоен наивысший статус 1 [7], соответствующий видам-трансформерам, которые активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади одновидовые заросли, вытесняют и/или препятствуют возобновлению видов природной флоры.

*Impatiens glandulifera* Royle – недотрога железистая. Западногималайский высокогорный вид, в Европе появился как культивируемое растение в 1838 г., а с 1895 г. интродуцирован в Петербургском ботаническом саду [10]. К концу 1980-х гг. недотрога стала активно расселяться по Азиатской России. Особенно сильно ареал этого вида увеличился в 1990-е гг. Как известно, основной способ натурализации недотроги – это «бегство» из культуры [10]. Очевидно, активизация расселения и натурализации связана с усилением в 1990-е гг. традиции ведения дачного хозяйства и введения в культуру новых растений. В настоящее время ареал вида имеет уже сплошное циркумполярное распространение. В Иркутской области недотрога железистая впервые обнаружена в 1991 г. сразу в нескольких местах – в Иркутске и его окрестностях, по южному Прибайкалью [19]. Недотрога включена в перечень инвазивных и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа, где отмечена почти во всех административных субъектах со статусом инвазивности от 2 до 4 [7]. Для Иркутской области виду присвоен статус 2 – активно расселяющийся и натурализующийся в нарушенных, полустественных и естественных местообитаниях.

*Potentilla paradoxa* Nutt. – лапчатка сомнительная. Азиатско-американский вид, близкородственный европейскому *P. supina* L., за подвид которого часто принимается. В Европе ареалы обоих таксонов отчасти перекрываются [21]. Традиционно в ряде регионов Южной Сибири *P. paradoxa* числится среди адвентивных растений. К примеру, входит в перечень инвазивных и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа, где со статусом 2 отмечен для Иркутской области и Забайкальского края, а со статусом 3 – для Республики Бурятия и Красноярского края [7]. В Байкальской Сибири и собственно для г. Иркутска *P. paradoxa* приводился еще в середине XIX в. в сводке Н.С. Турчанинова [22], что в соответствии с предложенной нами концепцией [23] не позволяет отнести этот вид к неофитам. Это местный сорничающий вид (апофит) либо, возможно, адвентивный вид-археофит, однако последнее утверждение требует специальных исследований. За пределами синантропных местообитаний *P. paradoxa* частое растение по югу Байкальской Сибири, где произрастает по берегам водоемов (озера, пруды) и на солонцеватых лугах.

*Sisymbrium officinale* (L.) Scop. – гулявник лекарственный. Исходный ареал вида охватывает южную и юго-восточную Европу, северную Африку и юго-западную Азию [24]. В настоящее время вид распространился и натурализовался на всех основных континентах. В Байкальской Сибири впервые обнаружен в 1979 г. в Тайшетском районе Иркутской области [25], а с 1988 г. известен в г. Иркутске [26]. В настоящее время распространен по ряду населенных пунктов юга области [12].

Изучение распространения синантропных видов растений проведено методом сеточного картирования [27]. В программе «SAS.Планета 121010» на территорию исторического центра г. Иркутска была наложена координатная сетка размером ячейки 10" на 10" (рис. 1). На местности такие квадраты имели размерность примерно 310 м по широте и 190 м по долготе (система координат UTM, зона 48N, эллипсоид WGS84).



**Рис. 1.** Схема территории исследования: исторический центр г. Иркутска с наложенной градусной сеткой: 1 – р. Ушаковка; 2 – градусная сетка; 3 – р. Ангара; 4 – строения  
 [Fig. 1. Study area: historic center of Irkutsk with grid division:  
 1 - Ushakovka river; 2 - Grid; 3 - Angara River; 4 - City buildings]

В каждом из квадратов обилие картируемых видов оценивалось по оригинальной трехбалльной шкале: 1 – редко, или несколько небольших скоплений, 2 – нечасто, или немногие популяции по несколько квадратных метров, 3 – часто, или образует большие скопления. Обилие видов отмечалось в

специально разработанном протоколе. Для *Impatiens glandulifera* отдельно отмечалось обилие видов в спонтанных популяциях и в качестве культивируемых растений (во дворах и на приусадебных участках).

Полевые изыскания в центральной части города проведены В.П. Ивановой в августе–сентябре 2014 г. Общая площадь обследованной территории 2 183,7 га; территория разделена на 368 квадратов. Результаты картирования заносились в таблицу в программе «Microsoft Excel», после чего матрица со значениями экспортировалась в программу QGIS 2.12.0, где составлялись картосхемы распространения изучаемых видов.

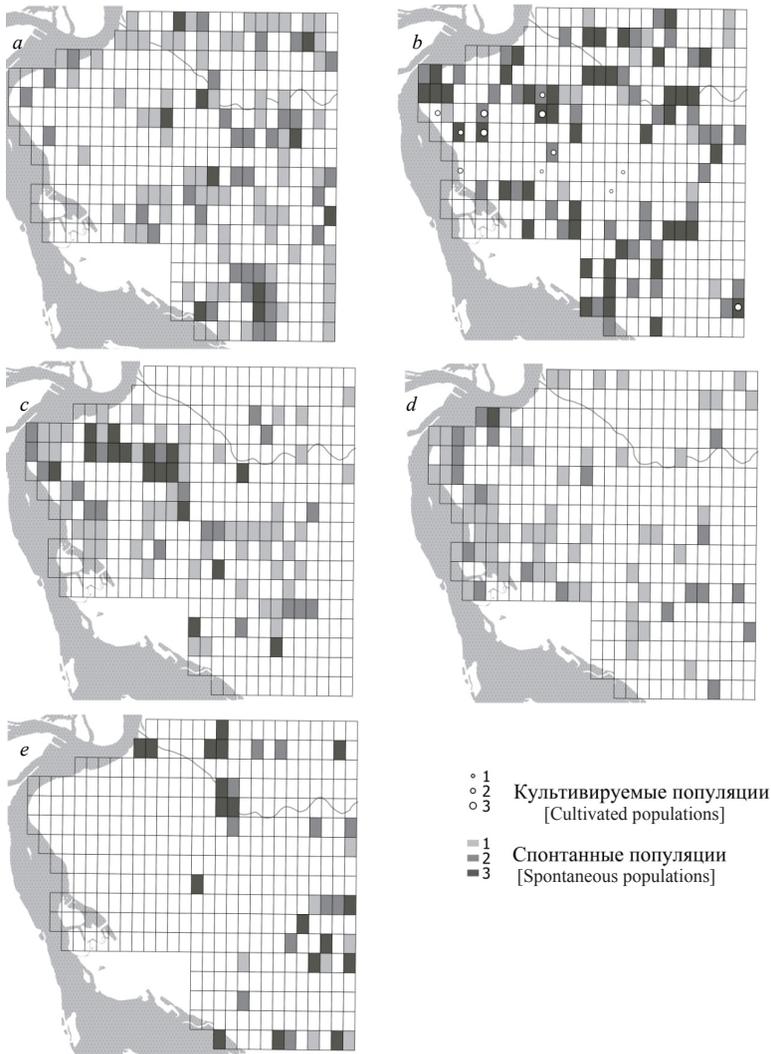
### Результаты исследования и обсуждение

Результаты картирования встречаемости модельных видов в историческом центре Иркутска представлены в таблице и на рис. 2. Для отдельных видов насчитывается от 36 до 114 квадратов, где обнаружены популяции растений. Один вид, помимо спонтанных, представлен также культивируемыми популяциями.

**Встречаемость особей изучаемых видов в квадратах условной картографической сетки исторического центра Иркутска**  
[Occurrence of investigated plant species in grids of the historic center of Irkutsk]

Вид [Species]	Спонтанные (культивируемые) популяции [Spontaneous (cultivated) populations]			Всего квадратов [Total number of squares]
	Единично [Sporadically]	Нечасто [Infrequently]	Часто [Frequently]	
<i>Hordeum jubatum</i>	71	33	10	114
<i>Impatiens glandulifera</i>	13 (3)	38 (5)	45 (4)	96 (12)
<i>Sisymbrium officinale</i>	54	19	16	89
<i>Potentilla paradoxa</i>	57	19	1	77
<i>Atriplex sagittata</i>	7	11	18	36

*Hordeum jubatum* наиболее часто встречается в пределах исторического центра Иркутска; отмечен в 31% обследованных квадратов. В более чем половине случаев этот вид представлен единичными небольшими скоплениями. В качестве частого растения ячмень гривастый зафиксирован лишь в 10 квадратах. Это связано с тем, что в пределах вторичного ареала *H. jubatum* является типичным эксплерентом, имеющим низкую конкурентоспособность, но способным быстро захватывать освобождающиеся территории [28]. Одним из основных способов расселения для *H. jubatum* является распространение вдоль транспортных путей – это обычное «железнодорожное» растение [10]. В условиях плотно застроенного центра Иркутска каких-либо крупных свеженарушенных территорий нет, что ограничивает ценотическую активность вида. В то же время большое количество небольших популяций поддерживает возможность быстрого расселения в случае появления таких территорий, например, при расчистке участка под застройку.



**Рис. 2.** Результаты сеточного картирования распространения синантропных растений в центре города Иркутска: *a* – *Hordeum jubatum*; *b* – *Impatiens glandulifera*; *c* – *Sisymbrium officinale*; *d* – *Potentilla paradoxa*; *e* – *Atriplex sagittata* (1 – редко, или несколько небольших скоплений; 2 – нечасто, или немногие популяции по несколько квадратных метров; 3 – часто, или образует большие скопления)

[Fig. 2. Results of grid mapping of ruderal plant species in the center of Irkutsk: *a* - *Hordeum jubatum*; *b* - *Impatiens glandulifera*; *c* - *Sisymbrium officinale*; *d* - *Potentilla paradoxa*; *e* - *Atriplex sagittata*

(1 - Sporadically, or several small groups of plants, 2 - Infrequently, or several few square meter populations, 3 - Frequently, or forming large clusters)]

*Impatiens glandulifera* – единственный среди исследованных видов, который до сих пор используется местным населением в культуре. Однако ак-

тивное высевание этих растений на приусадебных участках прошло по мере того, как выяснилось, что недотрога железистая способна произрастать самостоятельно, без помощи человека. В 96 квадратах (26% от числа обследованных) этот вид отмечен как спонтанно произрастающее растение. Группы растений, специально выращиваемые населением, обнаружены лишь в 12 квадратах. В отличие от большинства других исследованных видов недотрога чаще представлена большими скоплениями, составляющими половину от всех квадратов, где этот вид обнаружен. Чаще всего недотрога формирует монодоминантные сообщества в тенистых местах, среди зарослей черемухи и даже внутри разрушенных зданий. В рамках флористической классификации (подход Ж. Брун-Бланке) сообщества *I. glandulifera* рассматриваются в ранге ассоциации *Calystegio sepium-Impatietetum glanduliferae* Hilbig 1972 класса *Galio-Urticetea* Passarge ex Корецкý 1969, объединяющего естественные и антропогенные высокоотравные нитрофильные сообщества затененных местообитаний [29, 30].

Немного реже, чем недотрога, отмечен *Sisymbrium officinale*. Из 89 квадратов (24% от числа исследованных) в 54 это единичные и малочисленные находки. Очевидно, что процесс натурализации произошел, однако ценотическая активность вида остается невысокой.

Похожая ситуация наблюдается и в случае с *Potentilla paradoxa*. Вид отмечен в 21% квадратов, при этом в подавляющем большинстве он представлен единичными растениями по обочинам пешеходных тротуаров, в основаниях разрушающихся фундаментов зданий и на нарушенных участках газонов. Даже являясь местным видом, в условиях города лапчатка сомнительная занимает лишь вторичные, сильно нарушенные местообитания.

Наиболее редким из анализируемых видов оказался *Atriplex sagittata*. Он отмечен лишь в 10% квадратов, однако в половине из них в качестве частого растения. По своему поведению и склонности образовывать монодоминантные скопления лебеда стреловидная схожа с *Impatiens glandulifera*. Антропогенные сообщества с доминированием *A. sagittata* по флористической классификации относятся к ассоциации *Atriplicetum nitensis* Slvanić 1951 класса *Stellarietea mediae* Tüxen et al. ex von Rochow 1951, который объединяет сорную растительность однолетников, представляющую начальные стадии восстановительных сукцессий после нарушений [30, 31].

Таким образом, результаты картирования показали, что все четыре адвентивных для Иркутской области вида успешно натурализовались, а *Atriplex sagittata* и *Impatiens glandulifera* проявляют высокую ценотическую активность и формируют монодоминантные сообщества. Для двух последних видов можно подтвердить присвоенные им ранее статусы инвазивности (см. [7]). Потенциал *Hordeum jubatum*, наиболее агрессивного среди изученных видов, в условиях центральной части города в полной мере не раскрывается вследствие недостатка подходящих для него местообитаний. Устойчиво натурализовавшимся, однако пока не агрессивным адвентом является *Sisymbrium officinale*.

На примере с *Potentilla paradoxa* проявляется методологическая проблема разграничения местных (индигенных) и адвентивных видов. К числу последних, помимо очевидных недавно занесенных неофитов, часто относят и давно натурализовавшиеся археофиты, и местные синантропные виды-апофиты. Выходом из этой методической непоследовательности может быть рассмотрение в качестве адвентивной фракции только видов-неофитов, а для обоснованного отделения неофитов от археофитов и индигенных видов – использование определенного временного рубежа. Для территории Байкальской Сибири предложено в качестве такого рубежа принять середину XIX в., когда Н.С. Турчаниновым опубликована наиболее полная сводка по флоре Байкало-Даурии [23].

### Заключение

Проведенные исследования показывают, что метод сеточного картирования является эффективным инструментом для быстрого выявления особенностей поведения синантропных растений на данном промежутке времени. Это можно использовать для организации мониторинга распространения склонных к инвазивности адвентивных видов.

*Авторы выражают благодарность студентам биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета Г. Ильину и Я. Ситниковой за участие в полевых исследованиях по сеточному картированию популяций.*

### Литература

1. Kleunen M. van, Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova La, Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón C., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo D., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D., Patzelt A., Pelsler P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Wieringa J.J., Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. Vol. 525. P. 100–103.
2. Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progr. Phys. Geogr.* 2006. Vol. 30. P. 409–431.
3. Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T. A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions // *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Oxford : Blackwell Publishing, 2011. P. 409–420.
4. 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 & Distrib.* 2000. Vol. 6. P. 93–107.
5. Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Инвазивные виды растений в городах южной промышленной зоны Республики Башкортостан // *Известия Алтайского гос. ун-та*. 2013. Т. 3, № 1. С. 27–30.
6. Сагаляев В.А. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области // *Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология*. 2013. № 32. С. 102–105.

7. Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терехина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 2014. № 1. С. 52–62.
8. Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Российский журн. биол. инвазий. 2010. Т. 3, № 4. С. 54–68.
9. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
10. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М. : ГЕОС, 2009. 494 с.
11. Серегин А.П. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие. Второе сообщение // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 2. С. 101–127.
12. Чепинога В.В., Степанцова Н.В., Гребенюк А.В., Верхозина А.В., Виньковская О.П., Гнутиков А.А., Дулепова Н.А., Енущенко И.В., Зарубин А.М., Казановский С.Г., Коновалов А.С., Коробков А.А., Луферов А.Н., Росбах С.А. Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения). Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 328 с.
13. Верхозина А.В., Казановский С.Г., Чепинога В.В., Кривенко Д.А., Лиштва А.В. Сведения о видах растительного мира Красной книги Иркутской области. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2014 году. Иркутск : Форвард, 2015. С. 69–72.
14. Зарубин А.М., Барницкая В.А., Янчук Т.М. Конспект флоры г. Иркутска и его окрестностей : учеб.-метод. пособие. Иркутск, 2008. 94 с.
15. Виньковская О.П. Флорогенетические основы озеленения г. Иркутска и его окрестностей // Вестник ИрГСХА. 2011. Т. 3, № 44. С. 47–58.
16. Атлас развития Иркутска. Иркутск : Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2011. 131 с.
17. Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П. Особенности распространения некоторых культивируемых древесных растений в историческом центре горда Иркутска (Восточная Сибирь) // Российский журнал биологических инвазий. 2016 (в печати).
18. Suchorukow A.P. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und den benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen USSR) vorkommenden Atriplex-Arten (Chenopodiaceae) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. Bd. 108B. S. 307–420.
19. Зарубин А.М., Иванова М.М., Ляхова И.Г., Барницкая В.А., Ивельская В.И. Флористические находки в Прибайкалье // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 8. С. 93–101.
20. Лешкова Г.А. Семейство Роасеae – Мятликовые // Флора Центральной Сибири : в 2 т. Новосибирск : Наука, 1979. Т. 1. С. 69–139.
21. Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. 2006–2016. URL: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed> (запрос от 20.02.2016).
22. Turczaninow N.S. Flora baicalensi-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis et transbaicalensibus atque in Dahurica sponte nascentium. Moscow, 1842–1845. Vol. I. P. 1–544.
23. Чепинога В.В. Растения-неофиты в гидрофильной флоре Байкальской Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 1(29). С. 68–85.
24. Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer. Königstein : Koeltz Scientific Books, 1986. 1172 p.
25. Киселева А.А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. Сообщение 3 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. Вып. 15, № 3. С. 105–107.

26. Зарубин А.М., Ивельская В.И., Ляхова И.Г. 1989. Некоторые интересные флористические находки в Центральной Сибири // Бот. журн. Т. 74, № 9. С. 1363–1372.
27. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. С. 210–245.
28. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. : Сельхозгиз, 1938. 615 с.
29. Lániková D., Šumberová K. XDA03 Calystegio sepium-Impatiens glanduliferae Hillbig 1972 Vegetace vlhkých míst s netýkavkou žláznatou // Chytrý M. (ed.) Vegetace České republiky. 2. Ruderální, plevelová, skalní a sut'ová vegetace. Praha : Academia, 2009. S. 301–303.
30. Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. С. 377–483.
31. Lososová Z. Svaz XBG Atriplicion Passarge 1978 Ruderální vegetace vzpřímených jednoletých bylin / Chytrý M. (ed.) Vegetace České republiky. 2. Ruderální, plevelová, skalní a sut'ová vegetace. Praha : Academia, 2009. S. 129–163.

Поступила 13.03.2016 г.; повторно 26.04.2016 г.;  
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

#### Сведения об авторах:

**Чепинога Виктор Владимирович** – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории физической географии и биогеографии Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (г. Иркутск); профессор кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета (г. Иркутск).  
E-mail: [Victor.Chepinoga@gmail.com](mailto:Victor.Chepinoga@gmail.com)

**Солодянкина Светлана Викторовна** – канд. геогр. наук, с.н.с. лаборатории теоретической географии Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (г. Иркутск); доцент кафедры гидрологии и охраны водных ресурсов географического факультета Иркутского государственного университета (г. Иркутск).

E-mail: [solodyankinasv@mail.ru](mailto:solodyankinasv@mail.ru)

**Иванова Валентина Петровна** – студентка кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета (г. Иркутск).

E-mail: [valya3981@mail.ru](mailto:valya3981@mail.ru)

Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP. Distribution of some synanthropic plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):87-100. doi: 10.17223/19988591/34/6 In Russian, English summary

**Victor V. Chepinoga<sup>1,2</sup>, Svetlana V. Solodyankina<sup>1,2</sup>, Valentina P. Ivanova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation*

### **Distribution of some synanthropic plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia)**

The article is devoted to the results of the grid mapping of some synanthropic herbaceous plant species, i.e. four alien plants (*Atriplex sagittata* Borkh., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.), and one indigenous apofit species (*Potentilla paradoxa* Nutt.) in the historic center of Irkutsk. For mapping, we used a geographical grid system. The territory of the center of Irkutsk (total area is 2183.7 hectares) was divided into squares of size 10<sup>7</sup>. In the field, every

square was equal to 310 m in latitude and 190 m in longitude. We determined the abundance of species in every square by a three-point scale: 1 - sporadically, or several small groups of plants, 2 - infrequently, or several few square meter populations, 3 - frequently, or forming large clusters. For *Impatiens glandulifera*, cultivated and spontaneous populations were considered separately. In total, we investigated 368 squares. For constructing maps, we used the QGIS 2.12.0.

We found that all four alien plant species were successfully naturalized. Most common species is *Hordeum jubatum*. We registered it in 31% of squares. This species is one of the most aggressive aliens in the region, but in Irkutsk center we found usually small and not numerous (per grid) populations. Obviously, the reason for this fact is a lack of large free vegetation sites, the most preferred habitat of the species. *Impatiens glandulifera* is the only species used by local people as a cultivated plant. Although, we found now cultivated populations in 12 squares only. Spontaneous populations of *I. glandulifera* are much more frequent; we found them in 26% of investigated squares. *Sisymbrium officinale* and *Potentilla paradoxa* are recorded in 24 and 21% of investigated squares, respectively. Both of them are presented by small and not abundant populations. *Atriplex sagittata* is found only in 36 squares (10% of investigated), but this species, as well as *Impatiens glandulifera*, is phytosociologically active, composing monodominant stands.

In case of *Potentilla paradoxa*, we face a methodological problem of separation of indigenous and adventive fractions of flora. In many sources, this species is treated as alien for Baikal region, but there is no evidence of its introduction to the flora. This Asian and North American species was accounted already in the first comprehensive flora of the Baikal-Dahuria region, published in the middle of the XIX-th century by NS Turczaninow. It means that if *P. paradoxa* is adventous for the regional flora, it is an archeophyte species, but the problem of detection of archeophytes is hardly developed for North Asian regions of Russia. Therefore, we prefer to treat only neophytes as an alien fraction of flora, introduced to the region in the second half of the XIX-th century or later, and not counted by NS Turczaninow.

**Funding:** This research was conducted in the framework of budget projects of VB Sochava Institute of geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, projects No VIII.79.2.3 and VII.79.2.5.

**Acknowledgments:** We are grateful to students of Irkutsk State University, G. Iljin and Ya. Sitnikova for participating in field investigations.

*The article contains 2 Figures, 1 Table, 31 References.*

**Key words:** synanthropic plants; adventive plants; invasive species; grid mapping; Irkutsk; Baikal region.

## References

1. Kleunen M van, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova La, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón C, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo D, FuentesN, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Meerman J, MorozovaO, Moser D, Nickrent D, Patzelt A, Pelsler PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velayos M, Wieringa JJ, Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*. 2015;525:100-103. doi: [10.1038/nature14910](https://doi.org/10.1038/nature14910)
2. Richardson DM, Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progr. Phys. Geogr.* 2006;30(3):409-431. doi: [10.1191/0309133306pp490pr](https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr)

3. Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT. A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions. In: *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. 1st ed. Richardson DM, editor. Oxford: Blackwell Publishing; 2011. pp. 409-420.
4. Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*. 2000;6:93-107. doi: [10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x](https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x)
5. Golovanov YaM, Abramova LM. Invasive species in towns of southern industrial zone of Republic Bashkortostan. *Izvestiya of Altai State University*. 2013;1(3):27-30. In Russian
6. Sagalaeв VA. To inventory of invasive species of flora of the Volgograd region. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:102-105. In Russian
7. Ebel AL, Strelnikova TO, Kupriyanov AN, Anenkhonov OA, Ankipovich ES, Antipova EM, Verkhözina AV, Efremov AN, Zykova EY, Mikhailova SI, Plikina NV, Ryabovol SV, Silantieva MM, Stepanov NV, Terekhina TA, Chernova OD, Shaulo DN. Invasive and potentially invasive species in Siberia. *Bulleten' Glavnogo botanicheskogo sada – Bulletin of the Central Botanical Garden*. 2014;1:52-62. In Russian
8. Notov AA, Vinogradova YuK, Mayorov SR. On the problem of development and maintenance of the regional Black books. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010;3(4):54-68. In Russian
9. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Notov AA. Chernaya kniga flory Tverskoy oblasti: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Tverskogo regiona [Black book of the flora of Tver Oblast': adventive plant species in ecosystems of Tver region]. Moscow: KMK Publ.; 2011. 292 pp. In Russian
10. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Khorun LV. Chernaya kniga flory Sredney Rossii: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [Black book of the flora of Central Russia. Invasive plant species in ecosystems of Central Russia]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 512 p. In Russian
11. Seregin AP. Expansions of plant species to the flora of Vladimir oblast (Russia) in the recent decade. Second report. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015;8(2):101-127. In Russian
12. Chepinoga VV, Stemantsova NV, Grebenyuk AV, Verkhözina AV, Vin'kovskaya OP, Gnutikov AA, Dulepova NA, Enushchenko IV, Zarubin AM, Kazanovskiy SG, Kononov AS, Korobkov AA, Luferov AN, Rosbakh SA. Check-list of vascular flora of Irkutsk region. Malyshev LI, editor. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2008. 328 pp. In Russian
13. Verkhözina AV, Kazanovskiy SG, Chepinoga VV, Krivenko DA, Lishtva AV. Svedeniya of vidakh rastitenlogo mira Krasnoi knigi Irkutskoi oblasti [Information about plant species from the Red List of Irkutsk region]. In: *Gosudarstvenniy doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey srede Irkutskoy oblasti v 2014 godu* [State report about the condition and protection of the environment in Irkutsk Obast' in 2014]. Irkutsk: Forward Publ.; 2015. pp. 69-72. In Russian
14. Zarubin AM, Baritskaya VA, Yanchuk TM. Konspekt flory g. Irkutsk i ego okrestnostei. Uchebno-metodicheskoye posobiye [Check-list of flora of Irkutsk city and its surroundings]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2008. 94 p. In Russian
15. Vin'kovskaya OP. Florogeneticheskie osnovy ozeleneniya g. Irkutsk i ego okrestnostey [Florogenetic bases of greenery of Irkutsk and its environs]. *Vestnik Irkutskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2011; 3(44):47-58. In Russian
16. *Atlas razvitiya Irkutsk* [Atlas of Irkutsk development]. Korytnyy LM, editor. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography Publ.; 2011. 131 p. In Russian
17. Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP. Peculiarities of the distribution of some cultivated woody plant species in historic city center of Irkutsk (East Siberia). *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. (in press) In Russian

18. Suchorukow AP. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und den benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen USSR) vorkommenden Atriplex-Arten (Chenopodiaceae). *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 2007;108B:307-420. In German
19. Zarubin AM, Ivanova MM, Lyakhova IG, Baritskaya VA, Ivel'skaya VI. Floristic findings in Pribaikayl'e (West Baikal region). *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal.* 1993;78(8):93-101. In Russian
20. Peshkova GA. Semeystvo *Poaceae*, ili *Gramineae* – Myatlikovye, ili Zlaki [The family *Poaceae* (*Gramineae*)]. In: *Flora Tsentral'noy Sibiri* [Flora of Central Siberia]. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. pp. 69-139. In Russian
21. Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. 2006-2016. Available at: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (Accessed 20.02.2016).
22. Turczaninow NS. Flora baicalensi-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis et transbaicalensibus atque in Dahurica sponte nascentium. Vol. I. Moscow: Typus A. Semen Publ.; 1842-1845; pp. 1-544. In Latin
23. Chepinoga VV. Neophyte plant species in hydrophilous flora of Baikal Siberia. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2015;1(29):68-85. doi: [10.17223/19988591/29/6](https://doi.org/10.17223/19988591/29/6). In Russian, English summary
24. Hultén E, Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer. Königstein: Koeltz Scientific Books Publ.; 1986. 1172 pp.
25. Kiseleva AA. New and rare plants at foothills of the Eastern Sayan Mountains. 3. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk.* 1981;3(15):105-107. In Russian
26. Zarubin AM, Ivelskaya VI, Lyakhova IG. Some interesting floristic findings in the central Siberia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal.* 1989;74(9):1363-1372. In Russian
27. Seregin AP. Floristic grid mapping: global experience and current trends. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology.* 2013;32:210-245. In Russian
28. Ramenskiy LG. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotaniceskoye issledovanie zemel [Introduction to complex soil and geobotanical investigations]. Moscow: Selkhozgis Publ.; 1938. 615 p. In Russian
29. Láníková D, Šumberová K. XDA03 Calystegio sepium-Impatientetum glanduliferae Hillbig 1972 Vegetace vlhkých míst s netýkavkou žláznatou. In: *Vegetace České republiky. 2. Ruderální, plevelová, skalní a sut'ová vegetace.* Chytrý M, editor. Praha: Academia; 2009. pp. 301-303. In Czech
30. Ermakov NB. Prodrómus rastitelnosti Rossii [Prodrómus of vegetation of Russia]. In: *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh konceptiy nauki o rastitelnosti* [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Mirkin BM, Naumova LG, editors. Ufa: Gilem Publ.; 2012. pp. 377-483. In Russian
31. Lososová Z. Svaz XBG Atriplicion Passarge 1978 Ruderální vegetace vzpřímených jednoletých bylin. In: *Vegetace České republiky. 2. Ruderální, plevelová, skalní a sut'ová vegetace.* Chytrý M, editor. Praha: Academia; 2009. pp. 129-163. In Czech

Received 13 March 2016; Revised 26 April 2016;  
Accepted 27 April 2016; Published 23 June 2016.

**Author info:**

**Chepinoga Victor V**, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Physical Geography and Biogeography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation; Professor, Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Studies, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.  
E-mail: [Victor.Chepinoga@gmail.com](mailto:Victor.Chepinoga@gmail.com)

**Solodyankina Svetlana V**, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Laboratory of Theoretical Geography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation; Ass. Professor, Department of Hydrology and Conservation of Water Resources, Faculty of Geography, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.  
E-mail: [solodyankinasv@mail.ru](mailto:solodyankinasv@mail.ru)

**Ivanova Valentina P**, Student, Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.  
E-mail: [valya3981@mail.ru](mailto:valya3981@mail.ru)

## ЗООЛОГИЯ

УДК 57.065:577.29

doi: 10.17223/19988591/34/7

**Anastasia V. Simakova<sup>1</sup>, Tamara F. Pankova<sup>1</sup>,  
Irma V. Issi<sup>2</sup>, Yulia V. Andreeva<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg-Pushkin, Russian Federation*

### **Ecological aspects of microsporidia parasitizing in natural populations of the *Aedes* (Diptera: Culicidae) blood-sucking mosquitoes in Western Siberia**

**Funding:** This work was partially supported by “DI Mendeleev Science Fund of Tomsk State University”.

*We examined microsporidia (1976-2014) in natural populations of blood-sucking Aedes mosquitoes of Western Siberia with the focus on their biodiversity and ecology. In total, we recorded 31 species of Culicidae family mosquitoes in Western Siberia; 22 species of them belong to the univoltine genus Aedes, producing one generation per year (spring). As it has been shown, microsporidians infect 13 mosquito species. In this study, we isolated 26 microsporidian species representing five genera (Amblyospora, Andreanna, Dimeiospora, Novothelohania, and Trichoctosporea) from mosquitoes; of them, the Amblyospora species were the most abundant. The majority of species display a high level of host specificity. Microsporidians are found in all types of aquatic habitats; however, the highest diversity of parasites was observed in mainland temporary ponds. During the period of study, the prevalence rates of microsporidians infecting Aedes mosquitoes varied from 0.05 to 100%, with the maximal parasite prevalence during mass mosquito pupation and imago emergence (mid-May - beginning of June). Low parasite loads (0.05-6.5%) are characteristic of the last 20 years.*

**Key words:** *Aedes*; *Amblyospora*; microsporidia; blood-sucking mosquitoes; ecology; epizootiology; host specificity.

### **Introduction**

The intracellular parasites of a Microsporidia type are abundant in the blood-sucking mosquitoes of the family Culicidae. These parasites are the most diverse in the mosquitoes belonging to the genus *Aedes* Meigen. Currently, 14 genera and over 100 species of microsporidians in these mosquitoes have been described, being the largest number as compared with other mosquito genera [1-6]. Representatives of some genera of these parasites have complex mono-, di-, tri-, and tetramorphic life cycles with changing hosts.

Microsporidians are observed in the populations of blood-sucking mosquitoes at rather low abundance but are able to cause the disease outbreaks affecting a large number of individuals in the population. The infection rate of natural populations varies depending on the specific features of the parasite-host system itself, particular biotope, season and year.

The insight into epizootics in natural populations of blood-sucking mosquitoes is of great practical importance, making it possible to assess the role of the disease agent in the control of mosquito populations and giving the background for elaboration of the corresponding control methods. Many mosquito species of the genus *Aedes* are vectors of dangerous diseases. Correspondingly, the study of antagonistic interactions between microsporidians and various pathogens of medicinal and veterinarian importance that stop or slow down their development in the female mosquitoes invaded by microsporidians is also of great practical value.

This work summarizes the long-term studies (1976-2014) of the species composition of Microsporidia, their host specificity, as well as seasonal and long-term rates of microsporidian infection of the *Aedes* mosquitoes in Western Siberia.

### Materials and methods

Microsporidians from the univoltine *Aedes* mosquitoes were studied in Western Siberia (Russia) during 1976-2014. Western Siberia has an area of about 2.5 million km, spanning from north to south for almost 3000 km.

The studies were performed in the taiga landscape zone (middle and southern subzones, Tomsk oblast), forest-steppe zone (aspen-birch forests and forest-steppe of Novosibirsk and Kemerovo oblasts), and the Salair mountain area near Kopna Mountain (altitude, 509 m, Kemerovo oblast).

The work over this period comprised stationary observations and surveys at over 200 water bodies of various types (mainland, floodplain, constant, temporary, open, closed, natural, artificial, formed by snow melting, meadow and forest bogs, as well as sphagnum, raised and reed bogs). The long-term annual microsporidian infection prevalence in mosquitoes was monitored in several model water bodies.

The mosquito larvae were harvested according to Pavlovskii (1935) [7]. The samples in water bodies with a circumference up to 200 m were taken every 10 m with a dip net. In water bodies with a shore length of 200-1000 m, sites differing in their vegetation and illumination were examined. The surveys were performed every 5 days over the entire season. Concurrently, copepods were collected in water habitats.

The larvae of blood-sucking mosquitoes were identified according to their morphological characters [8] and with the help of molecular genetic methods [5].

The collected larvae and copepods were examined in the laboratory against a dark background using an "MBS-10" (Lytkarino Optical Glass Factory, Russia) or an "MSP-1" (Leningrad Optical Mechanical Association, Russia) microscope (20×) to detect the individuals infected with microsporidians.

The species composition of Microsporidia was studied using standard procedures of light and electron microscopies as well as molecular genetic tools [4, 9].

## Results

**1.1. Species compositions of parasites and insect hosts.** In total, 45 species of *Aedes* mosquitoes have been recorded in Siberia [10]. A systematic and intensive study of the blood-sucking mosquito fauna and ecology in the Tomsk Ob River area commenced in the 1970s-1980s [11-14]. The list of blood-sucking mosquitoes of that time comprised 38 species and eight subspecies belonging to five genera (*Anopheles* Meigen, *Aedes*, *Culex* L., *Culiseta* Felt, and *Mansonia* Dyar), the majority of species (25 species) being the members of the genus *Aedes* [14].

The data of the last decade demonstrate that the taiga zone (Tomsk oblast) houses 31 mosquito species of the family Culicidae; of them, 22 species belong to the univoltine genus *Aedes*, which produced one generation a year and develop during the spring season [15]. The forest-steppe zone of Western Siberia (Novosibirsk oblast) houses 20 species of the *Aedes* mosquitoes [16], most of which are ubiquitous in Western Siberia.

Microsporidians were detected in 13 *Aedes* species (Table 1).

Table 1

Microsporidian species from univoltine *Aedes* mosquitoes in Western Siberia

Microsporidian species, author	Mosquito species, author
1. <i>Amblyospora baritia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes cataphylla</i> Dyar, 1916
2. <i>Amblyospora bogashovia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes excrucians</i> Walker, 1856
3. <i>Amblyospora caspius</i> Pankova, Issi et Simakova, 2000	<i>Aedes caspius</i> Pallas, 1771; <i>Aedes communis</i> De Geer, 1776
4. <i>Amblyospora chulymia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes caspius</i>
5. <i>Amblyospora flavescens</i> Simakova et Pankova, 2005	<i>Aedes flavescens</i> Muller, 1764; <i>Aedes diantaeus</i> Howard, Dyar et Knab, 1912
6. <i>Amblyospora hristinia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes communis</i>
7. <i>Amblyospora jurginia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes excrucians</i>
8. <i>Amblyospora kolarovi</i> Simakova et Pankova, 2005	<i>Aedes communis</i> , <i>Aedes punctor</i> Kirby, 1837
9. <i>Amblyospora mavlukevia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes cinereus</i> Meigen, 1818
10. <i>Amblyospora orbiculata</i> Simakova et Pankova, 2005	<i>Aedes diantaeus</i>
11. <i>Amblyospora rugosa</i> Simakova et Pankova, 2005	<i>Aedes euedes</i> Howard, Dyar et Knab, 1912; <i>Aedes cataphylla</i> ; <i>Acanthocyclops venustus</i> Norman, Scott, 1906
12. <i>Amblyospora salairia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes cinereus</i>
13. <i>Amblyospora severinia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes excrucians</i>
14. <i>Amblyospora shegaria</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes cinereus</i>
15. <i>Amblyospora timirasia</i> Andreadis et al., 2012	<i>Aedes cinereus</i>
16. <i>Amblyospora urski</i> Simakova et Pankova, 2005	<i>Aedes communis</i>
17. <i>Amblyospora</i> sp. 1	<i>Aedes cantans</i> Meigen, 1818
18. <i>Amblyospora</i> sp. 2	<i>Aedes cyprius</i> Ludlow, 1919
19. <i>Amblyospora</i> sp. 3	<i>Aedes hexodontus</i> Dyar, 1916

Table 1 (end)

Microsporidian species, author	Mosquito species, author
20. <i>Amblyospora</i> sp. 4	<i>Aedes intrudens</i> Dyar, 1906
21. <i>Amblyospora</i> sp. 5	<i>Aedes leucomelas</i> Meigen, 1804
22. <i>Andreanna caspii</i> Simakova, Vossbrinck et Andreadis, 2008	<u><i>Aedes caspius</i></u>
23. <i>Dimeiospora palustris</i> Simakova, Pankova et Issi 2003	<u><i>Aedes punctor</i></u>
24. <i>Novothelohania ovalae</i> Andreadis et al., 2012	<u><i>Aedes caspius</i></u>
25. <i>Trichoctosporea colorata</i> Simakova et Pankova, 2004	<u><i>Aedes euedes</i>, <i>Aedes punctor</i>, <i>Aedes cinereus</i></u>
26. <i>Trichoctosporea pygopellita</i> Larsson, 1994	<u><i>Aedes flavescens</i>; <i>Aedes excrucians</i>; <i>Aedes cyprius</i></u> Ludlow, 1919; <i>Acanthocyclops reducululus</i> Chappuis, 1925

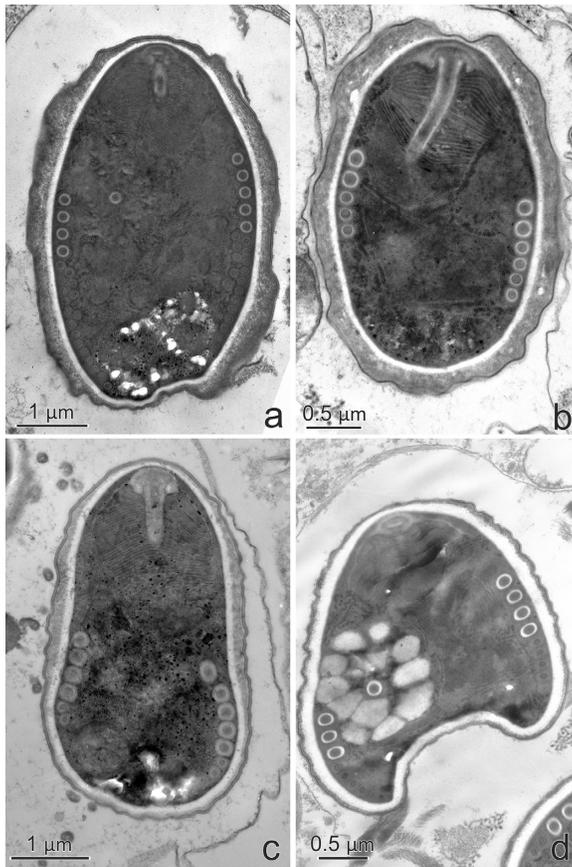
Note: The mosquito species infected with several microsporidian species are underlined.

In total, 26 parasite species belonging to five genera were isolated from mosquitoes, namely, the genera *Amblyospora* Hazard et Oldacre, 1975; *Andreanna* Simakova et al., 2008; *Dimeiospora* Simakova, Pankova et Issi, 2003; *Novothelohania* Andreadis et al., 2012 and *Trichoctosporea* Larsson, 1994 (Fig. 1). Note that 20 microsporidian species and three genera were regarded as new for science (Table 1), [4, 5, 17-20]; and five microsporidian specimens were not identified to the level of species. The largest number of species belongs to the genus *Amblyospora* (16 identified and five unidentified species).

**1.2. Host specificity.** Microsporidians were recorded in mass (*Aedes cinereus*, *Ae. communis*, *Ae. diaantaeus*, and *Ae. punctor*) and abundant (*Ae. excrucians*) mosquito species as well as in common (*Ae. cantans*, *Ae. flavescens*, and *Ae. cyprius*) and low-abundance species (*Ae. caspius*, *Ae. cataphylla*, *Ae. euedes*, *Ae. leucomelas*, and *Ae. hexodontus*). Many mosquito species carry several microsporidian species as parasites, namely, seven species were recorded in *Ae. excrucians*, five in *Ae. cinereus*, three in *Ae. caspius* (three species), and two in *Ae. diaantaeus* (Table 1) [5, 17, 19, 20].

Our studies have shown that the 15 microsporidian species detected in the *Aedes* mosquitoes infect only one host mosquito species each and six microsporidian species have several insect host species, namely, *Amblyospora caspius*, *A. flavescens*, *A. kolarovi*, *A. rugosa*, *Trichoctosporea colorata*, and *T. pygopellita* (Table 1) [17, 19, 20].

**1.3. The microsporidian infection rate in mosquitoes in different biotopes.** According to our long-term studies, the mosquito larvae are most abundant in small mainland temporary ponds of natural (bogginess and depressions filled with spring waters) and artificial (pits and roadside ditches) origins. The abundance of larvae in these water bodies varies in the range of 2-57 individuals/m<sup>2</sup> and 4-50 individuals/m<sup>2</sup> in the floodplain water bodies versus a considerably lower abundance, 7-18 individuals/m<sup>2</sup>, in the constant mainland water bodies.



**Fig. 1.** Ultrastructural morphology of the meiospores of the microsporidian genera isolated from *Aedes* mosquitoes:  
 a - *Amblyospora*, b - *Andreanna*, c - *Novothelohania*, d - *Trichoctospora*  
 (Photos are taken by AV Simakova, AA Miller authors)

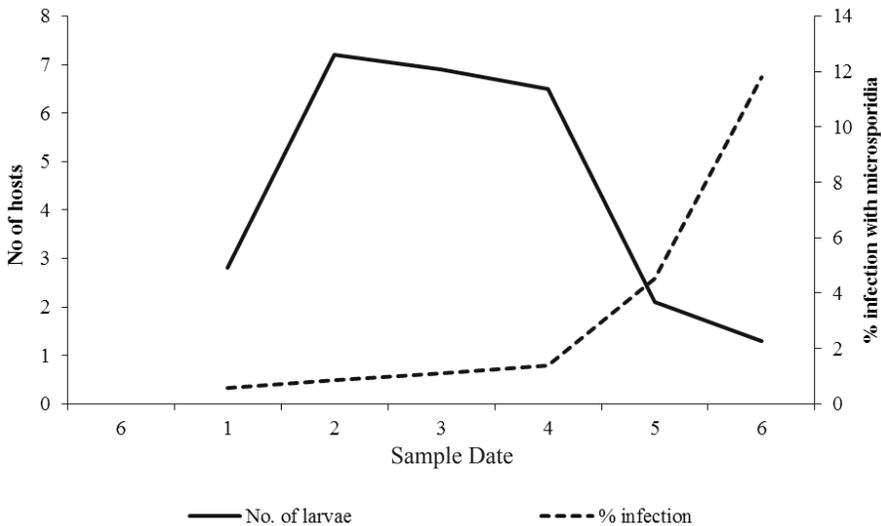
Microsporidians are present in all types of water bodies in Western Siberia, being the most diverse (22 species) in the mainland temporary ponds (forest and meadow bogginess after snow melting, sphagnum bogs, and so on), since characteristic of these habitats is the mass emergence of *Aedes* mosquitoes, the major host for these parasites.

The study of distribution of the *Amblyospora* species over the territory of Western Siberia has shown that the species *A. kolarovi*, *A. rugosa*, and *A. severinia*, parasitizing a single or several host species and inhabiting various types of water bodies, have a wide distribution range. Characteristic of the remaining species is a local distribution.

**1.4. Seasonal distribution of the *Amblyospora* microsporidians in natural *Aedes* mosquito populations.** The *Aedes* larvae displaying evident signs of mi-

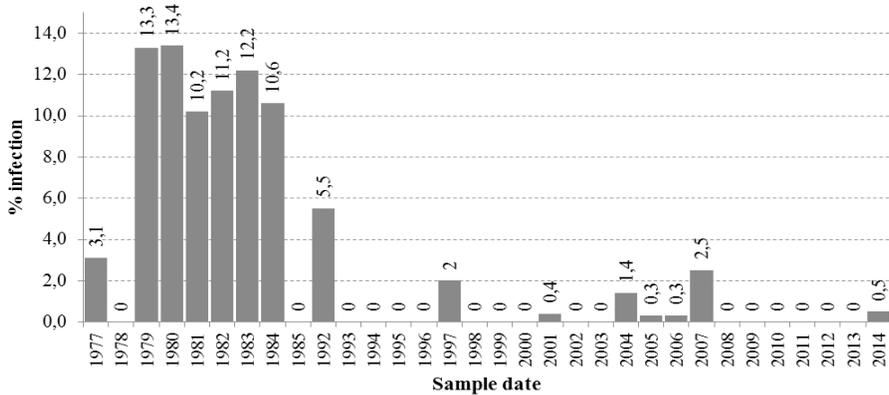
crosporidian infection were recorded from the first molts to the third-fourth instar (first 5-day period in May) and to the end of the larval season (late May-early June). An increase in the infection extensity was proportional to the increase in the number of larvae and pupae. By the end of May, when the healthy larvae massively pupate and imagoes massively emerge, the rate of infected larvae increases, while the share of the fourth instar larvae decreases. This is explainable by a delay in the development of infected individuals and their accumulation in water bodies.

The data of annual studies at the raised sphagnum bog near the village of Kolarovo (56°19'52.19" N, 84°58'18.74" E) in 1979-1984 demonstrate that the first larvae of the fourth instar appear during the first 5-day period of May concurrently with the first recorded infected larvae. The infection rate in mosquito population at that time is low (not exceeding 1%). Then the rate of healthy larvae decreases, whereas the number of infected larvae grows. In the fifth 5-day period of May, the number of larvae drastically decreases because of mass pupation of healthy larvae and emergence of imagoes, while the number of infected individuals in the population drastically increases (Fig. 2).



**Fig. 2.** Seasonal abundance of *Aedes* mosquitoes and prevalence of *Amblyospora* infection: 1 - Abundance of larvae, 2 - Microsporidian prevalence rates.

**1.5. Long-term data on the rate of microsporidian infection in natural mosquito populations.** The annual monitoring of the microsporidian infection prevalence in *Aedes* mosquitoes in 1976-2014 in the raised sphagnum bog near the village of Kolarovo demonstrated the following patterns. A large focus of microsporidian infection was observed in 1976: almost 100% of the larvae died as a result of this outbreak. In 1977-1978, a decrease in the infection rate was observed followed by an increase in 1979-1984 (Fig. 3).



**Fig. 3.** Yearly prevalence of microsporidian infections in the *Aedes* larval populations in the raised sphagnum bog near the village of Kolarovo, Tomsk raion, Tomsk oblast, Russia, 1977-2014

In the subsequent years, no outbreaks of the disease were observed and the infection prevalence in mosquito larvae in this bog did not exceed tenths of a percent (Fig. 3). The *Ae. punctator* and *Ae. communis* were predominantly infected; *Ae. euedes*, *Ae. flavescens*, *Ae. diantaeus*, and *Ae. cinereus* were infected to a lesser degree; and the *Ae. cantans*, *Ae. cataphylla*, *Ae. excrucians*, and *Ae. intrudens* larvae, rarely. The main parasitic species were *Amblyospora flavescens*, *A. kazankia*, *A. kolarovi*, and *A. orbiculata*.

The observations of the *Aedes* mosquito larvae in temporary ponds formed by melting snow (Universitetskaya Roshcha of Tomsk State University, Tomsk; 56°28'12.78" N, 84°56'59.98" E) succeeded in detecting a large focus of microsporidian infection in 1994. By the end of May, the infection rate of the fourth instar larvae reached 40%. The *Ae. caspius* and *Ae. communis* mosquitoes were similarly infected with the *Amblyospora caspius*. The larval infection rate in this water body in 1995 amounted to 19%; in 1996, to only 1.9%; and no infected larvae were recorded during several subsequent years. A few infected larvae were found only in 2005 (infection extensity, 0.05%). In 2006-2014, any infected larvae were undetectable.

In 2002, a focus of the microsporidian infection was recorded in a constant mainland pond in the city of Tomsk (56°30'6.09" N, 85°2'0.23" E); the larval infection rate there during mass pupation reached 25%. The *Ae. excrucians* and *Ae. flavescens* larvae were mainly infected and the *Ae. euedes* and *Ae. punctator* larvae, to a lesser degree. The parasites were identified only to the level of genus and belonged to *Amblyospora*.

No mass epizootics of microsporidian infection in the larvae of univoltine *Aedes* mosquitoes were recorded in the remaining water bodies of the examined territory. The infection extensity in the natural mosquito populations was at a stably low level, amounting to 0.05-6.5% in different water bodies. The infection

rate observed in the fourth instar larvae during the second week of May was 0.05-0.4% elevating to 1.2-6.5% by the end of May - beginning of June.

Thus, the long-term monitoring of the microsporidian infection prevalence in *Aedes* mosquito larvae in natural populations of Western Siberia demonstrates a significant variation in infection extensity from 0.05 to 100%.

Summing up the results, we may state that the microsporidians - parasites of the univoltine *Aedes* mosquitoes - mainly cause enzootics rather than epizootics (which are very rare) in the natural populations of blood-sucking mosquitoes in Western Siberia.

**1.6. The specific features in the life cycles of *Amblyospora* and *Trichoctosporea* microsporidians.** The microsporidians belonging to the genera *Amblyospora* and *Trichoctosporea* are polymorphic and heteroxenous parasites. The sequencing data for the small ribosome subunit rRNA of the microsporidians isolated from mosquitoes and copepods as well as numerous ecological observations suggest that the *Amblyospora* and *Trichoctosporea* microsporidians in Western Siberia have complex trimorphic life cycles with the univoltine *Aedes* mosquitoes as the definitive host and the *Acanthocyclops* (Norman et Scott) copepods as a potential intermediate host [21].

Our study [21] of the life cycles of *Amblyospora* microsporidians completely confirmed the data by other researchers for several other species of the same genus [3, 22-31]. In Western Siberia, the copepods inhabiting temporary water bodies, which were infected by meiospores from mosquito larvae, emerge from diapause by the end of April. The parasites there start to develop and form spores. Copepods die at the beginning of May (the infection extensity in natural mosquito populations is 0.01-2.5%) [32]. At the same time (early May), the larvae of univoltine *Aedes* mosquitoes emerge, are orally infected with the copepod spores and develop to imagoes. In the female mosquitoes, the parasites undergo sexual process and give diplokaryotic spores for transovarial transmission. The females lay infected eggs over the summer. The mosquito eggs overwinter with the microsporidian meronts.

Next spring, microsporidians form monokaryotic meiospores in the infected male fourth instar larvae; such mosquito larvae die. The healthy larvae pupate and emerge as imagoes (end of May–beginning of June). The meiospores are invasive for copepods, which are still abundant at that time. Copepods are orally infected with meiospores and enter their diapause, carrying meronts of the parasite, to remain dormant until next spring, since the water bodies they inhabit dry up.

Thus, the life cycle of the *Amblyospora* and *Trichoctosporea* parasites is not only synchronized with the life cycles of both hosts (mosquitoes and copepods), but is also adapted to specific ecological features of the region. This allows microsporidians both to exist in populations for rather a long time and to avoid causing epizootics despite their high abundance.

Consequently, a complex life cycle of the *Amblyospora* microsporidians, which guarantee a long-term existence of this host-parasite system, can be regarded as

an adaptation providing the preservation of both the parasite and its host. A large number of adaptations of these microsporidians to the development in mosquitoes as well as their uniquely complex life cycles suggest long-term interactions between the parasite and the host established during their coevolution.

### Discussion

Intensive research into the microsporidians of blood-sucking mosquitoes, which started in the second half of the last century in all developed countries, was driven by the search for highly pathogenic microorganisms with the potential to control the insects of medical and veterinary importance.

The earlier studies and identification of the octospores microsporidians parasitizing various mosquito species suggested a wide specificity of many species indistinguishable according to their taxonomic characters at the level of light microscopy. However, involvement of electron microscopy data on the developmental stages and mature spores of microsporidians confirmed that in the majority of cases that the microsporidians of blood-sucking mosquitoes displayed narrow host specificity. It was concurrently found out that the microsporidians with a narrow specificity for their definitive host were able to utilize several crustacean species as an intermediate host [30].

We have shown that most microsporidian species from the univoltine *Aedes* mosquitoes display narrow host specificity; however, several microsporidian species can parasitize different mosquito individuals of the same host species [4, 5].

Numerous long-term epizootological studies in Russia, Karelia, Ukraine, Uzbekistan and Azerbaijan, as well as in various regions of North and South Americas [22, 33-46] have demonstrated that microsporidians cause enzootics in larval population of the univoltine and polyvoltine *Aedes* species with a stably low infection rate (several tenths of a percent to 10-20%) during all examined years, whereas epizootics are a very rare event. As has been observed, the infection extensity in natural copepod populations is somewhat higher as compared with the mosquito larval populations.

In Western Siberia, the *Aedes* mosquitoes infected by microsporidians are recorded from the very emergence of the fourth instar larvae and to the end of the larval season (early May to mid-June), i.e., to the emergence of adult mosquitoes. Outbreaks of microsporidian infections were recorded in the 1970s-1980s; at that time, the microsporidian infection prevalence in natural populations of univoltine *Aedes* larvae reached 100%. Most likely, this is explainable by the fact that the larval infection is assessed when the healthy larva undergo mass pupation. Low microsporidian prevalence, varying from 0.05 to 6.5% in different water bodies, is observed in the natural populations of blood-sucking mosquitoes during the last two decades. The major mechanism underlying stabilization of the parasitic system of *Amblyospora* microsporidians-blood-sucking *Aedes* mosquitoes is a complex life cycle of the parasite, which is synchronized with the life cycles of its hosts, blood-sucking mosquitoes and copepods.

## Conclusion

These results evidently suggest that microsporidians have no potential as producers of microbiological preparations for controlling blood-sucking mosquitoes. However, it cannot be excluded that some species with less narrow host specificity, which have relatively recently commenced parasitizing mosquitoes, are able to influence the abundance of mosquito populations to a considerably greater degree.

## References

1. Andreadis TG. Ultrastructural characterization of meiospores of six new species of *Amblyospora* (Microsporidia: Amblyosporidae) from northern *Aedes* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *J Eukaryot Microbiol.* 1994;41:147-154. doi: [10.1111/j.1550-7408.1994.tb01488.x](https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1994.tb01488.x)
2. Becnel JJ, Andreadis TG. *Amblyospora salinaria* n. sp. (Microsporidia: Amblyosporidae): parasite of *Culex salinarius* (Diptera: Culicidae), its life stages in an intermediate host and establishment as a new species. *J Invertebr Pathol.* 1998;71:258-262. doi: [10.1006/jjpa.1998.4729](https://doi.org/10.1006/jjpa.1998.4729)
3. Andreadis TG. Microsporidian parasites of mosquitoes. *J Am Mosq Control Assoc.* 2007;23(2 Suppl):3-29. doi: [10.2987/8756-971X\(2007\)23\[3:MPOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[3:MPOM]2.0.CO;2)
4. Simakova AV, Vossbrinck CR, Andreadis TG. Molecular and ultrastructural characterization of *Andreanna caspii* n. gen., n. sp. (Microsporidia: Amblyosporidae) a parasite of *Ochlerotatus caspius* (Diptera: Culicidae). *J Invertebr Pathol.* 2008;99(3):302-311. doi: [10.1016/j.jip.2008.07.004](https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.07.004)
5. Andreadis TG, Simakova AV, Vossbrinck CF, Shepard JJ, Yurchenko YA. Ultrastructural characterization and comparative phylogenetic analysis of new microsporidia from Siberian mosquitoes: evidence for coevolution and host switching. *J Invertebr Pathol.* 2012;109(1):59-75. doi: [10.1016/j.jip.2011.09.011](https://doi.org/10.1016/j.jip.2011.09.011)
6. Andreadis TG, Takaoka H, Otsuka Y, Vossbrinck CF. Morphological and molecular characterization of a microsporidian parasite *Takaokaspora nipponicus* n. gen, n. sp. from the invasive rock pool mosquito, *Ochlerotatus japonicus japonicus*. *J Invertebr Pathol.* 2013;114(1):161-172. doi: [10.1016/j.jip.2013.07.007](https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.07.007)
7. Pavlovskii EN. Metody izucheniya krovososushhih komarov (Culicidae) [Methods of studying blood-sucking mosquitoes (Culicidae)]. Moscow: Nauka Publ.; 1935. 176 p. In Russian
8. Gutsevich AV, Monchadskiy AS, Shtakel'berg AA. Dvukrylye [Diptera]. In: *Fauna SSSR* [Fauna of the USSR]. Vol. 3, Iss. 4. Leningrad: Nauka Publ.; 1970. 184-314. In Russian
9. Vossbrinck CR, Andreadis TG, Debrunner-Vossbrinck BA. Verification of intermediate hosts in the life cycles of microsporidia by small subunit rDNA sequencing. *J Eukaryot Microbiol.* 1998;45(3):290-292. PMID: [9627989](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9627989/)
10. Kukharchuk LP. Ekologiya krovososushhih komarov (Diptera: Culicidae) Sibiri [Ecology of blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. 232 p. In Russian
11. Pestryakova TS, Korosteleva NV, Luzhkova AG. Komary severnykh rayonov Tomskoy oblasti i ikh epidemiologicheskoe znachenie [Mosquitoes of the northern districts of Tomsk oblast and their epidemiological significance]. In: *Problemy kompleksnogo izucheniya geograficheskogo rayona i metodika kraev. raboty v shkole: Materialy predstavlyashchey nauch.-metod. konf.* [Problems of a comprehensive study of the geographical area. Proc. of the Sci. Conf.]. Novokuznetsk: 1970. pp. 93-95. In Russian

12. Pestryakova TS, Luzhkova AG. Fauna komarov Tomskoy oblasti [Fauna of mosquitoes of Tomsk oblast]. In: *Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta biologii i biofiziki*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1974. Vol. 74. pp. 102-112. In Russian
13. Pestryakova TS. Komary i slepni Tomskoy oblasti (biologiya i mery bor'by) [Mosquitoes and horseflies of Tomsk oblast (biology and control measures)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1976. 22 p. In Russian
14. Luzhkova AG, Vecher LF, Mertvecova OA, Pankova TF, Fominyh VG, Franc TG. Estestvennye vragi gnusa basseyna r. Obi [Natural enemies of midges of the Ob river basin]. Pestryakova TS, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1988. 152 p. In Russian
15. Andreeva YuV, Khrabrova NV, Alekseeva SS, Sibataev AK. Species composition of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Tomsk region. In: *Conceptual and applied aspects of invertebrate scientific research and biological education*. Proc. of the IV Int. Sci. Conf. (Tomsk, Russia, October 26-28, 2015). 2015. 160-163. In Russian, English summary
16. Mirzaeva AG, Yurchenko YuA, Belevich OE. Komary [Mosquitoes]. In: *Bioraznoobrazie Karasuksko-Burlinskogo rayona (Zapadnaya Sibir')* [Biodiversity of Karasuk-Burlin region (Western Siberia)]. 2010:148-155. In Russian
17. Pankova TF, Issi IV, Simakova AV. New species of microsporidians *Amblyospora* from blood-sucking mosquitos of the family Culicidae. *Parazitologiya*. 2000;34(5):420-427. In Russian, English summary
18. Simakova AV, Pankova TF, Issi IV. *Crepidula beklemishevi* gen.et sp. n. and *Dimeiospora palustris* gen.et sp. n. (Microspora: Amblyosporidae), new microsporidian species from blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) from the south of the West Siberia. *Parazitologiya*. 2003;37(2):145-153. In Russian, English summary.
19. Simakova AV, Pankova TF. Microsporidia of genus *Trichoctosporea* (Microspora: Thelohaniidae) from blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta (Prilozhenie)*. 2004;10:116-122. In Russian, English summary
20. Simakova AV, Pankova TF. Six new species of microsporidia of the genus *Amblyospora* (Microspora: Amblyosporidae) from blood sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) from the West Siberia. *Parazitologiya*. 2005;39(5):371-385. In Russian, English summary
21. Simakova AV, Lukiantsev VV, Vossbrinck CR, Andreadis TG. Identification of mosquito-parasitic microsporidia, *Amblyospora rugosa* and *Trichoctosporea pygopellita* (Microsporidia: Amblyosporidae), from *Acanthocyclops venustus* and *Acanthocyclops reductus* (Copepoda: Cyclopidae), based on small subunit rDNA analysis. *Parazitologiya*. 2011;45(2):140-146. In Russian, English summary
22. Andreadis TG. Life cycle, epizootiology and horizontal transmission of *Amblyospora* (Microspora: Amblyosporidae) in a univoltine mosquito, *Aedes stimulans*. *J Invertebr Pathol*. 1985;46(1):31-46. doi: [10.1016/0022-2011\(85\)90127-2](https://doi.org/10.1016/0022-2011(85)90127-2)
23. Sweeney AW, Hazard EI, Graham MF. Intermediate host for an *Amblyospora* sp. (Microspora) infecting the mosquito, *Culex annulirostris*. *J Invertebr Pathol*. 1985;46(1):98-102. PMID: [2863312](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2863312/)
24. Andreadis TG. Comparative susceptibility of the copepod *Acanthocyclops vernalis* to a microsporidian parasite, *Amblyospora connecticus*, from the mosquito *Aedes cantator*. *J Invertebr Pathol*. 1988;52(1):73-77. doi: [10.1016/0022-2011\(88\)90104-8](https://doi.org/10.1016/0022-2011(88)90104-8)
25. Sweeney AW, Graham MF, Hazard EI. Life cycle of *Amblyospora dyxenoides* sp. nov. in the mosquito, *Culex annulirostris* and the copepod *Mesocyclops albicans*. *J Invertebr Pathol*. 1988;51(1):46-57. doi: [10.1016/0022-2011\(88\)90087-0](https://doi.org/10.1016/0022-2011(88)90087-0)
26. Becnel JJ. Horizontal transmission and subsequent development of *Amblyospora californica* (Microsporida: Amblyosporidae) in the intermediate and definitive hosts. *Diseases of Aquatic Organisms*. 1992;13:17-28. doi: [10.3354/dao013017](https://doi.org/10.3354/dao013017)

27. White SE, Fukuda T, Undeen AH. Horizontal transmission of *Amblyospora opacita* (Microspora: Amblyosporidae) between the mosquito, *Culex territans*, and the copepod, *Paracyclops fimbriatus chiltoni*. *J Invertebr Pathol.* 1994;63(1):19-25. doi: [10.1006/jjpa.1994.1004](https://doi.org/10.1006/jjpa.1994.1004)
28. Micieli MV, Garcia JJ, Becnel JJ. Life cycle and description of *Amblyospora camposi* n. sp. (Microsporidia: Amblyosporidae) in the mosquito *Culex renatoi* (Diptera: Culicidae) and the copepod *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda: Cyclopidae). *J Eukaryot Microbiol.* 2000;47(6):575-580. doi: [10.1111/j.1550-7408.2000.tb00092.x](https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2000.tb00092.x)
29. Micieli MV, Garcia JJ, Becnel JJ. Horizontal transmission of *Amblyospora albifasciati* Garcia and Becnel, 1994 (Microsporidia: Amblyosporidae) to a copepod intermediate host and the neotropical mosquito, *Aedes albifasciatus* (Macquart, 1837). *J Invertebr Pathol.* 2000;75(1):76-83. doi: [10.1006/jjpa.1999.4897](https://doi.org/10.1006/jjpa.1999.4897)
30. Vossbrinck CR, Andreadis TG, Vavra J, Becnel JJ. Molecular phylogeny and evolution of mosquito parasitic Microsporidia (Microsporidia: Amblyosporidae). *J Eukaryot Microbiol.* 2004;51:88-95. doi: [10.1111/j.1550-7408.2004.tb00167.x](https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00167.x)
31. Andreadis TG. Evolutionary strategies and adaptations for survival between mosquito-parasitic microsporidia and their intermediate copepod hosts: a comparative examination of *Amblyospora connecticus* and *Hyalinocysta chapmani* (Microsporidia: Amblyosporidae). *Folia Parasitologica.* 2005;52(1-2):23-35. doi: [10.14411/fp.2005.004](https://doi.org/10.14411/fp.2005.004)
32. Lukyantsev VV, Simakova AV. Infestation of lower crustaceans (Copepoda, Cladocera) with microsporidians (Microsporidia) in Western Siberia. *Parazitologiya.* 2014;48(5):358-372. In Russian, English summary
33. Alikhanov ShG. On the infestation of natural populations of *Aedes caspius caspius* with microsporidians of the genus *Thelohania* in Azerbaijan. *Parazitologiya.* 1972;6(4):381-384. In Russian, English summary
34. Khaliulin GL. Vliyaniye sezonov goda na zabolevaemost' lichinok krovososushhih komarov mikrosporidiozom [The influence of seasons on the incidence of larvae of blood-sucking mosquitoes of microsporidiosis]. 1 Respublikanskaya nauchnaya konferenciya [The 1 Republic Sci. Conf. Thesis] (Kanev, Russia, 7-10 September 1982). Kanev; 1982. pp. 254-255. In Russian
35. Kilochitsky PYa, Georgiyeva EK. A Discovery of Microsporidia in Blood-Sucking Mosquitoes in Kareliya. *Vestnik zoologii.* 1982;5:79-80. In Russian, English summary
36. Andreadis TG. An epizootic *Amblyospora* sp. (Microspora: Amblyosporidae) in field populations of the mosquito, *Aedes cantator*. *J Invertebr Pathol.* 1983;42(3):427-430. PMID: [6417246](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6417246/)
37. Khodzhaeva LF. Mikrosporidii krovososushhih dvukrylyh [Microsporidia of blood-sucking Diptera]. Gan EI, editor. In: *Ekologiya parazitov zhivotnyh yugo-zapada Uzbekistana* [Ecology of parasites of animals of the South-West of Uzbekistan]. Tashkent: Institute of Zoology and Parasitology of the AS of the UzSSR; 1988. pp. 81-87. In Russian
38. Andreadis TG. Epizootiology of *Amblyospora connecticus* (Microsporida) in field populations of the saltmarsh mosquito, *Aedes cantator*, and the cyclopid copepod, *Acanthocyclops vernalis*. *Protozoology.* 1990;37:174-182. doi: [10.1111/j.1550-7408.1990.tb01123.x](https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1990.tb01123.x)
39. Bykova HI. Mikrosporidii (Microsporidia) - parazity komarov (Diptera, Culicidae) Karelii [Microsporidia (Microsporidia), parasites of mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Karelia]. In: *Ekologo-populyatsionnyy analiz parazitov i krovososushhih chlenistonogih* [Ecological-population analysis of parasites and blood sucking arthropods]. Petrozavodsk; 1991:81-93. In Russian
40. Kiloczycycki PYa. Microsporidia of the blood sucking *Aedes cantans* mosquito group. *Vestnik zoologii.* 1995;2-3:3-13. In Russian, English summary
41. Kiloczycycki PYa. Novye vidy mikrosporidnyy krovososushhih komarov - obitateley malyyh vodoemov. *Gidrobiologicheskiy zhurnal – Hydrobiological Journal.* 1996;32(2):83-98. In Russian, English summary

42. Andreadis TG. Epizootiology *Amblyospora stimuli* (Microspora: Amblyosporidae) infections in field populations of a univoltine mosquito, *Aedes stimulans* (Diptera: Culicidae) inhabiting a temporary vernal pool. *J Invertebr Pathol.* 1999;74:198-205. doi: [10.1006/jipa.1999.4875](https://doi.org/10.1006/jipa.1999.4875)
43. Micieli MV, Garcia JJ, Andreadis TG. Epizootiological studies of *Amblyospora albifasciati* (Microsporidiida: Amblyosporidae) in natural populations of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and *Mesocyclops annulatus* (Copepoda: Cyclopidae) in a transient floodwater habitat. *J Invertebr Pathol.* 2001;77(1):68-74. doi: [10.1006/jipa.2000.4995](https://doi.org/10.1006/jipa.2000.4995)
44. Kilochitskiy PYa. Mikrosporidii krovosisnih komariv. Kiev: Geoprint Publ.; 2002. 227 p. In Ukrainian, English summary
45. Micieli MV, Garcia JJ, Becnel JJ. Life cycle and epizootiology of *Amblyospora ferocis*. (Microsporidia: Amblyosporidae) in the mosquito *Psorophora ferox* (Diptera: Culicidae). *Folia Parasitology.* 2003;50:170-175. doi: [10.1006/jipa.2000.4995](https://doi.org/10.1006/jipa.2000.4995)
46. Micieli MV, Marti GA, Garcia JJ, Tranchida MS, Becnel JJ. Epizootiological studies of *Amblyospora camposi* (Microsporidia: Amblyosporidae) in *Culex renatoi* (Diptera: Culicidae) and *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda: Cyclopidae) in a bromeliad habitat. *J Invertebr Pathol.* 2006;77:68-74. doi: [10.1016/j.jip.2006.08.004](https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.08.004)

Received 11 March 2016; Revised 30 April 2016;

Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.

#### Authors info:

**Simakova Anastasia V**, PhD (Biol.), Ass. Professor, Department of Invertebrate Zoology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [anastasiasimakova@yahoo.com](mailto:anastasiasimakova@yahoo.com)

**Pankova Tamara F**, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Invertebrate Zoology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [pankov44@sibmail.com](mailto:pankov44@sibmail.com)

**Issi Irma V**, PhD (Biol.), Professor, Laboratory of Microbiological Control, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo, St. Petersburg-Pushkin 196608, Russian Federation.

E-mail: [irma\\_issi@mail.ru](mailto:irma_issi@mail.ru)

**Andreeva Yulia V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Evolution Cytogenetics, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [andreeva\\_y@mail2000.ru](mailto:andreeva_y@mail2000.ru)

Simakova AV, Pankova TF, Issi IV, Andreeva YuV. Ecological aspects of microsporidia parasitizing in natural populations of the *Aedes* (Diptera: Culicidae) blood-sucking mosquitoes in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2016;2(34):101-113. doi: [10.17223/19988591/34/7](https://doi.org/10.17223/19988591/34/7)

УДК 595.44: 595.762.12  
doi: 10.17223/19988591/34/8

Л.А. Триликаускас, Р.Ю. Дудко

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

## О поздневесеннем аспекте населения пауков (Arachnida, Aranei) и жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в хвойных лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область)

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ  
(грант № 15-04-07591).

Представлены результаты изучения поздневесеннего аспекта населения пауков и жуужелиц в кедровнике и сосняке на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область). Всего учтено 79 экземпляров пауков и 185 экземпляров жуков. В рассматриваемом сезонном аспекте представлено не менее чем 25 видов пауков и 20 видов жуужелиц. В кедровнике отмечено 17 видов пауков и 9 видов жуужелиц, в сосняке – 12 видов пауков и 15 видов карабид. По индексу Бергера–Паркера представители обеих групп хищных членистоногих более разнообразны в сосняке. Наиболее многочисленными видами пауков в кедровнике были *Centromerus clarus* (L. Koch, 1879), *Trochosa spinipalpis* (F.O. Pickard-Cambridge, 1895) и *Pardosa cf. lugubris* (Walckenaer, 1802); в сосняке – *Trochosa terricola* Thorell, 1856, *Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830 и *Anguliphantes cerinus* (L. Koch, 1879). Среди жуужелиц самыми массовыми видами в обоих типах лесов оказались *Carabus aeruginosus* Fischer, 1822, *Pterostichus dilutipes* (Motschulsky, 1844) и *Pterostichus oblongopunctatus* Linnaeus, 1758. Динамическая плотность пауков в кедровнике была выше, чем в сосняке, в то время как у жуужелиц – наоборот. Этот показатель для жуков в целом был значительно выше в обоих местообитаниях. В двух исследованных местообитаниях встречаются преимущественно транспалеарктические виды пауков и центральнопалеарктические виды жуужелиц, населяющие бореальную зону. *Notiophilus fasciatus* Maklin, 1855 и *Pterostichus dilutipes* впервые отмечены для Новосибирской области. *Artanes marusiki* (Marusik, 1991) ранее был известен только из Тувы, Хакасии, Алтая и Горной Шории.

**Ключевые слова:** доля в населении; разнообразие; доминантные комплексы; динамическая плотность.

### Введение

Пауки Западно-Сибирской равнины изучены неравномерно как в таксономическом [1–7], так и в географическом плане [8, 9]. Приходится констатировать, что Новосибирская область, расположенная на юге Западно-

Сибирской равнины, в арахнологическом отношении все еще остается одним из слабо изученных районов Западной Сибири. Напротив, по фауне жуков-жужелиц Новосибирская область является одной из наиболее подробно изученных территорий Сибири [10–12], однако ее северные районы остались едва охваченными сборами.

Нельзя не отметить, что, будучи экологически близкими группами напочвенных членистоногих, пауки и жужелицы представляют особый интерес в сравнительном плане при синхронном изучении синэкологических параметров их населения. Однако такие исследования в регионе немногочисленны и известны пока лишь из окрестностей соленых озер юга Новосибирской области [13]. Монография Б.Р. Стригановой и Н.М. Порядиной [14], посвященная животному населению почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины, является на сегодняшний день одним из наиболее основательных исследований мезофауны Западной Сибири. Однако в этой работе применялись иные методы количественного учета беспозвоночных и сбор материала проводился на территории Тюменской области на юго-западе Западно-Сибирской равнины. Примеры синхронного изучения различных аспектов экологии пауков и жуков-жужелиц в иностранной литературе, напротив, получили широкое распространение [15, 16].

Целью нашего исследования было установление состава и параметров поздневесеннего аспекта населения пауков и жужелиц в двух вариантах хвойных лесов и сравнительный анализ полученных данных.

### Материалы и методики исследования

Исследования проводились в подзоне южной тайги Западно-Сибирской равнины в окрестностях с. Большая Черная Болотнинского района Новосибирской области. Материал был собран в мае 2015 г. в двух типах хвойных лесов – сосняке разнотравном и кедровнике хвоцево-папоротниковом. Краткие описания растительных сообществ приведены ниже.

Сосняк разнотравный (далее – сосняк). 166 м над ур. моря, 55°58,071' с.ш., 84°24,916' в.д. Древостой образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с участием березы повислой (*Betula pendula* Roth) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour). Сомкнутость крон 0,5. Высота 16–18 м. Кустарниковый ярус (сомкнутость крон 0,3) образован черемухой (*Padus avium* Miller), боярышником (*Crataegus sanguinea* Pallas), рябиной (*Sorbus sibirica* Hedl.). Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 70% образован борщевиком (*Heracleum dissertum* Ldb.), крапивой (*Urtica* sp.), лютиком однолистным (*Ranunculus monophyllus* Ovcz.) и другими видами.

Кедровник хвоцево-папоротниковый (далее – кедровник). 146 м над ур. моря, 55°58,146' с.ш., 84°26,866' в.д. Древостой образован сосной сибирской с участием ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Сомкнутость крон 0,3. Высота 25 м. Кустарниковый ярус (сомкнутость крон 0,2) образован малиной обыкновенной.

венной (*Rubus idaeus* L.) с участием черемухи и рябины. В подлеске подрост ели, черемухи, рябины. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 80%) образован кочедыжником женским (*Athyrium filix femina* (L.)) и хвощем луговым (*Equisetum pratense* L.) с участием видов таежного мелкотравья.

В районе исследований в этот период наблюдалось массовое цветение первоцветов (хохлатки, медуница) и разворачивание листвы на деревьях и кустарниках. К моменту снятия ловушек наблюдалось массовое разворачивание вай у папоротников, цветение купальницы азиатской (*Trolius asiaticus* L.). Фенологически период наблюдений соответствует разгару весны [17]. В работе данный фенологический отрезок назван поздневесенним аспектом. В это время разнообразие и количественные характеристики представитель обеих исследуемых групп достигают максимума.

С помощью почвенных ловушек проведен половушечный учет напочвенных пауков и жужелиц. В обоих местообитаниях установлено по 10 ловушек (пластиковые стаканчики объемом 200 мл), которые работали с 16 по 31 мая и проверялись однократно. Сохранность материала хорошая. В качестве фиксатора использовался тосол (этиленгликоль) в соотношении с водой 1:5. В результате проведенных сборов добыто 185 экземпляров жужелиц и 79 экземпляров пауков.

К видам доминантного комплекса отнесены виды, доля которых в учетах не ниже 5%. Разнообразие таксоценов оценивалось вычислением величины, обратной индексу Бергера–Паркера ( $D = N/N_{max}$ ). Типология ареалов приводится по работе Р.Ю. Дудко и И.И. Любечанского [10]. В таблицах использованы следующие обозначения групп ареалов: ТР – транспалеарктическая, ЕР – восточнопалеарктическая, WP – западнопалеарктическая (по долготной составляющей); СР – центральнопалеарктическая; В – бореальная, Р – полизональная, SH – суббореально-гумидная (по широтной составляющей); ME – горный эндемик.

### Результаты исследования и обсуждение

Результаты проведенного учета пауков и жужелиц в кедровнике и сосняке представлены в табл. 1 и 2.

В общей сложности выявлено 25 видов пауков, относящихся к 25 родам 5 семейств. В связи со слабой изученностью пауков Новосибирской области не имеет большого смысла обсуждать новые для этого региона находки среди пауков. Однако стоит отметить находку *Artanes marusiki*, который ранее был известен только из Тувы, Хакасии, Алтая и Горной Шории [18–20].

В поздневесеннем аспекте кедровника обнаружено 17 видов пауков, сосняка – 12 видов. При этом по индексу Бергера–Паркера пауки в сосняке оказались более разнообразны ( $D = 5,2$ ), чем в кедровнике ( $D = 4,5$ ). В обоих типах хвойных лесов доминирующие виды подстилочных тенетников-линифиид в рассматриваемом сезонном аспекте составляют около 30% от общего числа особей. В сосняке это *Agyneta mollis* и *Anguliphantes cerinus*, а в кедров-

нике – *Centromerus clarus* и *Oryphantes geminus*. Доля бродячих пауков-волков (сем. Lycosidae) в доминантном комплексе кедровника оказалась выше, чем в сосняке, хотя в обоих типах леса самыми массовыми видами бродячих пауков оказались представители рода *Trochosa*, но относящиеся к разным видам. *Pardosa* cf. *lugubris* и *Pachygnatha listeri* вошли в комплекс доминантов в обоих местообитаниях. Стоит отметить, что в доминантных комплексах и кедровника, и сосняка оказались представители всех отмеченных семейств.

Динамическая плотность пауков в исследованных типах лесах в период, когда у них, как правило, наблюдается высокая активность, у отдельных видов оказалась невысокой. В кедровнике она едва превысила значения 7 экземпляров на 100 ловушко-суток, а в сосняке максимальный показатель был на уровне лишь 4 экземпляра на 100 ловушко-суток. Общая динамическая плотность пауков в кедровнике была примерно в полтора раза выше, чем в сосняке (см. табл. 1).

Изучение поздневесеннего аспекта населения жужелиц в двух типах хвойных лесов юго-востока Западно-Сибирской равнины позволило выявить 20 видов жуков-карабид, относящихся к 7 родам. *Notiophilus fasciatus* и *Pterostichus dilutipes* впервые отмечены в Новосибирской области и оба здесь находятся на южной границе распространения. Первый вид в Западной Сибири был известен из лесотундры, а также северной и средней тайги [19–21]. Населяет таёжные леса, где встречается под моховыми дернинами. *Pterostichus dilutipes* в Западной Сибири обычен от юга тундровой зоны до средней тайги [21, 23, 24]. На юге Западной Сибири известен из предгорий Кузнецкого Алатау в Кемеровской области [25].

В поздневесеннем аспекте кедровника обнаружено 9 видов Carabidae, сосняка – 15 видов. При этом по индексу Бергера–Паркера жужелицы в сосняке оказались также более разнообразны ( $D = 3,4$ ), чем в кедровнике ( $D = 1,9$ ). Доминантный комплекс обнаружил большое сходство по составу. В обоих типах лесов в него вошли *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus dilutipes* и *Pterostichus oblongopunctatus*. В комплекс доминантов сосняка вошел также *Carabus regalis*, который в кедровнике был немногочисленным. Доля наиболее массового вида *Carabus aeruginosus* в кедровнике оказалась почти вдвое выше, чем в сосняке, и превысила 50%. Роды *Carabus* и *Pterostichus* в сосняке были представлены значительно большим числом видов, чем в кедровнике. Сравнительно немногочисленные по числу представленных видов роды *Agonum* и *Notiophilus* общих для кедровника и сосняка видов не имеют.

Динамическая плотность жужелиц в сосняке была значительно выше, чем в кедровнике (см. табл. 2), и составила 78,7 экземпляра на 100 ловушко-суток. В кедровнике этот показатель был на уровне 44,8 экземпляра на 100 ловушко-суток. При этом динамическая плотность самых массовых видов в этих типах лесов была примерно одинакова (см. табл. 2).

Сравнение пауков и жужелиц в исследуемых типах леса показало, что таксономическое разнообразие населения пауков выше в кедровнике, а жужелиц – в сосняке. Однако динамическая плотность жуков была выше в обоих типах леса.

Таблица 1 [Table 1]

**Параметры населения пауков (Arachnida, Aranei) в хвойных лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины (позднелесенный аспект) и ареалы видов**  
**[Indices of the spider population (Arachnida, Aranei) in coniferous forests of south-eastern part of the West-Siberian Plain (last spring aspect) and species distribution]**

Вид [Species]	Кедровник [ <i>Pinus sibirica</i> forest]		Сосняк [ <i>Pinus sylvestris</i> forest]		Группа ареала [Habitat group]	
	Доля в сборах [Share], %	D	Доля в сборах [Share], %	D	Долготная [Longitudinal]	Широтная [latitudinal]
<b>Linyphiidae</b>						
<i>Agyreta mollis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1871)	–	–	12,9	2,7	TP	B
<i>Agyreta subtilis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1863)	–	–	3,4	0,7	TP	B
<i>Anguliphantes cerinus</i> (L. Koch, 1879)	2,1	0,7	15,7	3,3	EP	B
<i>Bathypantes eumenis</i> (L. Koch, 1879)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Bathypantes parvulus</i> (Westring, 1851)	–	–	3,4	0,7	WP	B
<i>Centromerus arcanus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1873)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Centromerus clarus</i> (L. Koch, 1879)	22,1	7,3	3,4	0,7	TP	B
<i>Centromerus incilium</i> (L. Koch, 1881)	–	–	3,4	0,7	WP	B
<i>Ceratinella brevis</i> (Wider, 1834)	4,0	1,3	–	–	TP	P
<i>Deciphanes decipiens</i> (L. Koch, 1879)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Genus sp.</i>	2,1	0,7	–	–	?	?
<i>Gonatium rubellum</i> (Blackwall, 1841)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Macrargus multesimus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1875)	–	–	3,4	0,7	TP	B
<i>Oryphantes geminus</i> (Tanasevitch, 1982)	8,2	2,7	–	–	WP	B
<i>Panamotops dybowskii</i> (O. Pickard-Cambridge, 1873)	2,1	0,7	–	–	WP	B
<i>Walckenaeria antica</i> (Wider, 1834)	–	–	3,4	0,7	TP	B
<i>Zornella cultrigera</i> (L. Koch, 1879)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<b>Lycosidae</b>						
<i>Acantholycosa norvegica</i> (Thorell, 1872)	2,1	0,7	–	–	TP	B
<i>Pardosa cf. lugubris</i> (Walckenaer, 1802)	14,2	4,7	6,3	1,3	CP	SH
<i>Trochosa spinipalpis</i> (F.O. Pickard-Cambridge, 1895)	20,2	6,7	–	–	TP	B
<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	–	–	19,2	4,0	TP	P
<b>Philodromidae</b>						
<i>Artanes utotchkini</i> (Marusik, 1991)	2,1	0,7	–	–	EP	B
<b>Tetragnathidae</b>						
<i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830	8,2	2,7	19,2	4,0	TP	B
<b>Thomisidae</b>						
<i>Ozyptila praticola</i> (C.L. Koch, 1837)	–	–	6,3	1,3	TP	P
Параметры населения в сумме	100,0	33,1	100,0	20,8	–	–

*Примечание.* Здесь, а также далее в табл. 2: D – динамическая плотность, экз. на 100 ловушко-суток; группы ареалов: TP – транспалеарктическая, WP – западно-палеарктическая, EP – восточно-палеарктическая, CP – центрально-палеарктическая; B – бореальная, P – полизональная, SH – суббореальная гумидная, ME – горных эндемиков. Genus sp. – неустановленный вид, представленный единственной самкой.

[Notes. Here and further in the tabl. 2: D - Dynamical density, specimens per 100 trap-nights; TP - Transpalaearctic; WP - Westpalaearctic; EP - Eastpalaearctic; B - Boreal; P - Polyzoal; SH - Subboreal humid; ME - Mountainous endemics. Genus sp. - unknown species, presented by female only].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Параметры населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в хвойных лесах юга Западно-Сибирской равнины (поздневесенний аспект) и ареалы видов [Indices of the ground-beetles population (Coleoptera, Carabidae) in coniferous forests of south-eastern part of West-Siberian Plain (last spring aspect) and species distribution]**

Вид [Species]	Кедровник [ <i>Pinus sibirica</i> forest]		Сосняк [ <i>Pinus sylvestris</i> forest]		Группа ареала [Habitat group]	
	Доля в сборах [Share], %	D	Доля в сборах [Share], %	D	Долготная [Longitude]	Широтная [Latitude]
<i>Agonum alpinum</i> Motschulsky, 1844	1,6	0,7	–	–	CP	B
<i>Agonum bellicum</i> Lutschnik, 1934	–	–	0,9	0,7	EP	SH
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	1,6	0,7	–	–	TP	B
<i>Agonum gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	0,9	0,7	TP	P
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	1,6	0,7	–	–	TP	B
<i>Carabus aeruginosus</i> Fischer, 1822	53,6	24,0	29,7	23,3	CP	B
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	–	–	0,9	0,7	TP	P
<i>Carabus henningi</i> Fischer, 1817	–	–	5,0	4,0	CP	B
<i>Carabus regalis</i> Fischer, 1822	1,6	0,7	11,0	8,7	CP	B
<i>Carabus schoenherri</i> Fischer, 1822	–	–	0,9	0,7	CP	B
<i>Harpalus laevipes</i> Zetterstedt, 1828	–	–	0,9	0,7	TP	B
<i>Notiophilus fasciatus</i> Maeklin, 1855	1,6	0,7	–	–	TP	B
<i>Notiophilus jakovlevi</i> Tschitscherine, 1903	–	–	0,9	0,7	ME	ME
<i>Platynus krynickii</i> (Sperk, 1835)	1,6	0,7	–	–	WP	B
<i>Pterostichus dilutipes</i> (Motschulsky, 1844)	20,8	9,3	29,6	23,3	CP	B
<i>Pterostichus magus</i> (Mannerheim, 1825)	–	–	4,1	3,2	CP	B
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	–	–	1,6	1,3	WP	SH
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	–	–	0,9	0,7	TP	P
<i>Pterostichus ? nigrita</i> (Paykull, 1790)	–	–	0,9	0,7	TP	P
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Linnaeus, 1758	16,0	7,2	11,8	9,3	WP	B
Параметры населения в сумме [Population indices in total]	100,0	44,8	100,0	78,7	–	–

Анализ долготной составляющей ареалов (см. табл. 1) собранных видов пауков показал, что в обоих исследованных местообитаниях значительно преобладают виды, распространенные по всей Палеарктике (8 видов из 12 – в сосняке, 11 видов из 17 – в кедровнике). Доля транспалеарктических видов и в кедровнике, и в сосняке составила около 70%. По широтной составляющей ареалов в обоих местообитаниях наблюдается преобладание видов бореального комплекса.

У жуужелиц анализ долготной составляющей ареалов (см. табл. 2) выявил преобладание центральнопалеарктических видов, доля которых в обоих исследованных местообитаниях оказалась на уровне 76–77%. Транспалеарктических видов выявлено больше в сосняке, при этом доля их в обоих лесах оказалась близка к 4%. При анализе широтной составляющей установлено, что среди жуужелиц, как и среди пауков, преобладают бореальные виды.

Различия в составе и структуре населения кедровника и сосняка у пауков были более выражены, чем у жуков. Лесная подстилка в сосняке представляет собой умеренно увлажненный, плотный и однородный по структуре слой сосновой хвои. В кедровнике подстилка отличалась значительной влажностью, рыхлостью и неоднородной структурой с участием мхов. В доминантный комплекс кедровника, в частности, вошел характерный для сырых и заболоченных лесов *Trochosa spinipalpis*. Такая среда, очевидно, более благоприятна для напочвенно-подстилочных форм пауков. Их население в кедровнике оказалось более многочисленным и разнообразным в таксономическом плане. Более крупные и подвижные карабиды, по-видимому, находят для себя более благоприятные условия в сосняке, где их динамическая плотность и таксономическое разнообразие были выше. Однако структура доминантных комплексов у жужелиц в сосняке и кедровнике имеет большое сходство вследствие отсутствия у доминирующих видов жестких требований к структуре подстилки.

Зоогеографические особенности населения обеих групп типичны для таежных местообитаний Сибири.

### Заключение

Проведенные исследования показали, что в поздневесеннем аспекте населения членистоногих в хвойных лесах на юго-востоке Западно-Сибирской равнины представлено не менее 25 видов пауков и 20 видов жужелиц, при этом в кедровнике отмечено 17 видов пауков и 9 видов жужелиц, а в сосняке – 12 видов пауков и 15 видов жужелиц. В обоих типах хвойных лесов доминирующие виды подстилочных тенетников-линифициид в рассматриваемом сезонном аспекте составляют около 30% от общего числа особей, а доля бродячих пауков-волков в доминантном комплексе кедровника оказалась выше, чем в сосняке. В кедровнике наиболее многочисленными среди пауков были *Centromerus clarus*, *Trochosa spinipalpis* и *Pardosa cf. lugubris*, в сосняке – *Trochosa terricola*, *Pachygnatha listeri* и *Anguliphantes cerinus*. Среди жужелиц самыми массовыми видами в обоих типах лесов были *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus dilutipes* и *Pterostichus oblongopunctatus*. Динамическая плотность пауков в кедровнике была выше, чем в сосняке, в то время как жужелиц – наоборот.

В зоогеографическом плане установлено, что в двух исследованных местообитаниях встречаются преимущественно транспалеарктические виды пауков и центральнопалеарктические виды жужелиц, населяющие бореальную зону.

### Литература

1. Лобанова Т.В. Распределение пауков-волков (Aranei, Lycosidae) в ландшафтных зонах Новосибирской области // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск : Наука, 1974. С. 51–52.

2. Лобанова Т.В. О видовом составе пауков-волков (Aranei, Lycosidae) Западной Сибири // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Труды Биологического института Сиб. отд. АН СССР / отв. ред. Г.С. Золотаренко. Новосибирск : Наука, 1976. Вып. 18. С. 47–66.
3. Рябикова Т.П. К фауне пауков-кругопрядов (Aranei, Araneidae) юга Западной Сибири // Пауки и насекомые Сибири. Новосибирск : Новосибирск. пед. ин-т, 1985. С. 9–13.
4. Рябикова Т.П. О зональном размещении пауков-кругопрядов (Aranei, Araneidae) в равнинной части Западной Сибири // Экология и география членистоногих Сибири : материалы 6-го совещания энтомологов Сибири. Новосибирск, 22–24 января 1985 г. Новосибирск : Наука, 1987. С. 99–100.
5. Рябикова Т.П. Видовой состав и биология пауков-кругопрядов (Aranei, Araneidae) юга Западной Сибири // Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих. Новосибирск : Новосиб. пед. ин-т, 1989. С. 135–149.
6. Logunov D.V., Marusik Yu.M. Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). Moscow : KMK. Sci. Press Ltd., 2000. 299 p.
7. Tanasevitch A.V. Linyphiid spiders of the West Siberian Plain (Arachnida, Aranei) // Arthropoda selecta. 2005. Vol. 14, № 1. P. 33–88.
8. Федоров И.В., Триликаускас Л.А. Население пауков новообразованной экосистемы осушной зоны соленого озера в Кулунде Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12, вып. 3. С. 233–242.
9. Eskov K.Yu., Marusik Yu.M. New data on the taxonomy and faunistics of North Asian linyphiid spiders (Aranei, Linyphiidae) // Arthropoda selecta. 1994. Vol. 2, № 4. P. 41–79.
10. Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Т. 1, вып. 1. С. 30–45.
11. Дудко Р.Ю., Иванов Е.А. Новые находки жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Новосибирской области // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества. Кемерово, 2006. Вып. 4. С. 15–18.
12. Беспалов А.Н., Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. Дополнения к фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9, вып. 4. С. 625–628.
13. Мордкович В.Г., Дудко Р.Ю., Триликаускас Л.А., Любечанский И.И. Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) и пауки (Aranei) в составе зооценофауны осушной зоны соленого озера в Южной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, вып. 5. С. 447–454.
14. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 234 с.
15. Pearce J.L., Venier L.A. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review // Ecological indicators. 2006. Vol. 6, is. 4. P. 780–793.
16. Gardiner M.M., Landis D.A., Gratton C., Schmidt N., O'Neal M., Mueller E., Chason J., Heimpel G.E. Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean field // Biological control. 2010. Vol. 55, is. 1. P. 11–19. doi: 10.1016/j.biocontrol.2010.06.008.
17. Шульц Г.Э. Общая фенология. Л. : Наука, 1981. 188 с.
18. Logunov D.V. Taxonomic notes on some Central Asian philodromid species (Aranei Philodromidae) // Arthropoda selecta. 1997. Vol. 6, № 1/2. P. 99–104.
19. Trilikauskas L.A. On the fauna of spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei et Opiliones) of Gornaya Shoriya, South Siberia // Eurasian entomological journal. 2013. Vol. 12, № 5. P. 438–450.
20. Fomichev A.A. New data on the spiders (Arachnida: Aranei) from Altai Territory, Russia // Arthropoda selecta. 2016. Vol. 25, № 1. P. 119–126.

21. Ломакин Д.Е., Зиновьев Е.В. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Ямал // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Челябинск, 1997. С. 13–15.
22. Зиновьев Е.В., Козырев А.В. К фауне жужелиц (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) среднего течения р. Оби // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала : сб. научных трудов. Челябинск : Рифей, 2000. С. 154–165.
23. Акоюн Э.К. Карабойдные (Insecta, Coleoptera, Caraboidea) Ханты-Мансийского автономного округа – Югры : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2015. 160 с.
24. Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Березина О.Г., Марченко И.И., Андриевский В.С. Зооэдафон западно-сибирской северной тайги: Пространственная экология населения почвообитающих членистоногих естественных и нарушенных местообитаний. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 168 с.
25. Еремеева Н.И., Ефимов Д.А. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. Новосибирск : Наука, 2006. 107 с.

*Поступила в редакцию 12.04.2016 г.; повторно 10.05.2016 г.;  
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.*

#### **Сведения об авторах:**

**Триликаускас Лаймонас Альбертович** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории систематики беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

Е-mail: [laimont@mail.ru](mailto:laimont@mail.ru)

**Дудко Роман Юрьевич** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории филогении и фауногенеза Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

Е-mail: [rdudko@mail.ru](mailto:rdudko@mail.ru)

Trilikauskas LA, Dudko RYu. On late spring aspect of spiders (Arachnida, Aranei) and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) population in coniferous forests of the south-east of the West-Siberian Plain (Novosibirsk region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):114-125. doi: 10.17223/19988591/34/8 In Russian, English summary

#### **Laimonas A. Trilikauskas, Roman Yu. Dudko**

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.*

#### **On late spring aspect of spiders (Arachnida, Aranei) and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) population in coniferous forests of the south-east of the West-Siberian Plain (Novosibirsk region)**

The paper presents the results of a survey of late spring communities of ground beetles (Carabidae) and spiders (Araneae) in two pine forest kinds of the south-eastern part of West Siberia (Novosibirsk oblast): the *Pinus sibirica* and *Pinus silvestris* forests.

We collected the material by pitfall traps (in tens in both habitats) from 15 to 31 May, 2015. In total, we collected 79 specimens of spiders and 185 species of carabid-beetles. Dominant complex types include those types, whose share is not less than 5 % in records. Taxocene variety was estimated by calculating the value reciproco to Berger-Parker index ( $D = N/N_{max}$ ). Habitat typology was conducted according to RYu Dudko and II Lyubechanskiy.

The studied communities consist of at least 25 spider and 20 carabid species. Of them, we recorded 9 spider and 17 carabid species from the *P. sibirica* forest, and

12 spider and 15 carabid species from the *P. silvestris* forest. Basing on the Berger-Parker index, both groups of predatory invertebrates are more diverse in the *P. silvestris* forest. The most abundant spider species were: *Centromerus clarus*, *Trochosa spinipalpis* and *Pardosa cf. lugubris* in the *P. sibirica* forest, and *Trochosa terricola*, *Pachygnatha listeria* and *Anguliphantes cerinus* in the *P. silvestris* forest. Of the ground beetles, the most abundant species in both pine forests were *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus dilutipes* and *Pterostichus oblongopunctatus*. The dynamic density of spiders was higher in the *P. sibirica* forest, whereas that of the ground beetles in the *P. silvestris* forest. Overall, in both habitats, this parameter was significantly higher for the ground beetles. Zoogeographically, basing on the longitudinal component of species ranges, in both habitats trans-Palaeartic spider species and central-Palaeartic carabid species predominate. Basing on the latitudinal component of species ranges, in both habitats, boreal species predominate both in spiders and in the carabids. We recorded *Nottophilus fasciatus* and *Pterostichus dilutipes* from Novosibirsk oblast for the first time. *Artanes marusiki* was hitherto known from Tuva, Khakassia, Mountain Shoria and Altai region only.

**Funding:** This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grants No 15-04-07591).

*The article contains 2 Tables, 25 References.*

**Key words:** part of the population; diversity; dominants complexes; dynamical density.

### References

1. Lobanova TV. Rasprezdeleniye paukov-volkov (Aranei, Lycosidae) v landshaftnykh zonakh Novosibirskoy oblasti [Distribution of wolf spiders (Aranei, Lycosidae) among the landscape zones of Novosibirsk oblast]. In: *Voprosy entomologii Sibiri* [Questions of entomology of Siberia]. Cherepanov AI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 51-52. In Russian
2. Lobanova TV. O vidovom sostave paukov-volkov (Aranei, Lycosidae) v Zapadnoy Sibiri [On the species composition of the wolf spiders (Aranei, Lycosidae) in West Siberia]. In: *Fauna gel'mintov i chlenistonogikh Sibiri* [Fauna of helminthes and arthropoda of Siberia]. Zolotareno GS, editor. *Trudy Biologicheskogo Instituta AN SSSR*. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. Vol. 18. pp. 47-66. In Russian
3. Ryabikova TP. K faune paukov-krugopryadov (Aranei, Araneidae) yuga Zapadnoy Sibiri [On the fauna of orb-weaving spiders (Aranei, Araneidae) in the south of West Siberia]. In: *Pauki i nasekomye Sibiri* [Spiders and insects of Siberia]. Zolotareva GS, Petrova VP et al, editors. Novosibirsk: Novosibirsk Pedagogic Institute Publ.; 1985. pp. 9-13. In Russian
4. Ryabikova TP. O zonal'nom razmeshchenii paukov-krugopryadov (Aranei, Araneidae) v ravninnoy chasti Zapadnoy Sibiri [On zonal distribution of orb-weaving spiders (Aranei, Araneidae) in the plain part of West Siberia]. In: *Ekologiya i geografiya chlenistonogikh Sibiri* [Ecology and geography of the arthropoda of Siberia]. Cherepanov AI, Violovich NA et al, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 99-100. In Russian
5. Ryabikova TP. Vidovoy sostav i biologiya paukov-krugopryadov (Aranei, Araneidae) yuga Zapadnoy Sibiri [Species composition and biology of the orb-weaving spiders (Aranei, Araneidae) in the south of West Siberia]. In: *Fauna, ekologiya i zoogeografiya pozvonochnykh i chlenistonogikh* [Fauna, ecology and zoogeography of vertebrates and arthropoda]. Novosibirsk: Pedagogic Institute Publ.; 1989. pp. 135-149. In Russian
6. Logunov DV, Marusik YuM. Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). Ravkin YuS, editor. Moscow: KMK. Sci. Press Ltd.; 2000. 299 p.

7. Tanasevitch AV. Linyphiid spiders of the West Siberian Plain (Arachnida, Aranei). *Arthropoda selecta*. 2005;14(1):33-88.
8. Fyodorov IV, Trilikauskas LA. Spiders population of neogenic ecosystem of salt lake arid zone in Kulunda, West Siberia, Russia. *Euroasian Entomological Journal*. 2013;12(3):233-242. In Russian, English Summary
9. Eskov KYu, Marusik YuM. New data on the taxonomy and faunistics of North Asian linyphiid spiders (Aranei, Linyphiidae). *Arthropoda selecta*. 1994;2(4):41-79.
10. Dudko RYu, Lyubchanskii II. Faunal and Zoogeographic analysis of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Novosibirsk Oblast'. *Euroasian Entomological Journal*. 2002;1(1):30-45. In Russian, English Summary
11. Dudko RYu, Ivanov EA. Novye nakhodki zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v Novosibirskoy oblas'ti [New records of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Novosibirsk Oblast]. In: *Entomologicheskie issledovaniya v Zapadnoi Sibiri. Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva* [Entomological investigations in West Siberia. Proceedings of the Kemerovo branch of the Russian Entomological Society]. Ereemeeva NI, Sushchev DV, editors. Kemerovo: Kemerovo State University Publ.; 2006. Vol. 4. pp. 15-18. In Russian
12. Bespalov AN, Dudko RYu, Lyubchanskii II. Additions to the ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Novosibirsk Oblast: do the southern species spread to the north? *Euroasian Entomological Journal*. 2010;9(4):625-628. In Russian
13. Mordkovich VG, Dudko RYu, Trilikauskas LA, Lyubchanskii II. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and spiders (Aranei) are a part of soil fauna on the shore of a salt lake in South Siberia, Russia. *Euroasian Entomological Journal*. 2015;14(5):447-454. In Russian, English Summary
14. Striganova BR, Poryadina NM. Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2005. 234 p. In Russian
15. Pearce JL, Venier LA. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological indicators*. 2006;6(4):780-793. doi: [10.1016/j.ecolind.2005.03.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.03.005)
16. Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, Schmidt N, O'Neal M, Mueller E, Chason J, Heimpel GE. Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean field. *Biological control*. 2010;55(1):11-19. doi: [10.1016/j.biocontrol.2010.06.008](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.06.008)
17. Schults GE. Obshchaya fenologiya [General phenology]. Leningrad: Nauka Publ.; 1981. 188 p. In Russian
18. Logunov DV. Taxonomic notes on some Central Asian philodromid species (Aranei Philodromidae). *Arthropoda selecta*. 1997;6(1/2):99-104.
19. Trilikauskas LA. On the fauna of spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei et Opiliones) of Gornaya Shoriya, South Siberia. *Euroasian Entomological Journal*. 2013;12(5):438-450.
20. Fomichev AA. New data on the spiders (Arachnida: Aranei) from Altai Territory, Russia. *Arthropoda selecta*. 2016;25(1):119-126.
21. Lomakin DE, Zinoviev EV. Fauna zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) poluostrova Yamal [Fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Yamal Peninsula]. In: *Materialy po istorii i sovremennomu sostoyaniyu fauny severa Zapadnoy Sibiri* [The materials on the history and present state of the fauna of the north of West Siberia]. Kosintsev PA, editor. Chelyabinsk: Rifei Publ.; 1997. pp. 3-14. In Russian
22. Zinoviev EV, Kozyrev AV. K faune zhuzhelits (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) [On the fauna of ground beetles (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) middle stream of the Ob' River]. In: *Pleistotsenovye i golotsenovye fauny Urala* [Fauna of the Pleistocene and the Holocene in the Urals]. Kosintsev PA, editor. Chelyabinsk: Rifei Publ.; 2000. pp. 154-165. In Russian

23. Akopyan EK. *Karaboidnye (Insecta, Coleoptera, Caraboidea) Khanty-Man'siyskogo avtonomnogo okruga-Yugra* [Carabidae (Insecta, Coleoptera, Caraboidea) of Khanty-Mansi Autonomous Okrug–Yugra. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2015. 222 p. In Russian
24. Mordkovich VG, Lyubchanskii II, Berezina OG, Marchenko II, Andrievskii VS. Zooedafon zapadno-sibirskoy severnoy taygi: Prostranstvennaya ekologiya naseleniya pochvoobitayushchikh chlenistonogikh estestvennykh i narushennykh mestoobitaniy [Zooedaphon of West Siberian taiga: spatial ecology of soil living arthropods population in natural and disturbed habitats]. Moscow: KMK-Press; 2014. 168 p. In Russian
25. Ereemeeva NI, Efimov DA. Zhuki-zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) yestestvennykh i urbanizirovannykh territoriy Kuznetskoy kotloviny [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of natural and urbanized territories of the Kuznetsk Depression]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2006. 107 p. In Russian

*Received 12 April 2016; Revised 10 May 2016;  
Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.*

**Author info:**

**Trilikauskas Laimonas A**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Systematics of Invertebrates, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: [laimont@mail.ru](mailto:laimont@mail.ru)

**Dudko Roman Yu**, Cand. Sci. (Biol.), Senior researcher, Laboratory of Phylogeny and Faunogenesis, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: [rdudko@mail.ru](mailto:rdudko@mail.ru)

УДК [591.491+591.54+591.91] (597.95)

doi: 10.17223/19988591/34/9

**В.В. Ярцев<sup>1</sup>, В.Н. Куранова<sup>1</sup>, И.В. Маслова<sup>2</sup>, В.Х. Крюков<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет,  
г. Томск, Россия

<sup>2</sup>Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

<sup>3</sup>Лазовский государственный природный заповедник  
им. Л.Г. Капланова, с. Лазо, Приморский край, Россия

## **Географическая и межвидовая изменчивость размеров кладок и размеров самок углозубов рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)**

Работа выполнена в рамках Программы повышения конкурентоспособности ТГУ (НИР № 8.1.25.2015), госзадания № 6.657.2014/К, гранта РФФИ № 16-34-01055.

Проанализирована широтная и межвидовая изменчивость плодовитости и размеров тела самок двух видов хвостатых земноводных рода *Salamandrella*. Использованы результаты собственных полевых работ в Томской области, Еврейской автономной области, Хабаровском и Приморском краях, исследований музейных коллекций, а также литературные данные по 36 популяциям этих видов. Установлено, что для самок *S. keyserlingii* характерна выраженная широтная изменчивость размера тела и плодовитости: оба показателя увеличиваются с продвижением на юг. Схожие тренды для обеих характеристик связаны с прямой линейной зависимостью плодовитости от длины тела. Направленность географической изменчивости длины тела и плодовитости самок сибирского углозуба связана главным образом с широтным изменением количества тепла, что подтверждается наличием зависимости параметров от среднегодовой температуры воздуха. Для *S. tridactyla* со значительно меньшим размером ареала явных зависимостей плодовитости от широты местности и температуры не выявлено. Длина тела самок и плодовитость *S. keyserlingii* выше таковых *S. tridactyla*.

**Ключевые слова:** хвостатые земноводные; углозубые; *Salamandrella keyserlingii*; *Salamandrella tridactyla*; плодовитость; размеры тела; широтная изменчивость; температура.

### **Введение**

Земноводные имеют сложный жизненный цикл, который связан со сменной среды обитания в ходе онтогенеза [1]. Для них характерен комплекс адаптационных механизмов, обеспечивающих существование особи на разных этапах развития в водной или наземной средах. Размер кладки, или количество яиц, производимое самкой, – важнейшая характеристика жиз-

ненного цикла земноводных [2, 3]. Наряду с другими показателями размножения она отражает репродуктивную стратегию – общую адаптацию к условиям среды и занимаемую популяцией вида экологическую нишу.

Зависимость размера кладки от размера самки у европейских видов лягушек отмечал в конце XIX в. Д.А. Буленджер [4]. В настоящее время имеется обширная литература по данному вопросу для земноводных (см. [2, 3]). Однако хвостатые земноводные исследованы в меньшей степени, чем бесхвостые. На примере нескольких филогенетических групп хвостатых земноводных показано, что связь репродуктивных показателей с размерами самки имеет разный характер и зависит от способа размножения [5, 6]. Кроме того, виды с крупными размерами тела, в отличие от мелких, имеют более явную внутривидовую изменчивость размера кладки [5]. Вариабельность размеров тела самки также определяет широкую географическую изменчивость зависящих от неё репродуктивных характеристик [3]. Абиотические факторы среды – температура и осадки – влияют на активность взрослых особей, которая определяет продолжительность интенсивного накопления ресурсов для размножения и формирования кладки.

Виды рода *Salamandrella* Dybowski, 1870 – сибирский и приморский углозубы – являются удобными объектами для эколого-эволюционных исследований вариабельности репродуктивных показателей и определяющих их факторов по ряду причин. Во-первых, представители данного рода, как и другие углозубые, имеют уникальный среди земноводных тип кладки: она состоит из парных икранных мешков с собственной оболочкой, под которой располагаются икринки [7]. Во-вторых, род *Salamandrella* включает два криптических вида [8]. Детальные данные по дифференциации и филогеографии рода *Salamandrella* свидетельствуют, что *S. keyserlingii* Dybowski, 1870 – быстро расселившийся в Северной Палеарктике вид, в то время как *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 – форма с достаточно стабильной демографической историей [9, 10]. Среди механизмов, обеспечивающих распространение и существование видов, значительный интерес представляет оценка роли их репродуктивных стратегий. В-третьих, данные виды распространены в широком диапазоне условий среды. *S. keyserlingii* обладает самым обширным ареалом среди современных земноводных: обитает в России (от европейской части до Камчатского полуострова, Сахалина и Курильских островов), Северном Казахстане, Монголии, Китае, Корее и Японии [8]. *S. tridactyla* имеет значительно более узкое распространение – населяет юг российского Дальнего Востока (восток Еврейской автономной области, юг Хабаровского края, Приморский край), а также восток Манчжурии и север Кореи [8]. Значительную часть ареала *S. tridactyla* занимает горная система Сихотэ-Алинь, где он встречается на различных высотах, вплоть до 1 665 м над ур. м. (гора Ольховая, Южный Сихотэ-Алинь) [11, 12].

Изменчивость размера кладки и размера тела у *S. keyserlingii* исследованы ранее [13–15]. Для *S. keyserlingii* выявлена клинальная направленность изменений размера кладки: наименьшую плодовитость имеют популяции на

северо-востоке ареала [14]. Специальное исследование широтной и высотной варибельности размеров тела сибирского углозуба выявило, что зависимость носит *U*-образную форму [15]. В ряде работ показано, что у гинобиид между размерами самок и кладок существует прямая положительная связь – чем крупнее самка, тем больше размер её кладки [5, 16]. Это предполагает наличие сходных тенденций географической изменчивости обоих показателей, что подтверждено на других группах земноводных [3]. Однако приводимые для сибирского углозуба тренды изменения размеров тела [15] и размеров кладки [14] имеют различную форму. Причины данного явления не известны.

В настоящей работе на основе собственных и литературных данных предпринята попытка проанализировать географическую изменчивость и межвидовые различия плодовитости и размеров самок углозубов рода *Salamandrella*.

### Материалы и методики исследования

**Материалы авторов.** Материалы по плодовитости и размерам самок получены в ходе стационарных и маршрутных полевых работ в Томской и Еврейской автономной областях, Хабаровском и Приморском краях (рис. 1, точки 15, 22, 28, 29, 31–36). Определение плодовитости проведено в период икрометания (апрель–май в зависимости от года и региона). Животных отлавливали с помощью стандартной ловчей траншеи с цилиндрами, а также сачком в нерестовом водоёме.

**Музейные материалы.** Данные о размерах самок в трёх популяциях *S. keyserlingii* и трёх – *S. tridactyla* (рис. 1, точки 2, 6, 14, 30, 32, 33) получены также в ходе обработки коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев; А253, А254F, А913F, А1555, А1542, 1586), Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва; А3309, А4543, 1103, 1111, 1120, 1142), Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург; Н898, Н009-588, Н1171, Н1725) и кафедры зоологии позвоночных и экологии Томского государственного университета.

**Литературные и неопубликованные данные.** На основе анализа литературных данных получены сведения о плодовитости и длине тела самок из 25 популяций сибирского углозуба и одной – приморского углозуба (рис. 1, точки 1–14, 16, 18–27). Ещё для одной выборки *S. tridactyla* представлены сведения только по размерам кладок. В популяции Верхней Кважвы (рис. 1, точка 10) нами рассчитано среднее значение плодовитости сибирского углозуба по многолетним данным [17, 18]. Кроме того, размер кладки и размеры самок в популяции Верхней Тулы рассчитаны по неопубликованным материалам О.В. Григорьева (г. Новосибирск).

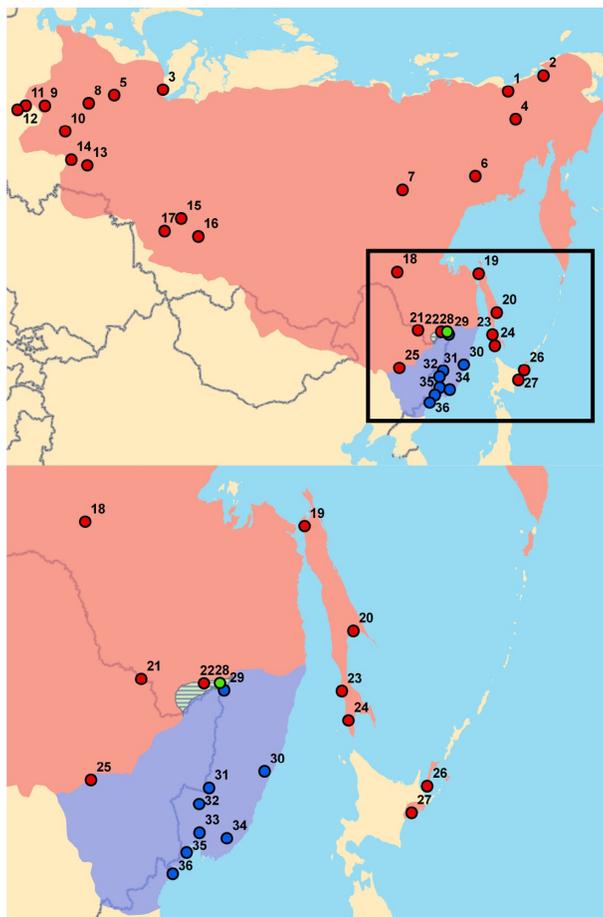
**Видовая принадлежность и номенклатура.** В настоящее время используется два названия вида с Дальнего Востока: *S. schrenckii* (Strauch, 1870) [11, 19–21] и *S. tridactyla* Nikolsky, 1905 [8, 9, 22, 23]. В работе используется последнее название, поскольку *S. schrenckii* признаётся невалидным [8, 22, 23].

Разделение данных по видам проведено на основе обширной литературы по молекулярно-генетической дифференциации рода *Salamandrella* [9–11, 19, 20], поскольку определение видовой принадлежности взрослых животных по внешним морфологическим признакам, а также кладок по морфологии невозможно [8]. Из использованных в настоящей работе данных вблизи зоны контакта ареалов расположены лишь три точки – окрестностей г. Хабаровска, пос. Смидовича и пос. Николаевка. Проведённые ранее в данных пунктах специальные исследования с оценкой видовой принадлежности молекулярно-генетическими методами показали, что углозубы из окрестностей г. Хабаровска принадлежат к *S. tridactyla*, окрестностей пос. Смидовича – *S. keyserlingii*, а в окрестностях пос. Николаевка предполагается наличие гибридной формы [11]. В связи с этим анализ материалов из последнего локалитета проведён отдельно.

**Показатели, климатические данные и статистический анализ.** В качестве показателя размера тела самок нами использована длина тела (L, мм) – расстояние от кончика морды до переднего края клоакальной щели. Все промеры произведены с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Всего исследовано 43 самки приморского углозуба и 241 самка сибирского углозуба. Исходные ряды полученных измерений использованы только для межвидовых сравнений, во всех остальных случаях берётся средняя длина тела для выборки. На основе собственных и литературных данных представлены сведения по средней длине тела в 8 популяциях сибирского углозуба и 3 – приморского углозуба.

Данные авторов по плодовитости получены путём прямого подсчёта числа икринок в целой кладке (*S. keyserlingii*: n = 266; *S. tridactyla*: n = 706). В исследованиях репродуктивной биологии углозубых иногда используют только количество эмбрионов в одном икринном шнуре [24–26]. Подобные литературные данные для углозубов рода *Salamandrella* нами исключены из анализа, поскольку полная кладка включает два икринных мешка и только общее число икринок в нём точно отражает реализованную плодовитость самок. В анализе использованы средние размеры кладок для 27 популяций *S. keyserlingii* и 8 – *S. tridactyla*.

Сведения о температуре в отдельных локалитетах получены из открытой электронной базы WorldClim database version 1.4 (<http://www.worldclim.org>), созданной на основании климатических данных за период с 1950 по 2000 г. [27]. Для извлечения климатических данных использована программа ArcGIS 9.3 (ESRI, США). Среднегодовые температуры для каждого локалитета рассчитаны на основе многолетних значений среднемесячных температур.



**Рис. 1.** Карта-схема ареалов *Salamandrella keyserlingii* (красная заливка) и *S. tridactyla* (синяя заливка) (по Н.А. Поляркову [10]) и географии материала, использованного в работе. Заштрихованный участок – область перекрывания ареалов [Fig. 1. Distribution (shaded) of *Salamandrella keyserlingii* (red) and *S. tridactyla* (blue) (from NA Poyarkov [10]) and populations, for which our and literature data on body size and clutch size were used. The cross-hatched area is an overlap region of species' ranges]

***S. keyserlingii*:** 1 – дельта р. Колымы, Халерченская тундра, Якутия; 2 – Чаунская низменность, Чукотский АО; 3 – р. Хадыта-Яха, Ямало-Ненецкий АО; 4 – р. Омолон, Чукотский АО; 5 – Сорумский заказник, Ханты-Мансийский АО; 6 – верховья р. Колымы, Магаданская обл.; 7 – Центральная Якутия; 8 – Печоро-Ильчский заповедник, Республика Коми; 9 – с. Лекма, Кировская обл.; 10 – с. Верхняя Квазва, Пермская обл.; 11 – с. Янгарка, Нижегородская обл.; 12 – с. Малые Килемары, Нижегородская обл.; 13 – г. Талица, Свердловская обл.; 14 – г. Екатеринбург, Свердловская обл.; 15 – г. Томск, Томская обл.; 16 – р. Береш, Красноярский край; 17 – с. Верхняя Тула, Новосибирская обл.; 18 – предгорья хр. Турурингра, Амурская обл.; 19 – с. Погиби, Сахалинская обл.; 20 – с. Промысловое, Сахалинская обл.; 21 – Хинганский заповедник, Амурская обл.; 22 – пос. Смидович, Еврейская АО; 23 – с. Костромское, Сахалинская обл.; 24 – пос. Анива, Сахалинская обл.; 25 – г. Харбин, провинция Хэйлунцзян (Китай); 26 – пос. Головино, Сахалинская обл.; 27 – Кусиро, префектура Хоккайдо (Япония). **Предполагаемая область гибридизации видов:** 28 – пос. Николаевка, Еврейская АО. ***S. tridactyla*:** 29 – хр. Хехцир, 18 км трассы Хабаровск–Владивосток, Хабаровский край; 30 – Сихотэ-Алинский заповедник, Приморский край; 31 – пос. Павло-Федоровка, Приморский край;

32 – Ханкайский заповедник, Приморский край; 33 – Уссурийский заповедник, Приморский край; 34 – р. Киевка, с. Лазо, Приморский край; 35 – заповедник «Кедровая падь» Приморский край; 36 – пос. Хасан, Приморский край.

[*S. keyserlingii*: (1) Kolyma Delta, Khalerchensk tundra, Yakutia (Russia); (2) Chaun Lowland, Chukotka Autonomous Okrug (Russia); (3) Khadyta-Yakha River, Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (Russia); (4) Omolon River, Chukotka Autonomous Okrug (Russia); (5) Reserve “Sorumskiy”, Khanty-Mansi Autonomous Okrug (Russia); (6) Kolyma Headwaters, Magadan Region (Russia); (7) Central Yakutia (Russia); (8) Pechora-Ilych Reserve, Komi Republic (Russia); (9) Lecma Village, Kirov Region (Russia); (10) Verkhnyaya Kvazhva Village, Perm Region (Russia); (11) Yangarka Village, Nizhny Novgorod Region (Russia); (12) Malye Kilemary Village, Nizhny Novgorod Region (Russia) (13) Talitsa Town, Sverdlovsk Region (Russia); (14) Ekaterinburg City, Sverdlovsk Region (Russia); (15) Tomsk City, Tomsk Region (Russia); (16) Beresh River, Krasnoyarsk Krai (Russia); (17) Verkhnyaya Tula Village, Novosibirsk Region (Russia); (18) Tukuringa Mountains, foothills, Amur Region (Russia); (19) Pogibi Village, Sakhalin Region (Russia); (20) Promyslovoye Village, Sakhalin Region (Russia); (21) Khingansk Reserve, Amur Region (Russia); (22) Smidovich Settlement, Jewish Autonomous Oblast (Russia); (23) Kostromskoe Village, Sakhalin Region (Russia); (24) Aniva Settlement, Sakhalin Region (Russia); (25) Kharbin City, Heilongjiang Province (China); (26) Golovino Settlement, Sakhalin Region (Russia); (27) Kushiro, Hokkaido Prefecture (Japan). *Assumed zone of interspecific hybridisation*: (28) Nikolaevka Village, Jewish Autonomous Oblast (Russia). *S. tridactyla*: (29) Khekhtsir Mountains, 18 km from Khabarovsk, Khabarovsk Krai (Russia); (30) Sikhote-Alin Reserve, Primorsky Krai (Russia); (31) Pavlo-Fedorovka Settlement, Primorsky Krai (Russia); (32) Khanka Reserve, Primorsky Krai (Russia); (33) Ussuriysky Reserve, Primorsky Krai (Russia); (34) Kievka River, Laso Village, Primorsky Krai (Russia); (35) Reserve “Kedrovaya Pad’”, Primorsky Krai (Russia); (36) Khasan Settlement, Primorsky Krai (Russia)].

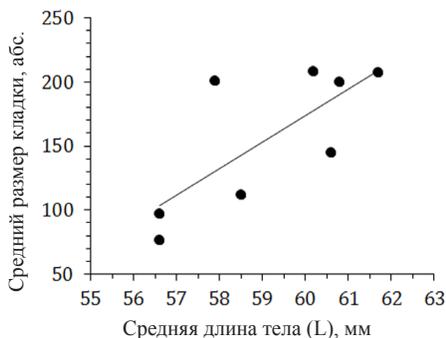
Статистическая обработка осуществлена в программе StatSoft STATISTICA 8.0. Для оценки связи размера кладки с длиной тела самок, а также этих двух показателей с шириной местности и среднегодовыми температурами применён линейный регрессионный анализ. Значимость связей оценена по критерию Фишера (F) при уровне значимости (p) больше 0,5. Межвидовые сравнения длины тела и плодовитости по нашим первичным рядам данных проведены с использованием тестов Стьюдента ( $t_{st}$ ) и Манна–Уитни (U-test). Для каждого показателя рассчитаны средняя ( $\bar{x}$ ), границы минимальных и максимальных значений (lim), стандартная ошибка средней ( $m_{\bar{x}}$ ). Межвидовые по средней сравнения плодовитости в выборках осуществлены с помощью ковариационного анализа (ANCOVA), где в качестве коварианты использованы среднегодовая температура, а группирующего фактора – видовая принадлежность.

### Результаты исследования и обсуждение

**Связь размеров тела самок и плодовитости.** Для многих земноводных, в том числе и углозубых, показана положительная связь между размерами тела самок и размером кладки [2, 4–6, 16, 28, 29]. Нами выявлена аналогичная закономерность и для *S. keyserlingii*: между показателями существует сильная положительная линейная связь (рис. 2).

**Широтная изменчивость плодовитости и размеров самок углозубов рода *Salamandrella*.** Максимальные средняя плодовитость и длина тела самок отмечены для *S. keyserlingii* на острове Хоккайдо, в Екатеринбурге, долине р. Береш, а минимальные значения показателей – на Северо-Востоке Азии – в районе Чаунской губы и верховьях р. Колымы (таблица). Однако

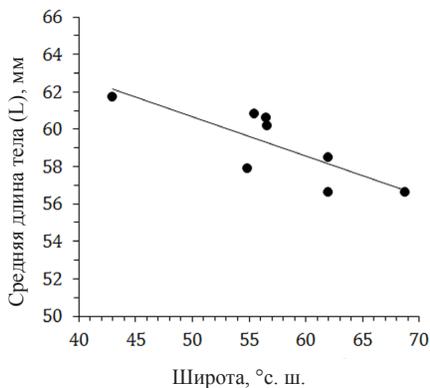
необходимо отметить, что для хоккайдской популяции *S. keyserlingii* измерения проведены другим способом: длина тела измерена от кончика морды до заднего края клоаки, а не до переднего [15]. Минимальные средние размеры самок зарегистрированы в Центральной Якутии, но при этом средняя плодовитость выше, чем в популяциях из района Чаунской губы и верховий р. Колымы (см. таблицу).



**Рис. 2.** Средний размер кладок и средняя длина тела (L, мм) самок в восьми популяциях *Salamandrella keyserlingii* ( $y = 21,9283x - 1139,12$ ;  $n = 8$ ;  $R^2 = 0,60$ ;  $F_{1,6} = 8,82$ ;  $p = 0,03$ )

[Fig. 2. Mean clutch size and mean female body size (SVL) in eight populations of *Salamandrella keyserlingii* ( $y = 21.9283x - 1139.12$ ,  $n = 8$ ,  $R^2 = 0.60$ ,  $F_{1,6} = 8.82$ ,  $P = 0.03$ ). On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Mean female SVL (mm)]

Линейный регрессионный анализ выявил значимую зависимость между средней длиной тела самок и широтой (рис. 3).



**Рис. 3.** Межпопуляционная изменчивость средней длины тела (L, мм) самок *Salamandrella keyserlingii* в широтном градиенте ( $y = 71,1308 - 0,2105x$ ;  $n = 8$ ;  $R^2 = 0,66$ ;  $F_{1,6} = 11,71$ ;  $p = 0,01$ )

[Fig. 3. Mean female body size (SVL, mm) variation among populations from different latitudes in *Salamandrella keyserlingii* ( $y = 71.1308 - 0.2105x$ ,  $n = 8$ ,  $R^2 = 0.66$ ,  $F_{1,6} = 11.71$ ,  $P = 0.01$ ). On the Y-axis - Mean female SVL (mm); on the X-axis - Latitude (°N)]

Средний размер кладки, средняя длина тела самок в различных популяциях углозубов рода *Salamandrella*  
 [Mean clutch size and mean body size in salamander populations of the genus *Salamandrella*]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]			Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]		
				n	x [Mean]	Ссылки [References]	n	x [Mean]	Ссылки [References]
<i>Salamandrella keyserlingii</i>									
(1) Дельта р. Колымы [Kolyma Delta]	68°56'	159°58'	15	14	70	30	–	–	–
(2) Чаунская низменность [Chaun Lowland]	68°46'	170°	5	16	97	30	7	56,6	Наши данные [Present study]
(3) Р. Хадьга–Яха [Khadyga-Yakha River]	66°59'	69°32'	20	–	139	14	–	–	–
(4) Р. Омолон [Omolon River]	66°04'	159°	5	11	133	30	–	–	–
(5) Сорумский заказник [Sorumskiy Reserve]	63°54'	60°24'	–	4	225	31	–	–	–
(6) Р. Колыма, верховья [Kolyma River, headwaters]	62°	149°	900	–	76,3	14	31	56,6	Наши данные [Present study]
(7) Центральная Якутия [Central Yakutia]	62°02'	129°44'	180	25	112	32	8	58,5	13
(8) Печоро–Ильчский заповедник [Pechoro-Ilychskiy Reserve]	61°49'	56°51'	125	268	122,1	33	–	–	–
(9) Лекма [Lekma]	59°01'	49°57'	150	52	139	34	–	–	–
(10) Верхняя Квачва [Verkhnyaya Kvazhva]	58°23'	56°23'	150	50	132,1	17, 18	–	–	–
(11) Янгарка [Yanarka]	57°50'	47°	150	26	118,5	35	–	–	–
(12) Малые Килемары [Malve Kilemaray]	57°02'	46°22'	130	25	132	35	–	–	–
(13) Талица [Talitsa]	56°59'	63°50'	130	202	162	36	–	–	37
(14) Екатеринбург [Ekaterinburg]	56°36'	60°36'	280	–	208	37	11	60,2	Наши данные [Present study]
(15) Томск [Tomsk]	56°28'	84°58'	95	386	145	Наши данные [Present study]	186	60,1	Наши данные [Present study]

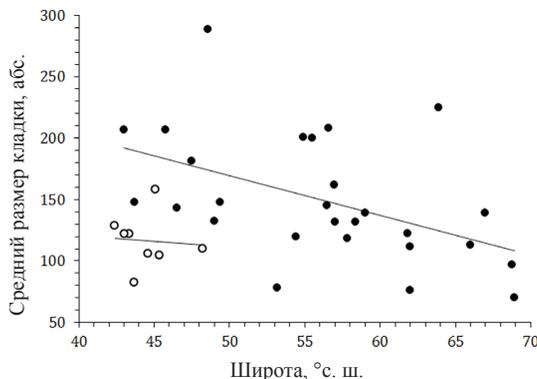
Продолжение таблицы [Table (continuation)]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]		Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]			
				n	$\bar{x}$ [Mean]	n	$\bar{x}$ [Mean]		
(16) Река Береш [Beresh River]	55°29'	89°07'	100	36	200	38	60,8	38	
(17) Верхняя Тула [Verkhnyaya Tula]	54°53'	82°46'	150	10	200,6	Григорьев О.В., неопубликован- ные данные [Grigoriev, O.V., unpublished data]	30	57,9	Григорьев О.В., неопубликованные данные [Grigoriev, O.V., unpublished data]
(18) Тукурингра [Tukuringra]	54°26'	127°15'	120	23	119,6	39	—	—	
(19) Погиби [Pogibi]	52°10'	142°	—	53	77,8	40	—	—	
(20) Промысловое [Promyslovoe]	49°22'	143°32'	25	3	148	40	—	—	
(21) Хинганский заповедник [Khingansk Reserve]	49°	130°	—	90	132,7	41	—	—	
(22) Смилович [Smidovich]	48°36'	133°49'	50	12	288,7	Наши данные [Present study]	—	—	
(23) Костромское [Kostromskoe]	47°30'	142°	—	11	181,3	40	71	40	
(24) Анива [Aniva]	46°30'	142°	25	50	143,5	40	—	—	
(25) Харбин [Kharbin]	45°46'	126°29'	150	5	207	42	—	—	
(26) Головно [Golovno]	43°44'	145°31'	6	54	147,7	43	—	—	
(27) Кусиро [Kushiro]	43°01'	144°18'	4	144	207,3	44	130	61,7	45
(28) Николаевка [Nikolaevka]	48°32'	134°48'	40	8	148	Наши данные [Present study]	—	—	
<i>Salamandrella tridactyla</i>									
(29) Хехцир [Kheksir]	48°16'	134°59'	130	40	109,4	Наши данные [Present study]	6	66,9	Наши данные [Present study]
(30) Сихотэ-Алинский заповедник [Sikhote-Alinskij Reserve]	45°23'	136°36'	700	—	104,5	46	—	—	—
(31) Павло-Фёдоровка [Pavlo-Fedorovka]	45°07'	133°16'	90	80	157,9	Наши данные [Present study]	—	—	—

Окончание таблицы [Table (end)]

Популяции [Populations]	Широта, с.ш. [Latitude (N)]	Долгота, в.д. [Longitude (E)]	Высота над ур.м., м [Altitude (m)]	Размер кладки, абс. [Mean clutch size (number of eggs)]			Длина тела самок (L, мм) [Mean body size (SVL, mm)]		
				n	$\bar{x}$ [Mean]	Ссылки [References]	n	$\bar{x}$ [Mean]	Ссылки [References]
(32) Ханка [Khanka]	44°38'	132°35'	70	80	105,4	Наши данные [Present study]	3	52,0	Наши данные [Present study]
(33) Уссурийский заповедник [Ussuriyskiy Reserve]	43°41'	132°24'	300	390	82,2	Наши данные [Present study]	34	56,8	Наши данные [Present study]
(34) Р. Киевка [Kievka River]	43°22'	133°53'	225	12	121,7	Наши данные [Present study]	–		
(35) Заповедник «Кедровая падь» [Kedrovaya Pad' Reserve]	43°04'	131°33'	70	94	121,6	Наши данные [Present study]	–		
(36) Хасан [Khasan]	42°26'	133°39'	25	10	128,3	Наши данные [Present study]	–		

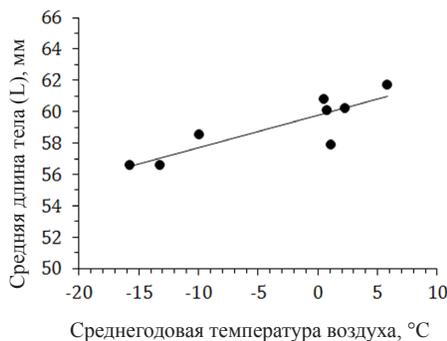
Для среднего размера кладки сибирского углозуба выявлена достоверная слабая линейная связь с широтой, в то время как у приморского углозуба зависимость между данными параметрами отсутствует (рис. 4).



**Рис. 4.** Межпопуляционная изменчивость среднего размера кладки *Salamandrella keyserlingii* (чёрный маркер;  $y = 329,957 - 3,21214x$ ;  $n = 27$ ;  $R^2 = 0,23$ ;  $F_{1,25} = 7,34$ ;  $p = 0,01$ ) и *S. tridactyla* (белый маркер;  $y = 158,82 - 0,9539x$ ;  $n = 8$ ;  $R^2 = 0,006$ ;  $F_{1,7} = 0,04$ ;  $p = 0,85$ ) в широтном градиенте

[**Fig. 4.** Mean clutch size variation among populations from different latitudes in *Salamandrella keyserlingii* (solid circles;  $y = 329.957 - 3.21214x$ ,  $n = 27$ ,  $R^2 = 0.23$ ,  $F_{1,25} = 7.34$ ,  $P = 0.01$ ) and *S. tridactyla* (open circles;  $y = 158.82 - 0.9539x$ ,  $n = 8$ ,  $R^2 = 0.006$ ,  $F_{1,7} = 0.04$ ,  $P = 0.85$ ). On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Latitude (°N)]

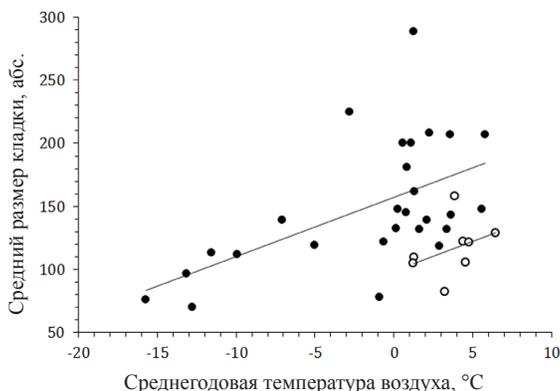
Как и в случае с широтой, средние размеры самок сибирского углозуба обнаруживают значимую линейную связь со среднегодовыми температурами (рис. 5).



**Рис. 5.** Межпопуляционная изменчивость средней длины тела (L, мм) самок *Salamandrella keyserlingii* в градиенте среднегодовой температуры воздуха ( $y = 0,205941x + 59,7783$ ;  $n = 8$ ;  $R^2 = 0,75$ ;  $F_{1,6} = 17,64$ ;  $p = 0,006$ )

[**Fig. 5.** Mean female body size (SVL) variation among *Salamandrella keyserlingii* populations from locations varying in the mean yearly temperature ( $y = 0.205941x + 59.7783$ ,  $n = 8$ ,  $R^2 = 0.75$ ,  $F_{1,6} = 17.64$ ,  $P = 0.006$ ). On the Y-axis - Mean female SVL (mm); on the X-axis - Mean yearly temperature (°C)]

Средний размер кладки сибирского углозуба характеризуется достоверной зависимостью от температуры (рис. 6). Причём стоит отметить, что при значениях среднегодовой температуры около  $-4^{\circ}\text{C}$  и выше резко увеличивается разброс плодовитости. У приморского углозуба значимой зависимости среднего размера кладки от температуры не выявлено (рис. 6).



**Рис. 6.** Межпопуляционная изменчивость размера кладок *Salamandrella keyserlingii* (чёрный маркер;  $y = 4,6792x + 157,17$ ;  $n = 27$ ;  $R^2 = 0,31$ ;  $F_{1,25} = 11,34$ ;  $p = 0,003$ ) и *S. tridactyla* (белый маркер;  $y = 4,6569x + 98,933$ ;  $n = 8$ ;  $R^2 = 0,14$ ;  $F_{1,7} = 1,0$ ;  $p = 0,36$ ) в градиенте среднегодовой температуры воздуха [Fig. 6. Mean clutch size variation among *Salamandrella keyserlingii* populations (solid circles;  $y = 4.6792x + 157.17$ ,  $n = 27$ ,  $R^2 = 0.31$ ,  $F_{1,25} = 11.34$ ,  $P = 0.003$ ) and *S. tridactyla* populations (open circles;  $y = 4.6569x + 98.933$ ,  $n = 8$ ,  $R^2 = 0.14$ ,  $F_{1,7} = 1.0$ ,  $P = 0.36$ ) from locations varying in the mean yearly temperature. On the Y-axis - Mean clutch size; on the X-axis - Mean yearly temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )]

В наиболее общем виде тенденции внутривидовой изменчивости плодовитости и размеров самок для земноводных взаимосвязаны и выражаются следующим образом [3]. В популяциях северных широт и высоких горных поясов при коротком периоде активности наступление половой зрелости происходит позже, чем в южных и равнинных популяциях. В связи с этим в данных регионах размеры самок больше. Крупные самки способны продуцировать больше яиц в абсолютном выражении [3]. Наши данные показывают, что с ростом широты местности происходит постепенное уменьшение средних размеров самок *S. keyserlingii* и как следствие – уменьшение среднего размера кладки. Аналогичное градуальное увеличение размеров самок отмечено и при увеличении среднегодовой температуры. Исследования географической изменчивости размеров тела (средняя длина тела, средняя общая длина тела без разделения по полу) в пределах ареала *S. keyserlingii* показали, что длина тела уменьшается в широтном градиенте от  $43$  до  $57^{\circ}$  с.ш. и увеличивается от  $57$  до  $69^{\circ}$  с.ш. [15]. Сходная картина получена при сопоставлении с температурами воздуха: длина тела уменьшается при снижении температур с  $8$  до  $-7^{\circ}\text{C}$  и увеличивается при дальнейшем снижении до  $-15^{\circ}\text{C}$  [15]. Выявленные нами тренды географической изменчиво-

сти длины тела самок и её зависимости от температуры в большей степени соответствуют данным, полученным по другому широкоареальному виду Северной Палеарктики, серой жабе *Bufo bufo* [47]. Для обоих видов характерно уменьшение размеров тела при продвижении на север. Вероятно, что в основе таких зависимостей у сибирского углозуба лежат онтогенетические механизмы, подобные тем, что выявлены при сравнении данных о возрасте, размерах и росте животных в горной (Дархатская котловина, Монголия) и равнинной (Кусиро, о. Хоккайдо, Япония) популяциях: в горах с более холодным климатом половая зрелость наступает позже на 2–3 года при меньших средних размерах, чем в равнинном регионе с тёплым климатом [15].

Выявленная нами сходная форма широтной изменчивости плодовитости и размеров самок сибирского углозуба может быть обусловлена наличием достоверной сильной связи первого и второго параметров. Однако увеличение размера кладки в пределах ареала с севера на юг происходит быстрее, чем рост значений показателей длины тела самок. Более явно разница в интенсивности увеличения размеров кладки по сравнению с размерами самки проявляется при анализе корреляций с температурой. Если размеры самок увеличиваются постепенно, с ростом температуры, то размеры кладок в этом же направлении увеличиваются значительно быстрее. Причём при переходе среднегодовой температуры через значения около  $-3^{\circ}\text{C}$  наблюдается больший разброс значений размеров кладки с сохранением тенденции к увеличению. Возможно, в более теплом климате (со среднегодовыми температурами выше  $-3^{\circ}\text{C}$ ) температура перестаёт быть лимитирующим фактором для изменения плодовитости. Наблюдаемые тренды в географической изменчивости плодовитости, вероятнее всего, связаны с межпопуляционной вариабельностью репродуктивных стратегий, связанных с соотношением количества яиц и их размеров. Так, например, у *Rana temporaria* и *R. arvalis* выявлено, что репродуктивная стратегия зависит не только от длительности периода активности, но и от локальных условий [48]. Это определяет различия в репродуктивных показателях самок в популяциях с одинаковой длительностью периода активности. Кроме того, для многих видов земноводных, в том числе и гинобиид, выявлена обратная взаимосвязь между плодовитостью и размерами яйца [2, 49]. Для *H. nigrescens* описано увеличение размера яйца при уменьшении плодовитости, связанное с увеличением высоты местности и сдвигом даты начала размножения [50]. Формирование крупных яиц отмечено и при задержке размножения в равнинных популяциях этого вида [50]. К сожалению, для сибирского углозуба данные о размерах яйца малочисленны, что не позволяет определить закономерности его изменчивости, а также сопоставить с выявленными тенденциями по плодовитости [14]. Механизмы, лежащие в основе такой формы географической изменчивости, могут быть установлены только в специальных детальных экологических исследованиях.

Отсутствие трендов в географической изменчивости плодовитости приморского углозуба и в её связи с температурным фактором, возможно, связа-

но с тем, что нами проанализированы данные в интервале от 42 до 49° с.ш. Такому диапазону соответствуют среднегодовые температуры от 1 до 7°C, в котором у сибирского углозуба наблюдается широкая вариабельность данных показателей. На разнообразие репродуктивных стратегий в отдельных популяциях приморского углозуба определённое влияние может оказывать характер нерестовых водоёмов. Так, если сибирский углозуб откладывает икру в непроточных водоёмах, то *S. tridactyla* может использовать как непроточные водоёмы, так и (в некоторых частях ареала) небольшие ручьи. Это отмечено, например, в Уссурийском заповеднике [8, 51] и окрестностях Хабаровска [52]. Кроме того, описан случай типичного «реофильного размножения» в постоянном горном ручье, когда личинки *S. tridactyla* сосуществовали с личинками узко специализированной реофильной формы – уссурийского когтистого тритона *Onychodactylus fischeri* [53]. Установлено, что у хвостатых земноводных при прудовом размножении плодовитость выше при меньшем размере яиц; при ручьевом – наоборот, плодовитость ниже, а диаметр яиц выше [5]. Оба способа размножения отмечены у видов рода *Hynobius* [49, 54, 55]. Причём, например, *H. lichenatus* размножается в водоёмах разного типа – временных мелких ручьях и небольших непроточных водоёмах, что сказывается на вариабельности размеров яиц [49].

**Межвидовая изменчивость плодовитости и размеров тела самок углозубов рода *Salamandrella*.** Ковариационный анализ показал, что имеют место межвидовые отличия средних размеров кладки (ANCOVA:  $F_{1,32} = 11,56$ ;  $n = 35$ ;  $p < 0,05$ ). По результатам объединения данных по средней плодовитости в отдельных популяциях средняя плодовитость *S. keyserlingii* – 149,82 яйца ( $n = 27$ ), а *S. tridactyla* – 116,38 ( $n = 8$ ). Аналогичные результаты получены при сравнении первичных данных о размерах кладок *S. keyserlingii* ( $n = 266$ , объединённые данные по пунктам 15, 17, 22, рис. 1) и *S. tridactyla* ( $n = 706$ , данные по локалитетам 29, 31–36, рис. 1). Плодовитость сибирского углозуба выше ( $\bar{x} \pm m_x$ ;  $\text{lim}$ ;  $n$ : 141,01  $\pm$  3,49; 37–366; 266) таковой приморского (101,2  $\pm$  1,46; 31–310; 706) ( $t_{st} = -12,33$ ;  $p < 0,001$ ). Кроме того, вариабельность размера кладки *S. keyserlingii* также несколько выше, чем у *S. tridactyla* ( $Cv = 40,42$  и 38,23% соответственно). В окрестностях пос. Николаевка (рис. 1, точка 28) размеры кладок сильно варьируют ( $Cv = 34,38\%$  при  $n = 8$ ) и составляют в среднем 148,0  $\pm$  17,99 (78–200) яиц. Они не отличаются от таковых у *S. keyserlingii* (U-test:  $Z = 0,62$ ;  $p > 0,05$ ), но значимо выше в сравнении с *S. tridactyla* (U-test:  $Z = 2,58$ ;  $p \leq 0,01$ ).

Сравнение по длине тела самок двух видов также выявило значимые различия (U-test:  $Z = 2,37$ ;  $p \leq 0,05$ ): самки сибирского углозуба ( $n = 241$ ; 59,65  $\pm$  0,96; 42,1–78,5 мм) крупнее самок приморского ( $n = 43$ ; 57,88  $\pm$  0,91; 50,2–72,5 мм). При этом изменчивость длины тела самок *S. tridactyla* близка таковой *S. keyserlingii* ( $Cv = 10,35$  и 9,43% соответственно).

На различия по плодовитости между видами рода *Salamandrella* указывалось ранее на основе сравнения ограниченного материала и отдельных

популяций видов. Отмечено, что кладки *S. tridactyla* вдвое меньше по количеству яиц, чем *S. keyserlingii* [13]. По результатам наших сравнений эта разница составила 1,3–1,4 раза со значительным перекрытием границ распределения данного параметра. Географическая и межвидовая изменчивость размера кладки с широким перекрытием между таксонами отмечена у близкородственных форм комплекса *Hynobius boulengeri* [56].

Различия размеров тела самок и плодовитости между видами рода *Salamandrella* могут быть связаны видовыми особенностями репродуктивных стратегий и онтогенетических механизмов, а также, возможно, являться следствием филогенеза группы. На основе анализа молекулярно-генетических данных предполагается, что демографическая история видов явно различается [9, 10]. Для *S. tridactyla* характерно длительное существование локальных популяций в стабильных демографических условиях, а также высокий межпопуляционный генетический полиморфизм, обусловленный изоляционным действием горной территории Приморского края. *S. keyserlingii* при наличии обширного ареала имеет выровненный генофонд, в некоторой степени обособлены лишь островные популяции. Предполагается, что для вида характерен недавний рост численности за сравнительно короткий промежуток времени, приведший к быстрому расселению и формированию огромного ареала [9, 10]. На наш взгляд, одним из вероятных механизмов этого процесса мог быть отбор самок по плодовитости. Рост численности сибирского углозуба в прошлом, по-видимому, обеспечивала высокая плодовитость самок. У *S. keyserlingii* в сравнении с *S. tridactyla* действие отбора могло привести к повышению плодовитости и увеличению размеров самок.

### Заключение

Размеры тела самок *S. keyserlingii* имеют выраженную широтную изменчивость: увеличиваются с продвижением на юг. Аналогичный тренд характерен и для плодовитости, что определяется отчасти и прямой линейной зависимостью данного параметра от длины тела самок. Направленность географической изменчивости длины тела и плодовитости самок сибирского углозуба связана с изменением количества тепла в широтном градиенте, что подтверждается наличием зависимости параметров от среднегодовой температуры воздуха. Для приморского углозуба, характеризующегося меньшими размерами ареала и, следовательно, обитающего в более узком диапазоне среднегодовых температур, явных зависимостей плодовитости от широты местности и температуры не выявлено. Длина тела самок и плодовитость сибирского углозуба выше в сравнении с таковыми приморского. Для определения конкретных причин, лежащих в основе выявленных трендов и различий, связанных с репродуктивными стратегиями и онтогенетическими особенностями отдельных популяций видов из разных частей их ареалов,

необходимы подробные экологические исследования, основанные на комплексном анализе демографических и репродуктивных параметров.

Авторы выражают благодарности В.Л. Вершинину, Н.Г. Ерохину (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург); И.Г. Емельянову, Е.М. Писаницу, О.Н. Мануиловой (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев); В.Ф. Орловой (Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва); за содействие и помощь в работе с коллекционным материалом, Э.В. Аднагулову, Н.А. Рябинину (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск); С.Л. Кузьмину (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва); Ю.Б. Зинюхину, В.М. Селину (Государственный природный биосферный заповедник «Ханкайский», Спасск-Дальний, Приморский край) и В.Т. Тагировой (Тихоокеанский государственный университет, Хабаровск) – за помощь в организации и проведении полевых работ в Приамурье и Приморском крае; Н.П. Григорьевой за предоставленные неопубликованные данные О.В. Григорьевед (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск); Д.В. Курбатскому (Томский государственный университет, Томск) за помощь в работе с климатическими и картографическими данными.

### Литература

1. Duellman W.E., Trueb L. Biology of Amphibians. New York, USA : McGraw-Hill, 1986. 670 p.
2. Иценко В.Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. Т. 17: Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. М. : ВИНТИ, 1989. С. 5–51.
3. Morrison C., Hero J.-M. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review // J. Anim. Ecol. 2003. Vol. 72, № 2. P. 270–279.
4. Терентьев П.В. Некоторые количественные особенности икры и головастиков лягушек // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 5. С. 779–781.
5. Salthe S.N. Modes and the number and size of ova in the Urodeles // Am. Midl. Nat. 1969. Vol. 81, № 2. P. 467–490.
6. Kaplan R.H., Salthe S.N. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders // Am. Nat. 1979. Vol. 113, № 5. P. 671–689.
7. Altig R., McDiarmid R.W. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians // Herpetol. Monogr. 2007. Vol. 21. P. 1–32.
8. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. 2-е изд., перераб. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
9. Поярко Н.А., Кузьмин С.Л. Филогеография сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) по данным последовательностей митохондриальной ДНК // Генетика. 2008. Т. 44, № 8. С. 1089–1100.
10. Поярко Н.А. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 291 с.
11. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Булахова Н.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Лейрех А.Н. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 2. С. 530–545.
12. Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине // Современная герпетология. 2011. Вып. 3/4. С. 132–142.

13. Боркин Л.Я. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука, 1994. С. 54–80.
14. Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М., Куранова В.Н., Тагирова В.Т. Размножение // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. С. 86–102.
15. Hasumi M., Borkin L.J. Age and body size of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae): a difference in altitudes, latitudes, and temperatures // Org. Divers. Evol. 2012. Vol. 12, № 2. P. 167–181.
16. Kusano T. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago // Res. Popul. Ecol. 1980. Vol. 21, № 2. P. 181–196.
17. Шураков А.И., Татарнинова З.Н., Беляева Р.П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области // Экология. 1974. № 1. С. 99–100.
18. Литвинов Н.А., Файзулин А.И., Шураков А.И., Ганицук С.В. Анализ состояния кладок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Предуралья // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 438–441.
19. Берман Д.И., Деренко М.В., Малярчук Б.А., Гржибовский Т., Крюков А.П., Мишищук-Шлипка Д. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374–1388.
20. Matsui M., Yoshikawa N., Timonaga A., Sato T., Takenaka S., Tanabe S., Nishikawa K., Nakabayashi S. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 48, № 1. P. 84–93.
21. Malyarchuk B., Derenko M., Berman D., Perkova M., Grzybowski T., Lejrikh A., Bulakhova N. Phylogeography and molecular adaptation of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* based on mitochondrial DNA variation // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. Vol. 56, № 2. P. 562–571.
22. Кузьмин С.Л. О номенклатуре сибирских углозубов, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae) // Известия Самарского науч. центра РАН. 2008. Т. 10 (24), № 2. С. 447–452.
23. Frost D.R. Amphibian Species of the World, an Online Reference. Version 6.0 American Museum of Natural History, New York, USA, 1998–2016. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
24. Tōjō Y. Number of eggs deposited in one egg sac in the salamander *Hynobius lichenatus* // Jpn. J. Herpetol. 1976. Vol. 6, № 4. P. 103–104.
25. Kurasawa J., Iwasawa H. Correlation between the number of eggs deposited in the egg sac and altitude of the spawning place in the salamander *Hynobius nigrescens* // Jpn. J. Herpetol. 1977. Vol. 7, № 2. P. 27–31.
26. Guo K., Mi X., Deng X. Breeding ecology of *Hynobius guabangshanensis* // Chin. J. Ecol. 2008. Vol. 27, № 1. P. 77–82.
27. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatol. 2005. Vol. 25, № 15. P. 1965–1978.
28. Trauth S.E., Cox R.L., Butterfield B.P., Saugey D.A., Meshaka W.E. Reproductive phenophases and clutch characteristics of selected Arkansas amphibians // Proc. Ark. Acad. Sci. 1990. Vol. 44. P. 107–113.
29. Bruce R.C. Reproductive allometry in three species of Dusky salamanders // Copeia. 2014. Vol. 2014, № 3. P. 419–427.
30. Докучаев Н.Е., Андреев А.В., Атрашкевич Г.И. Материалы по распространению и биологии сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, на крайнем Северо-Востоке Азии // Труды Зоол. ин-та. Т. 124: Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР, 1984. С. 109–114.

31. *Матковский А.В.* Репродуктивные характеристики амфибий в условиях северной тайги Западной Сибири // Наука и инновации XXI века : мат-лы X Юбил. окр. конф. молодых учёных, Сургут, 26–27 ноября 2009 г. / отв. ред. В.П. Самсонов. Сургут : ИЦ СурГУ, 2010. Т. 1. С. 70–71.
32. *Ларионов П.Д.* Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 8. С. 1259–1261.
33. *Ануфриев В.М., Бобрецов А.В.* Амфибии и рептилии (Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии; Т. IV; под ред. А.А. Естафьева). СПб. : Наука, 1996. 130 с.
34. *Ляпков С.М.* Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2003. 116 с.
35. *Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А., Катунов Д.П., Бака С.В., Лебединский А.А., Турутина Л.В.* Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. Н. Новгород : ДронТ, 2001. 178 с.
36. *Година Л.Б.* К экологии раннего развития сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5 : Вопросы герпетологии / отв. ред. В.Г. Ищенко. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1984. С. 11–12.
37. *Ищенко В.Г.* О численности сибирского углозуба на Урале // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных / отв. ред. Л.Н. Добринский. Свердловск : Урал. филиал АН СССР, 1968. С. 56–57.
38. *Городилова С.Н.* Эколого-фаунистический состав земноводных (Amphibia) лесостепи Средней Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2010. 192 с.
39. *Колобаев Н.Н.* Амфибии и рептилии Верхнего Приамурья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2003. 23 с.
40. *Басарукин А.М., Боркин Л.Я.* Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР, 1984. С. 12–54.
41. *Tarasov I.G.* Some results of herpetofaunal research in the Khingansky Nature Reserve // Abstr. 2<sup>nd</sup> Asian Herpetol. Meet Ashgabat 6–10 Sept., 1995. Ashgabat, 1995. P. 54–55.
42. *Костин А.А.* Фауна земноводных (Amphibia) Северной Маньчжурии и сопредельных стран. 3. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski – Систематико-биологический очерк. 2-я часть // Сб. научных работ пржевальцев. Харбин, 1942. С. 5–24.
43. *Труберг А.Г.* Размножение сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*) на Кунашире // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 8. С. 155–158.
44. *Кузьмин С.Л., Сато Т., Накабаяси С., Маслова И.В., Наруми Н.* Сравнительный анализ распространения и экологии углозубов острова Хоккайдо // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 8. С. 945–954.
45. *Hasumi M.* Age, body size and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) // Evol. Biol. 2010. Vol. 37, № 1. P. 38–48.
46. *Ляпков С.М.* Особенности использования водоёмов популяцией сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5 : Вопросы герпетологии / отв. ред. В.Г. Ищенко. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1984. С. 29.
47. *Svetković D., Tomašević N., Ficetola G.F., Crnobrnja-Isailović J., Miaud C.* Bergmann's rule in amphibians : combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among population in the common toad *Bufo bufo* // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2009. Vol. 47, № 2. P. 171–180.
48. *Ляпков С.М., Корнилова М.Б.* Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2007. Вип. 21. С. 63–67.

49. Takahashi H., Iwasawa H. Egg size variation among various breeding habitats in the salamander, *Hynobius lichenatus* // Ecol. Res. 1990. Vol. 5, № 3. P. 393–398.
50. Takahashi H., Iwasawa H. Interpopulation variations in clutch size and egg size in the Japanese salamander, *Hynobius nigrescens* // Zool. Sci. 1988. Vol. 5, № 5. P. 1073–1081.
51. Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные российского Дальнего Востока. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.
52. Ярцев В.В. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 253 с.
53. Кузьмин С.Л. Питание симпатрических видов Hynobiidae в Приморском крае // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 71–75.
54. Nishikawa K., Matsui M., Tanabe S., Sakamoto M. Occurrence of a lotic breeding *Hynobius* salamander (Amphibia, Urodela) on Kamishima of the Amakusa Islands, Japan // Current Herpetol. 2003. Vol. 22, № 1. P. 1–8.
55. Zhang P., Chen Y.Q., Zhou H., Liu Y., Wang X., Papenfuss T.J., Wake D.B., Qu L. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae) // Proc. Natl. Acad. Sci. 2006. Vol. 103, № 19. P. 7360–7365.
56. Nishikawa K., Matsui M., Tanabe S., Sato S. Morphological and allozymic variation in *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae) // Zool. Sci. 2007. Vol. 24, № 7. P. 752–766.

Поступила 11.04.2016 г.; повторно 30.04.2016 г.;  
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

#### Авторский коллектив:

**Ярцев Вадим Вадимович** – канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры зоологии позвоночных и экологии, н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [vadim\\_yartsev@mail.ru](mailto:vadim_yartsev@mail.ru)

**Куранова Валентина Николаевна** – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, с.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [kuranova49@mail.ru](mailto:kuranova49@mail.ru)

**Маслова Ирина Владимировна** – канд. биол. наук, ведущий инженер лаборатории териологии Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук (г. Владивосток, Россия).

E-mail: [irinarana@mail.ru](mailto:irinarana@mail.ru)

**Крюков Виктор Харлампиевич** – н.с. Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г. Капранова (с. Лазо, Приморский край, Россия).

E-mail: [vik-kryukov@yandex.ru](mailto:vik-kryukov@yandex.ru)

Yartsev VV, Kuranova VN, Maslova IV, Krukov VKh. Geographical and interspecific variations of the female body size and clutch size in salamanders of the genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):126–149. doi: 10.17223/19988591/34/9 In Russian, English summary

**Vadim V. Yartsev<sup>1</sup>, Valentina N. Kuranova<sup>1</sup>, Irina V. Maslova<sup>2</sup>, Victor Kh. Krukov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

<sup>2</sup> Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

<sup>3</sup> LG Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve, Lazo, Primorsky Krai, Russian Federation

## Geographical and interspecific variations of the female body size and clutch size in salamanders of the genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)

We studied the female body size and clutch size in species of the genus *Salamandrella* from different latitudes for identification of geographical and interspecific variations of

these parameters in widely distributed salamanders.

We used the results of our field studies in Tomsk Region, Jewish Autonomous Oblast, Khabarovsk and Primorsky Krays, museum collections and from the literature. We analysed data for 36 populations of two species: *S. keyserlingii* and *S. tridactyla*. We detected clutch size (CS) as a number of eggs in both egg sacs and the female body size (FBS) as the SVL (mm): distance from the tip of the snout to the anterior angle of the vent. Air temperature data were extracted from the WorldClim database, version 1.4. We calculated the mean clutch size and mean female body size for studied localities. We tested relationships between the mean CS, mean FBS, latitudes and mean yearly temperatures via regression analysis. We used Student's *t*-test, Mann-Whitney *U* test and ANCOVA for detecting interspecific differences.

We detected significant variations of FBS and CS in *S. keyserlingii*. Both parameters increased with decreasing latitude (FBS:  $n = 8$ ,  $F_{1,6} = 11.71$ ,  $P = 0.01$ ; CS:  $n = 27$ ,  $F_{1,25} = 7.34$ ,  $P = 0.01$ ), because there was a significant linear relationship of the CS with the FBS ( $n = 8$ ,  $F_{1,6} = 8.82$ ,  $P = 0.03$ ). These patterns were connected with latitudinal variation of air temperatures, because both parameters had relationships with the mean yearly temperature (FBS:  $n = 8$ ,  $F_{1,6} = 17.64$ ,  $P = 0.006$ ; CS:  $n = 27$ ,  $F_{1,25} = 11.34$ ,  $P = 0.003$ ). In *S. tridactyla*, which have a smaller range in comparison with that of *S. keyserlingii*, we identified no significant relationship of the CS and temperature. At interspecific level, the FBS ( $59.65 \pm 0.96$  mm,  $n = 241$ ) and CS ( $141.01 \pm 3.49$ ,  $n = 266$ ) in *S. keyserlingii* were significantly larger than those of *S. tridactyla* ( $57.88 \pm 0.91$  mm,  $n = 43$  and  $101.2 \pm 1.46$ ,  $n = 706$ , respectively):  $Z = 2.37$ ,  $P \leq 0.05$  for FBS (Mann-Whitney *U* test) and  $t = -12.33$ ,  $P < 0.001$  for CS (Student's *t*-test).

**Funding:** This research was partially supported by the Tomsk State University Academic DI Mendeleev Fund Program (research grant No 8.1.25.2015), grant of the Russian Foundation for Basic Research No 16-34-01055 and state contract of Russian Federation No 6.657.2014/K.

**Acknowledgments:** We thank, VL Vershinin and NG Erokhin (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg); IG Emelyanov, EM Pisanets and ON Manuilova (National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev); VF Orlova (Zoological museum of MV Lomonosov State University, Moscow) for the opportunity to study museum collections; DV Kurbatsky (Tomsk State University, Tomsk) for the help with climatic data extraction and maps preparation. We are grateful to EV Adnagulov and NA Ryabinin (Institute of Water and Ecological Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk); SL Kuzmin (AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow), YuB Zinyukhin, VM Selin (Khanka Lake International Nature Reserve, Spassk-Dalny, Primorsky Krai) and VT Tagirova (Pacific National University, Khabarovsk), who assisted in field studies. We thank NP Grigorieva for the unpublished data by †OV Grigoriev (Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk).

*The article contains 6 Figures, 1 Table, 56 References.*

**Key words:** tailed amphibians; hynobiid salamanders; *Salamandrella keyserlingii*; *Salamandrella tridactyla*; fecundity; body length; latitude; temperature.

## References

1. Duellman WE, Trueb L. Biology of Amphibians. New York, USA: McGraw-Hill; 1986. 670 p.

2. Ishchenko VG. Reproductivnaya taktika i demografiya populyatsiy zemnovodnykh [Reproductive strategies and demography of amphibians]. In: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya Zoologiya pozvonochnykh. T. 17. Problemy populyatsionnoy ekologii zemnovodnykh i presmykayushchikhsya* [Results of Science and Engineering. Series Vertebrate Zoology. Vol. 17. Problems of population ecology of amphibians and reptiles]. Moscow: VINITI Publ.; 1989. pp. 5-51. In Russian
3. Morrison C, Hero J.-M. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *J. Anim. Ecol.* 2003;72(2): 270-279.
4. Terentyev PV. Some quantitative peculiarities of frog eggs and tadpoles. *Zoologicheskii Zhurnal.* 1960;39(5):779-781. In Russian
5. Salthe SN. Modes and the number and size of ova in the Urodeles. *Am. Midl. Nat.* 1969;81(2):467-490. doi: [10.2307/2423983](https://doi.org/10.2307/2423983)
6. Kaplan RH, Salthe SN. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *Am. Nat.* 1979;113(5):671-689.
7. Altig R, Mcdiarmid RW. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians. *Herpetol. Monogr.* 2007;21:1-32.
8. Kuzmin SL. Zemnovodnye bayvshego SSSR [Amphibians of the former USSR]. 2nd ed. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 370 p. In Russian
9. Poyarkov NA, Kuzmin CL. Phylogeography of the Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* by mitochondrial DNA sequence analysis. *Rus. J. Gen.* 2008;44(8):948-958.
10. Poyarkov NA. *Filogeneticheskie svyazi i sistematika khvostatykh amfibiyy semeystva uglozubov (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Phylogenetic relationships and systematics of Asiatic salamanders of the family Hynobiidae (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow State University; 2010. 290 p. In Russian
11. Berman DI, Derenko MV, Malyarchuk BA, Bukhalova NA, Grzybowski T, Kryukov AP, Leirikh AN. Areal i geneticheskiy polimorfizm uglozuba Shrenka (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) [Range and genetic polymorphism of *Salamandrella schrenckii* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae)]. *Zoologicheskii Zhurnal.* 2009;88(5):530-545. In Russian
12. Kuranova VN, Yartsev VV, Kryukov VKh. Some aspects of ecology and morphology of *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) from the Southern Sikhote-Alin. *Current Studies in Herpetology.* 2011;11(3/4):132-142.
13. Borkin LJ. Sistematika [Systematics]. In: *Sibirskiy uglozub: Zoogeografiya, sistematika, morfologiya.* [Siberian newt: Zoogeography, Systematics, Morphology]. Moscow: Nauka Publ.; 1994. pp. 54-80. In Russian
14. Ishchenko VG, Gogina LB, Basarukin AM, Kuranova VN, Tagirova VT. Razmnozhenie [Reproduction]. In: *Sibirskiy uglozub: Ekologiya, povedeniye, okhrana* [Siberian newt: Ecology, Behaviour, Conservation]. Moscow: Nauka Publ.; 1995. pp. 86-102. In Russian
15. Hasumi M, Borkin LJ. Age and body size of *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae): a difference in altitudes, latitudes, and temperatures. *Org. Divers. Evol.* 2012;12(2):167-181. doi: [10.1007/s13127-012-0091-5](https://doi.org/10.1007/s13127-012-0091-5)
16. Kusano T. Breeding and egg survival of a population of a salamander, *Hynobius nebulosus tokyoensis* Tago. *Res. Popul. Ecol.* 1980;21(2):181-196. doi: [10.1007/BF02513620](https://doi.org/10.1007/BF02513620)
17. Shurakov AI, Tatarinova ZN, Belyaeva RP. K razmnozheniyu sibirskogo uglozuba v Permskoy oblasti [On the reproduction of Siberian salamander in the Perm Region]. *Ekologiya.* 1974;1:99-100. In Russian
18. Litvinov NA, Faizulin AI, Shurakov AI, Ganshchuk SV. Analysis of clutch status of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) near the Urals Region. *Povolzhskiy Journal of Ecology.* 2010;4:438-441. In Russian
19. Berman DI, Derenko MV, Malyarchuk BA, Grzhibovskiy T, Kryukov AP, Mishchitska-Shlivka D. Intraspecific genetic differentiation of the Siberian newt (*Salamandrella*

- keyserlingii*, Amphibia, Caudata) and cryptic species *S. schrenckii* from southeastern Russian South-East. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2005;84(11):1374-1388. In Russian
20. Matsui M, Yoshikawa N, Timonaga A, Sato T, Takenaka S, Tanabe S, Nishikawa K, Nakabayashi S. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008;48(1):84-93. doi: [10.1016/j.ympev.2008.04.010](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.010)
  21. Malyarchuk B, Derenko M, Berman D, Perkova M, Grzybowski T, Lejrikh A, Bulakhova N. Phylogeography and molecular adaptation of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* based on mitochondrial DNA variation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010;56(2):562-571. doi: [10.1016/j.ympev.2010.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.005)
  22. Kuzmin SL. On nomenclature of the Siberian newts, *Salamandrella* Dybowski, 1870 (Caudata: Hynobiidae). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2008;10(2):447-452. In Russian
  23. Frost DR. Amphibian Species of the World, an Online Reference. Version 6.0 American Museum of Natural History, New York, USA. 1998-2016. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
  24. Tōjio Y. Number of eggs deposited in one egg sac in the salamander *Hynobius lichenatus*. *Jpn. J. Herpetol.* 1976;6(4):103-104. In Japanese
  25. Kurasawa J, Iwasawa H. Correlation between the number of eggs deposited in the egg sac and altitude of the spawning place in the salamander *Hynobius nigrescens*. *Jpn. J. Herpetol.* 1977;7(2):27-31. In Japanese
  26. Guo K, Mi X, Deng X. Breeding ecology of *Hynobius guabangshanensis*. *Chin. J. Ecol.* 2008;27(1):77-82. In Chinese
  27. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 2005;25(15):1965-1978. doi: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)
  28. Trauth SE, Cox RL, Butterfield BP, Saugey DA, Meshaka WE. Reproductive phenophases and clutch characteristics of selected Arkansas amphibians. *Proc. Ark. Acad. Sci.* 1990;44:107-113.
  29. Bruce RC. Reproductive allometry in three species of Dusky salamanders. *Copeia*. 2014;3:419-427. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CE-13-165>
  30. Dokuchaev NE, Andreev AV, Atrashkevich GI. Materialy po rasprostraneniyu i biologii sibirskogo uglozuba, *Hynobius keyserlingii*, na kraynem Severo-Vostoke Azii [Data on distribution and biology of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii*, in the Extreme Northeast of Asia]. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta. T. 124. Ekologiya i faunistika amfibiyy i reptily SSSR i sopredel'nyh stran* [Proceedings of Zoological Institute. Vol. 124. Ecology and fauna of amphibians and reptiles of USSR and bordering countries]. Leningrad: ZIN AN SSSR Publ.; 1984. pp. 109-114. In Russian
  31. Matkovskiy AV. Reproductivnye kharakteristiki amfibiyy v usloviyakh severnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Reproductive characteristics of amphibians in conditions of northern taiga of Western Siberia]. In: *Nauka I innovatsii XXI veka: materialy X Yubileynoy okruzhnoy konferentsii molodykh uchyonnykh. T. I* [Science and innovations of XXI century. Proc. of X Anniversary Conf. of Young Sci. Vol. 1.]. Samsonov VP, editor. Surgut: Its SurGU; 2010. pp. 70-71. In Russian
  32. Larionov PD. Reproduction of *Hynobius keyserlingii* near Yakutsk. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1976;55(8):1259-1261.
  33. Anufriev VM, Bobretsov AV. Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii T. IV. Amfibii i reptilii [Fauna of the European Northern-East of Russia. Vol. IV. Amphibians and reptiles]. Estaf'ev AA, editor. Saint-Petersburg: Nauka Publ.; 1996. 130 p. In Russian
  34. Lyapkov SM. Sokhranenie i vosstanovlenie raznoobraziya amfibiyy evropeyskoy chasti Rossii: razrabotka obshchikh printsipov i effektivnykh prakticheskikh mer [Conservation and restoration amphibian diversity of European part of Russia: creation of general principles

- and efficient practice actions]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2003. 116 p. In Russian
35. Pestov MV, Mannapova EI, Ushakov VA, Katunov DP, Baka SV, Lebedinskiy AA, Turutina LV. Amfibii i reptilii Nizhegorodskoy oblasti. Materialy k kadastru [Amphibians and reptiles of the Nizhny Novgorod Region. Cadastral data]. Nizhny Novgorod: Ekotsentr "Dront"; 2001. 178 p. In Russian
  36. Godina LB. K ekologii rannego razvitiya sibirskogo ugzozuba [On the ecology of early development of the Siberian salamander]. In: *Vid i ego produktivnost' v areale. Ch. 5: Voprosy gerpetologii* [The species and its productivity within the range. Pt. 5. Problems of Herpetology]. Ishchenko VG, editor. Sverdlovsk; 1984. pp. 11-12. In Russian
  37. Ishchenko VG. O chislennosti sibirskogo ugzozuba na Urale [On the number of the Siberian salamander in the Urals]. In: *Optimalnaya plotnost i optimalnaya struktura populyatsiy zhivotnykh* [Optimal intensity and optimal structure of animal populations]. Dobrinsky LN, editor. Sverdlovsk: Uralskiy filial AN SSSR Publ.; 1968. pp. 56-57. In Russian
  38. Gorodilova SN. *Ekologo-faunisticheskiy sostav zemnovodnykh (Amphibia) lesostepi Sedney Sibiri* [Ecological and faunistic composition of amphibians (Amphibia) of forest-steppe of Middle Siberia. CandSci. Dissertation, Biology]. Ulan-Ude: Buryat State University; 2010. 192 p. In Russian
  39. Kolobaev NN. *Amfibii i reptilii Verkhnego Priamurya* [Amphibians and reptiles of the Upper Amur River Region. CandSci. Dissertation, Biology]. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Science FEB RAS; 2003. 260 p. In Russian
  40. Basarukin AM, Borkin LJ. Distribution, ecology, and morphological variability of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii*, of the Sakhalin Island. In: *Ecology and Faunistics of Amphibians and Reptiles of the USSR and Adjacent Countries*. Borkin LJ, editor. Leningrad: Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences; 1984. Vol. 124. pp. 12-54. In Russian
  41. Tarasov IG. Some results of herpetofaunal research in the Khingansky Nature Reserve. In: *Abstr. 2nd Asian Herpetol. Meet. Ashgabat 6-10 Sept., 1995*. Ashgabat; 1995. pp. 54-55.
  42. Kostin AA. Amphibian fauna of North Manchuria and adjacent territory. 3. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski – Siberian four-fingered salamander (Sistematic-biological outline. Pt. 2). In: *Scientific works of the Przewalsky Research Association Members*. Harbin; 1942. pp. 5-24. In Russian
  43. Truberg AG. Reproduction of the Asiatic salamander *Hynobius keyserlingii* on Kunashir Island. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1992;71(8):155-158. In Russian
  44. Kuzmin SL, Sato T, Nakabayashi S, Maslova IV, Narumi N. A comparative analysis of Hynobiidae distribution and ecology on Hokkaido Island. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2007;86(8):945-954. In Russian
  45. Hasumi M. Age, body size and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evol. Biol.* 2010;37(1):38-48. doi: [10.1007/s11692-010-9080-9](https://doi.org/10.1007/s11692-010-9080-9)
  46. Lyapkov SM. Osobennosti ispolzovaniya vodoyomov populyatsiy sibirskogo ugzozuba [Peculiarities of the pond use by a population of the Siberian salamander]. In: *Vid i ego produktivnost' v areale. Ch. 5: Voprosy gerpetologii* [The species and its productivity within the range. Pt. 5: Problems of Herpetology]. Ishchenko VG, editor. Sverdlovsk: UNC AN SSSR; 1984. p. 29. In Russian
  47. Cvetković D, Tomašević N, Ficetola GF, Crnobrnja-Isailović J, Miaud C. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among population in the common toad *Bufo bufo*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2009;47(2):171-180. doi: [10.1111/j.1439-0469.2008.00504.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00504.x)
  48. Lyapkov SM, Kornilova MB. Geographical variation of reproductive strategies and sexual dimorphism in age distribution and growth rate in *Rana temporaria* and *R. arvalis*. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*. 2007;(21):63-67. In Russian

49. Takahashi H, Iwasawa H. Egg size variation among various breeding habitats in the salamander, *Hynobius lichenatus*. *Ecol. Res.* 1990;5(3):393-398. doi: [10.1007/BF02347013](https://doi.org/10.1007/BF02347013)
50. Takahashi H, Iwasawa H. Interpopulation variations in clutch size and egg size in the Japanese salamander, *Hynobius nigrescens*. *Zool. Sci.* 1988;5(5):1073-1081.
51. Kuzmin SL, Maslova IV. Zemnovodnye rossiyskogo Dalnego Vostoka [Amphibians of the Russian Far East]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2005. 434 p.
52. Yartsev VV. *Reproduktivnaya biologiya khvostatykh zemnovodnykh roda Salamandrella (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Reproductive biology of salamanders of genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)]. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2014. 253 p. In Russian
53. Kuzmin SL. Feeding of sympatric species Hynobiidae in the Primorye. *Zoologicheskii Zhurnal.* 1990;69(5):71-75. In Russian
54. Nishikawa K, Matsui M, Tanabe S, Sakamoto M. Occurrence of a lotic breeding *Hynobius* salamander (Amphibia, Urodela) on Kamishima of the Amakusa Islands, Japan. *Current Herpetol.* 2003;22(1):1-8. doi: <http://doi.org/10.5358/hsj.22.1>
55. Zhang P, Chen YQ, Zhou H, Liu Y, Wang X, Papenfuss TJ, Wake DB, Qu L. Phylogeny, evolution and biogeography of Asiatic Salamanders (Hynobiidae). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2006;103(19):7360-7365. doi: [10.1073/pnas.0602325103](https://doi.org/10.1073/pnas.0602325103)
56. Nishikawa K, Matsui M, Tanabe S, Sato S. Morphological and allozymic variation in *Hynobius boulengeri* and *H. stejnegeri* (Amphibia: Urodela: Hynobiidae). *Zool. Sci.* 2007;24(7):752-766. doi: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.24.752>

*Received 11 April 2016; Revised 30 April 2016;  
Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.*

**Author info:**

**Yartsev Vadim V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Vertebrate Zoology and Ecology; Researcher, Laboratory of Biodiversity Monitoring, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [vadim\\_yartsev@mail.ru](mailto:vadim_yartsev@mail.ru)

**Kuranova Valentina N**, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology; Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity Monitoring, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [kuranova49@mail.ru](mailto:kuranova49@mail.ru)

**Maslova Irina V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Engineer, Laboratory of Theriology, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letie Vladivostok Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation.

E-mail: [irinarana@mail.ru](mailto:irinarana@mail.ru)

**Kryukov Victor Kh**, Researcher, Lazo State Nature Reserve name LG Kaplanov, 56 Central'naya Str., Lazo 692980, Lazovsky rayon, Primorsky Krai, Russian Federation.

E-mail: [vik-kryukov@yandex.ru](mailto:vik-kryukov@yandex.ru)

## ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК [616-005.1-08:331.1]:615.22

doi: 10.17223/19988591/34/10

**И.Н. Медведев**

*Курский институт социального образования (филиал)  
Российского государственного социального университета, г. Курск, Россия*

### **Функциональная активность тромбоцитов у крыс в течение онтогенеза**

*Проведенное обследование крыс продемонстрировало в период между 3-м и 12-м мес жизни стабильность характеристик перекисного окисления липидов, антиоксидантной защиты тромбоцитов и активности кровяных пластинок in vitro и in vivo. У крыс в возрасте от 12 до 24 мес отмечено неуклонное изменение исходно оптимальных показателей: усиление перекисного окисления липидов (повышение ацилгидроперекисей на 15,6%), ослабление тромбоцитарной антиоксидантной защиты (снижение активности супероксиддисмутазы на 15,4%), повышение их агрегации in vitro (нарастание на 11–15%) и увеличение в крови суммы их активированных форм (на 43,6%) при одновременном росте количества свободно перемещающихся агрегатов всех размеров (на 62,8%). Это сопровождалось у крыс нарастанием после 12 мес количественного содержания в тромбоцитах АТФ и АДФ (на 4,6 и 12,2% соответственно) и их секреции из кровяных пластинок (на 12,7 и 13,8% соответственно), уровня актина (на 17,0%) и миозина (на 11,9%).*

**Ключевые слова:** онтогенез; тромбоциты; агрегация; секреция; внутрисосудистая активность; перекисное окисление липидов.

### **Введение**

Большое значение тромбоцитарной активности в нормальном обеспечении адаптивных возможностей организма сегодня не вызывает сомнения [1, 2]. Тромбоциты играют важную роль в создании оптимальных условий микроциркуляции [3], необходимых для роста, развития и максимально возможного проявления в фенотипе всех наследственно обусловленных признаков [4, 5]. Эти чутко реагирующие на все внешние воздействия форменные элементы крови способны активироваться под действием большого числа факторов среды физической и химической природы [6, 7]. Меняя способность к агрегации, тромбоциты оказывают влияние на текучесть крови и тем самым на ее приток к тканям [8, 9]. Большой научный и практический интерес представляет выяснение онтогенетической динамики активности

тромбоцитов ввиду их непосредственного участия в тромбообразовании [10, 11], что особенно актуально для моделей сердечно-сосудистой патологии [12, 13]. По мере увеличения хронологического возраста тромбоциты у человека меняют свою активность [14]. В этой связи представляется весьма оправданным изучение возрастной динамики тромбоцитарной активности в течение онтогенеза у крыс, являющихся доступными и весьма часто используемыми в исследованиях лабораторными животными. Полученные сведения могут быть полезны в экспериментах по определению оптимизирующих воздействий на тромбоцитарную активность в отдельных возрастах и при различных патологических состояниях [15, 16], наиболее распространенных у человека.

Целью настоящего исследования явилось выяснение онтогенетической динамики функциональной активности тромбоцитов у здоровых крыс.

### **Материалы и методики исследования**

Работа выполнена в строгом соответствии с этическими принципами, установленными Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей (принятой в Страсбурге 18.03.1986 и подтвержденной в Страсбурге 15.06.2006). В исследование взяты здоровые самцы крыс линии Вистар ( $n = 143$ ), полученные в возрасте 2 мес из питомника лабораторных животных ФИБХ РАН (Московская область, г. Пущино). Животные содержались в виварии в просторных клетках (на 1 животное приходилось 200 см<sup>2</sup>). В одной клетке размещалось не более 8 особей. 2 раза в неделю животных пересаживали в чистые продезинфицированные клетки, на дно помещали подстилку толщиной 5–10 мм (древесные опилки, стружка или подстилочный торф), которая перед применением автоклавировалась в сухожаровом шкафу при температуре 150–180°C. Подстилка менялась ежедневно. Использовалось естественное освещение, поддерживались температура 18–22°C и относительная влажность 50–65%. В виварии максимально допустимой концентрацией в воздухе аммиака считалось 0,01 мг/л, углекислоты по объему – 0,15%, при кратности воздухообмена (объемов в час) – вытяжка 8, приток 10. До взятия под наблюдение крысы в экспериментах не участвовали; они получали полнорационный комбикорм для лабораторных животных ПК-120 (ООО «Лабораторкорм, г. Москва); вода имела в свободном доступе.

Кровь брали из хвостовой вены однократно (у 25 крыс – в возрасте 3 мес, у 27 – в возрасте 6 мес, у 30 – 12 мес, у 32 – 18 мес и у 29 – в возрасте 24 мес. Оценивали общее состояние и проводили общие биохимические и гематологические анализы крови. Тромбоциты получали из богатой тромбоцитами плазмы путем их отмывания и ресуспендирования с последующей оценкой уровня малонового диальдегида (МДА) в реакции восстановления тиобарбитуровой кислоты с установлением содержания ацилгидроперокси-

сей (АГП) [17]. Определяли функциональные возможности внутритромбоцитарных ферментов антиокисления – каталазы и супероксиддисмутаза (СОД) [18]. В тромбоцитах выявляли содержание аденозинтрифосфата (АТФ) и аденозиндифосфата (АДФ), оценивали величину их секреции под влиянием коллагена. Белковый состав цитоскелета кровяных пластинок (актин и миозин) устанавливали в условиях активации и агрегации тромбоцитов с АДФ и тромбином [19]. Число тромбоцитов в крови животных подсчитывали в камере Горяева. Агрегацию тромбоцитов (АТ) регистрировали визуальным микрометодом [20] с применением ряда индукторов: АДФ ( $0,5 \times 10^{-4}$  М), коллагена (разведение 1:2 основной суспензии), тромбина (0,125 ед/мл), ристомицина (0,8 мг/мл),  $H_2O_2$  ( $7,3 \times 10^{-3}$  М), адреналина ( $5 \times 10^{-6}$  М) и их сочетаний (АДФ и адреналин; АДФ и коллаген; адреналин и коллаген). Выраженность внутрисосудистой активности тромбоцитов (ВАТ) устанавливалась визуальным методом с применением фазово-контрастного микроскопа (Olympus CX-41, Япония),  $\times 1200$  [20]. Полученные данные обрабатывали с применением критерия Стьюдента в программе StatSoft STATISTICA for Windows 6.0.

### Результаты исследования и обсуждение

Общее состояние крыс и результаты общих биохимических параметров плазмы крови всех возрастных групп оценивались как нормальные. Исследования биохимических характеристик тромбоцитов в онтогенезе продемонстрировали стабильность состояния животных между 3-м и 12-м мес жизни. Так, содержание АГП в кровяных пластинках крыс 3-месячного возраста составляло ( $2,41 \pm 0,16 D_{233}/10^9$  тр.), оставаясь стабильным до 12 мес ( $2,43 \pm 0,10 D_{233}/10^9$  тр.), повышаясь к 18 мес до  $2,63 \pm 0,17 D_{233}/10^9$  тр. и дополнительно нарастая к 24 мес до  $2,81 \pm 0,22 D_{233}/10^9$  тр. Количество МДА в тромбоцитах в 3-месячных крыс находилось на уровне  $0,70 \pm 0,10$  нмоль/ $10^9$  тр., сохраняясь без динамики до 12 мес жизни ( $0,72 \pm 0,13$  нмоль/ $10^9$  тр.), нарастая к 18 мес до  $0,85 \pm 0,16$  нмоль/ $10^9$  тр, и к 24 мес. – до  $0,93 \pm 0,19$  нмоль/ $10^9$  тр. Активность каталазы и СОД тромбоцитов оказалась стабильно высокой до 12 мес ( $9845,2 \pm 12,14$  МЕ/ $10^9$  тр. и  $1870,7 \pm 15,16$  МЕ/ $10^9$  тр.), а в более старшем возрасте снижалась и составляла у 24-месячных животных  $8570,6 \pm 17,19$  МЕ/ $10^9$  тр. и  $1620,7 \pm 4,27$  МЕ/ $10^9$  тр. соответственно.

Выявленная динамика активности свободнорадикальных процессов в течение онтогенеза во многом обеспечивала выявляемое у них состояние функциональных механизмов активации кровяных пластинок, в том числе оптимальность процесса самосборки актино-миозинового комплекса, а также и количественного содержания в тромбоцитах и секреции из них АДФ и АТФ.

Так, в течение срока наблюдения стабильно невысокое до 12 мес содержание АТФ и АДФ в тромбоцитах крыс ( $5,61 \pm 0,17$  мкмоль/ $10^9$  тр. и  $3,36 \pm 0,12$  мкмоль/ $10^9$  тр.) постепенно нарастало до  $5,87 \pm 0,21$  мкмоль/ $10^9$  тр. и  $3,77 \pm 0,18$  мкмоль/ $10^9$  тр. соответственно в 24 мес. Выраженность секреции

АТФ и АДФ из тромбоцитов в случае воздействия коллагена в течение жизни увеличивалась на 12,7 и 13,8% соответственно (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Содержание актина и миозина в тромбоцитах крыс в течение онтогенеза**  
**[Content of actin and myosin in rat platelets during ontogenesis]**

Параметры [Parameters]		Возраст крыс (M±m), n = 143 [Age of rats]				
		3 мес. [3 months], n = 25	6 мес., [6 months], n = 27	12 мес. [12 months], n = 30	18 мес. [18 months], n = 32	24 мес. [24 months], n = 29
Актин [Actin]	В интактном состоянии, % к общему содержанию белка [In an intact state, % of the total protein content]	32,1±0,12	33,6±0,14	34,6±0,08	38,2±0,13**	40,5±0,14**
	На фоне АДФ активации, % к общему содержанию белка [Affected by ADP activation, % of the total protein content]	36,6±0,10	37,2±0,16	38,5±0,17	39,9±0,20*	42,6±0,12**
	На фоне АДФ агрегации, % к общему содержанию белка [Affected by ADP aggregation, % of the total protein content]	42,6±0,19	43,2±0,22	44,3±0,16	45,2 ±0,25*	47,7±0,17**
	На фоне тромбин-активации, % к общему содержанию белка [Affected by thrombin activation, % of the total protein content]	37,7±0,21	38,2±0,16	39,6±0,19	40,5±0,18*	42,3±0,20**
	На фоне тромбин-агрегации, % к общему содержанию белка [Affected by thrombin aggregation, % of the total protein content]	39,2±0,10	42,4±0,15	46,3±0,16	47,0±0,19**	50,1±0,16**
	В интактном состоянии, % к общему содержанию белка [In an intact state, % of the total protein content]	15,0±0,12	16,2±0,10	16,8±0,07	17,6±0,14*	18,8±0,15**
Миозин [Myosin]	На фоне АДФ активации, % к общему содержанию белка [Affected by ADP activation, % of the total protein content]	20,2±0,13	21,3±0,08	22,6±0,12	25,7±0,12*	28,4±0,13**

Окончание табл. 1 [Table 1 end]

Параметры [Parameters]		Возраст крыс (M±m), n = 143 [Age of rats]				
		3 мес. [3 months], n = 25	6 мес., [6 months], n = 27	12 мес. [12 months], n = 30	18 мес. [18 months], n = 32	24 мес. [24 months], n = 29
Миозин [Myosin]	На фоне АДФ агрегации, % к общему содержанию белка [Affected by ADP aggregation, % of the total protein content]	27,6±0,14	28,5±0,16	28,8±0,18	32,1±0,17*	34,7±0,21**
	На фоне тромбинактивации, % к общему содержанию белка [Affected by thrombin activation, % of the total protein content]	34,8±0,17	35,2±0,14	35,4±0,20	38,2±0,18*	41,6±0,14**
	На фоне тромбин-агрегации, % к общему содержанию белка [Affected by thrombin aggregation, % of the total protein content]	42,7±0,14	43,0±0,17	43,2±0,22	47,1±0,26*	49,3±0,19**

Примечание. \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ . Статистическая значимость динамики учитываемых показателей по сравнению с исходом. В табл. 2 обозначения аналогичные.

[Note. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ . Statistical significance of the dynamics of the considered parameters in comparison with the outcome. Designations are similar in the table 2].

Количество актина в тромбоцитах крыс в возрасте между 3 и 12 мес сохранялось стабильным и невысоким, но в последующем увеличивалось и составляло к 2 годам жизни  $40,5 \pm 0,14\%$  к общему белку в тромбоците. Выраженность дополнительного образования актина при активации кровяных пластинок сильным или слабым индуктором и при их агрегации также достоверно повышалась после 12 мес жизни. Сходная динамика активности в тромбоцитах крыс также выявлена и для миозинового компонента их сократительной системы. Отмечено, что в неактивированных кровяных пластинках 12-месячных крыс количество миозина составляло  $16,8 \pm 0,07\%$  к общему содержанию белка в тромбоците. В группах более старших животных оно оказалось выше и составляло в 24 мес жизни  $18,8 \pm 0,15\%$ . На фоне активации и агрегации тромбоцитов сильным или слабым индукторами у здоровых крыс после 12 мес жизни постепенно увеличивалась выраженность дополнительной самосборки миозина (см. табл. 1).

У наблюдаемых крыс 12-месячного возраста также отмечено постепенное сокращение времени развития АТ в ответ на все примененные индукторы и их сочетания (табл. 2). Наиболее рано АТ развивалась при добавлении коллагена, наступая у 24-месячных животных через  $29,6 \pm 0,12$  с. Испытывая сходную возрастную динамику, АТ с АДФ и ристомицином возникала у наблюдаемых крыс несколько позднее.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Агрегационная способность тромбоцитов крыс *in vitro*  
и *in vivo* в онтогенезе**  
[Aggregation ability of rat platelets *in vitro* and *in vivo* in ontogenesis]

Параметры [Parameters]		Возраст крыс (M±m), n = 143 [Age of rats]				
		3 мес. [3 months], n = 25	6 мес. [6 months], n = 27	12 мес. [12 months], n = 30	18 мес. [18 months], n = 32	24 мес. [24 months], n = 29
Агрегация <i>in vitro</i> [Aggregation <i>in vitro</i> ]	АДФ, с. [ADP, s.]	39,7±0,10	39,4±0,07	39,2±0,08	38,4±0,12*	35,0±0,14**
	Коллаген, с. [Collagen, s.]	32,4±0,16	32,2±0,06	32,0±0,14	31,8±0,09*	29,6±0,12**
	Тромбин, с. [Thrombin, s.]	54,9±0,15	54,6±0,09	54,5±0,16	51,3±0,14*	48,6±0,09**
	Ристомицин, с. [Ristomycin, s.]	47,8±0,12	47,6±0,10	47,3±0,13	46,1±0,09*	43,0±0,13**
	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> , с. [H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> , s.]	42,6±0,09	42,4±0,08	42,1±0,10	41,1±0,14*	37,6±0,08**
	Адреналин, с. [Adrenaline, s.]	99,0±0,29	98,5±0,07	98,1±0,22	93,4±0,16*	88,2±0,17**
	АДФ+адреналин, с. [ADP+adrenaline, s.]	37,8±0,07	37,6±0,04	37,3±0,13	35,2±0,08*	32,6±0,09**
	АДФ+коллаген, с. [ADP+collagen, s.]	28,5±0,06	28,4±0,08	28,5±0,09	27,6±0,12*	25,2±0,16**
Адреналин+коллаген, с. [Adrenaline+collagen, s.]	32,9±0,09	32,6±0,10	32,3±0,11	31,3±0,07*	29,1±0,10*	
Агрегация <i>in vivo</i> [Aggregation <i>in vivo</i> ]	Дискоциты, % [Discocytes, %]	80,1±0,21	79,6±0,15	79,4±0,18	77,2±0,15*	70,4±0,19**
	Сумма активных форм, % [Sum of active forms, %]	19,9±0,15	20,4±0,10	20,6±0,14	22,8±0,19*	29,6±0,17**
	Число тромбоцитов в агрегатах, % [Number of platelets in the aggregates, %]	4,6±0,08	4,7±0,03	4,8±0,12	4,9±0,05*	5,9±0,09**
	Число малых агрегатов по 2–3 тромбоцита на 100 свободно лежащих тромбоцитов [Number of small aggregates of 2-3 platelets, for 100 freely lying platelets]	3,2±0,04	3,3±0,02	3,5±0,07	3,6±0,09*	5,7±0,10**
	Число средних и больших агрегатов по 4 и более тромбоцита на 100 свободно лежащих тромбоцитов [Number of medium and large aggregates of 4 and more platelets, for 100 freely lying platelets]	0,13±0,003	0,12±0,005	0,13±0,008	0,17±0,004*	0,38±0,003**

Еще более замедленно АТ возникала с  $H_2O_2$ , тромбином и адреналином, время развития с которыми также сокращалось у животных старше 12 мес. Найденное ускорение АТ у крыс при оценке с одним индуктором согласовалось с установленным фактом ускорения АТ в случае применения двух агонистов одновременно. Оценка АТ с отдельными индукторами и их сочетаниями позволила установить у крыс старше 12 мес возрастное усиление агрегативной способности кровяных пластинок. Ускорение в течение срока наблюдения АТ с сильными индукторами агрегации – коллагеном и тромбином – указывало на активизацию в них фосфолипазы С, обеспечивающей фосфоинозитольный путь стимуляции тромбоцитов через повышение количества диацилглицерола и протеинкиназы С с интенсификацией самосборки актина и миозина в кровяных пластинках [12, 19]. Сокращение времени АТ со слабыми индукторами агрегации – АДФ – и указывало на повышение доступности рецепторов к ним и/или увеличение их числа на поверхности тромбоцитов, экспрессию фибриногеновых рецепторов (GPIIb-IIIa) и повышение функциональных возможностей фосфолипазы  $A_2$ , обеспечивающей высвобождение арахидоновой кислоты из мембран кровяных пластинок для синтеза тромбоксана  $A_2$  [7].

Постепенное ускорение после 12-месячного возраста АТ в ответ на сочетания индукторов позволило пролить свет на процессы АТ у крыс в условиях, приближенных *in vivo*. Без сомнения, в основе выявленного ускорения АТ с испытанными комбинациями индукторов лежит одновременное включение ферментных систем тромбоцитов, задействованных при агрегации с отдельными агонистами [2, 10].

Выявленная при оценке *in vitro* возрастная динамика активности тромбоцитов подтверждалась результатами исследования ВАТ. Так, число дискоцитов в крови крыс до 12 мес жизни менялось слабо и составляло к этому возрасту  $79,4 \pm 0,18\%$ . Позднее этот показатель снижался, достигая у 24-месячных крыс  $70,4 \pm 0,19\%$ . Суммарное содержание в крови активных форм тромбоцитов после 12 мес постепенно повышалось до последнего возраста наблюдения на  $30,4\%$ . В крови животных в течение первого года жизни число свободноперемещающихся малых и больших агрегатов тромбоцитов оставалось стабильно невысоким, а затем увеличивалось с  $3,5 \pm 0,07$  и  $0,13 \pm 0,008$  на 100 свободно лежащих тромбоцитов в 12 мес до  $5,7 \pm 0,10$  и  $0,38 \pm 0,003$  на 100 свободнолежащих тромбоцитов в 24 мес соответственно. Количество включенных в агрегаты тромбоцитов у крыс в течение периода наблюдений возросло на  $22,0\%$ . Постепенное увеличение ВАТ у крыс в течение второго года жизни указывало на несомненное возрастзависимое усиление экспрессии на их мембранах рецепторов к фибриногену (GPIIb-IIIa) и к облигатно присутствующим в крови индукторам агрегации (АДФ, тромбин, адреналин) с активизацией интратромбоцитарных механизмов агрегации [1, 20].

## Заключение

У крыс в возрасте между 12 и 24 мес исходно стабильная способность тромбоцитов к агрегации достоверно возрастает, сопровождаясь повышением в крови суммарного количества активированных форм кровяных пластинок и свободно перемещающихся их агрегатов всех размеров. Постепенное увеличение активности тромбоцитов в течение второго года жизни указывало на несомненное возрастзависимое усиление экспрессии на их мембранах рецепторов к фибриногену (GPIIb–IIIa) и к облигатно присутствующим в крови индукторам агрегации (АДФ, тромбин, адреналин) с активизацией интратромбоцитарных механизмов агрегации.

## Литература

1. Момот А.П. Патология гемостаза. СПб. : Форма Т, 2006. 208 с.
2. Pietraforte D., Vona R., Marchesi A., de Jacobis I.T., Villani A., Del Principe D., Straface E. Redox control of platelet functions in physiology and pathophysiology // *Antioxid Redox Signal*. 2014. Vol. 21(1). P. 177–193. doi: 10.1089/ars.2013.5532.
3. Симоненко В.Б., Медведев И.Н., Гамолina О.В. Активность первичного гемостаза у больных артериальной гипертонией с нарушением толерантности к глюкозе на фоне трандолаприла // *Клиническая медицина*. 2011. № 2. С. 29–31.
4. Донцов В.И., Крутько В.Н., Труханов А.И. Медицина антистарения: фундаментальные основы. М. : КРАСАНД, 2010. 680 с.
5. Dale J. Marino. Age-Specific Absolute and Relative Organ Weight Distributions for Fischer 344 Rats // *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A: Current Issues*. 2012. Vol. 75(24). P. 1484–1516. doi: 10.1080/15287394.2012.722520.
6. Гулик Е.С., Костеша Н.Я., Борило Г.А. Влияние хитабиса и его компонентов на структурно-функциональное состояние тонкого кишечника и кроветворения облученных крыс // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2012. № 3(19). С. 146–159.
7. Epel E.S., Lin J., Wilhelm F.H. et al. Cell aging in relation to stress arousal and cardiovascular disease risk factors // *Psychoneuroendocrinology*. 2006. Vol. 31, № 3. P. 277–287.
8. Громнацкий Н.И., Медведев И.Н. Коррекция нарушений тромбоцитарного гемостаза немедикаментозными средствами у больных артериальной гипертонией с метаболическим синдромом // *Клиническая медицина*. 2003. Т. 81, № 4. С. 31–34.
9. Seehuus S.C., Norberg K., Gimsa U. et al. Reproductive protein protects functionally sterile honey bee workers from oxidative stress // *Proc. nat. Acad. Sci. USA*. 2006. Vol. 103, № 4. P. 962–967.
10. Medvedev I.N., Maksimov V.I., Parakhnevich A.B., Zavalishina S.Yu., Kutafina N.V. Papid assessment of aggregation abilities and surface properties of platelets and red blood cells // *Int. J. Pharm. Bio. Sci*. 2016. Vol. 7(2): (B). P. 793–797.
11. Olas B., Wachowicz B. Role of reactive nitrogen species in blood platelet functions // *Platelets*. 2007. Vol. 18(8). P. 555–565.
12. Скорятина И.А., Кутафина Н.В. Агрегационные возможности тромбоцитов при артериальной гипертонии и дислипидемии на фоне аторвастатина и немедикаментозного воздействия // *Вестник Сургутского государственного педагогического университета*. 2015. № 1(34). С. 258–265.

13. Ferroni P., Vazzana N., Riondino S., Cuccurullo C., Guadagni F., Davini G. Platelet function in health and disease: from molecular mechanisms, redox considerations to novel therapeutic opportunities // *Antioxid Redox Signal*. 2012. Vol. 17(10). P. 1447–1485. doi: 10.1089/ars.2011.4324.
14. Кутафина Н.В., Медведев И.Н. Тромбоцитарная агрегация у клинически здоровых лиц второго зрелого возраста, проживающих в Курском регионе // *Успехи геронтологии*. 2015. Т. 28, № 2. С. 321–325.
15. Кишкун А.А. Биологический возраст и старение: возможности определения и пути коррекции. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2008. 976 с.
16. Жукова О.Б., Зайцев К.В., Степаненко Н.П., Гостюхина А.А., Гупор С.С., Вебер И.И., Нимирская Д.А., Межеричкий С.А., Абдулкина Н.Г. Влияние экспериментального десинхроноза на липидный обмен у крыс при ожирении // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2013. № 4(24). С. 145–151.
17. Гаврилов В.Б., Мишкорудная М.И. Спектрофотометрическое определение содержания гидроперекисей липидов в плазме крови // *Лабораторное дело*. 1983. № 3. С. 33–36.
18. Чевари С., Андял Т., Штрэнгер Я. Определение антиоксидантных параметров крови и их диагностическое значение в пожилом возрасте // *Лабораторное дело*. 1991. № 10. С. 9–13.
19. Ермолаева Т.А., Головина О.Г., Морозова Т.В. Программа клинико-лабораторного обследования больных тромбоцитопатиями. СПб. : Изд-во РосНИИГТ, 1992. 25 с.
20. Медведев И.Н., Савченко А.П., Завалишина С.Ю., Краснова Е.Г., Кумова Т.А., Гамolina О.В., Скорятин И.А., Фадеева Т.С. Методические подходы к исследованию реологических свойств крови при различных состояниях // *Российский кардиологический журнал*. 2009. Т. 79, № 5. С. 42–45.

*Поступила в редакцию 13.03.2016 г.; повторно 03.04.2016 г.;  
принята 27.04.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.*

**Медведев Илья Николаевич** – заслуженный изобретатель РФ, д-р мед. наук, д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры социальной работы, культуры и социального права, социально-гуманитарного факультета Курского института социального образования (филиал) Российского государственного социального университета (г. Курск, Россия).  
E-mail: [ilmedv1@yandex.ru](mailto:ilmedv1@yandex.ru)

Medvedev IN. Platelet functional activity in rats during ontogenesis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):150-160. doi: 10.17223/19988591/34/10 In Russian, English summary

**Илья Н. Медведев**

*Kursk Institute of Social Education (Branch) of Russian State Social University, Kursk, Russian Federation*

### **Platelet functional activity in rats during ontogenesis**

The aim of the study was to elucidate the ontogenetic dynamics of the functional platelet activity in healthy rats. We observed healthy male Wistar rats (n=143) contained under standard conditions on a standard vivarium diet, including 25 rats aged 3 months, 27 rats aged 6 months, 30 rats aged 12 months, 32 rats aged 18 months and 29 animals aged 24 months. We examined the animals by biochemical and hematological methods.

The estimation of lipid peroxidation and antioxidant protection of platelets in rats in ontogenesis demonstrated their stability between 3 and 12 months of life. At older ages, peroxidation of platelet lipids was amplified by the weakening of their

antioxidant enzymes. This was accompanied in rats by an increase in the quantitative content of platelets and their secreting ATP and ADP after 12 months. The level of actin and myosin in platelets of rats aged 3-12 months was low and stable, increasing at an older age. Similar dynamics in rats showed the severity of their additional education during activation and aggregation of platelets in the report on strong or weak coil. The originally stable aggregation in rat platelets, starting from 12 months of life experienced a gradual acceleration in response to all applied inducers, and combinations thereof. The number of discocytes in their blood up to 12 months of life was consistently high and gradually decreased by 24 months. The total content of active forms of platelets, was consistently low up to 12 months of age, and then gradually increased by 30.4%. In the blood of rats, during the first year of life, the number of freely moving small and large aggregates of platelets remained low, then increased 1.6 and 2.5 times, respectively.

Thus, in rats aged 12 to 24 months there was a steady change in the original optimal parameters of platelets: enhancing lipid peroxidation, increasing their aggregation and accumulation of the sum of their activated forms and freely moving aggregates of all sizes in the blood. This should be regarded as a consequence of increased expression on platelet membrane of receptors to fibrinogen (GPIIb-IIIa) and aggregation inducers obligatory present in the blood (ADP, thrombin, epinephrine), as well as the manifestation of activating intrathrombocytic mechanisms of aggregation.

*The article contains 2 Tables, 20 References.*

**Key words:** ontogenesis; platelets; aggregation; secretion; intravascular activity; lipid peroxidation.

### References

1. Momot AP. Patologiya gemostaza [Pathology of hemostasis]. St. Petersburg: Forma T Publ.; 2006. 208 p. In Russian
2. Pietraforte D, Vona R, Marchesi A, de Jacobis IT, Villani A, Del Principe D, Straface E. Redox control of platelet functions in physiology and pathophysiology. *Antioxid Redox Signal.* 2014;1(21):177-193. doi: [10.1089/ars.2013.5532](https://doi.org/10.1089/ars.2013.5532)
3. Simonenko VB, Medvedev IN, Gamolina OV. Primary hemostasis activity in patients with arterial hypertension and impaired glucose tolerance treated with trandolapril. *Klinicheskaya Meditsina – Clinical Medicine.* 2011;89(2):29-31. In Russian
4. Dontsov VI, Krut'ko VN, Trukhanov AI. Meditsina antistareniya: fundamental'nye osnovy [Anti-aging medicine: Fundamentals]. Moscow: KRASAND Publ.; 2010. 680 p. In Russian
5. Dale J, Marino. Age-Specific Absolute and Relative Organ Weight Distributions for Fischer 344 Rats. *J. Toxicology and Environmental Health, Part A: Current Issues.* 2012;75(24):1484-1516. doi: [10.1080/15287394.2012.722520](https://doi.org/10.1080/15287394.2012.722520).
6. Gulik ES, Kostesha NYa, Borilo GA. Influence of chitabis and its components on the functional state of the small intestine and blood indices of irradiated animals. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2012;3(19):146-159. In Russian, English Summary
7. Epel ES, Lin J, Wilhelm FH, Wolkowitz OM, Cawthon R, Adler NE, Dolbier C, Mendes WB, Blackburn EH. Cell aging in relation to stress arousal and cardiovascular disease risk factors. *Psychoneuroendocrinology.* 2006;31(3):277-287. doi: [10.1016/j.psyneuen.2005.08.011](https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2005.08.011)
8. Gromnatsky NI, Medvedev IN. Non-pharmacological correction of impaired platelet hemostasis in hypertensive patients with metabolic syndrome. *Klinicheskaya Meditsina – Clinical Medicine.* 2003;81(4):31-34. In Russian
9. Seehuus SC, Norberg K, Gimsa U, Krekling T, Amdam GV. Reproductive protein protects functionally sterile honey bee workers from oxidative stress. *Proc Nat Acad Sci USA.* 2006;103(4):962-967. doi: [10.3410/f.1030220.360496](https://doi.org/10.3410/f.1030220.360496)

10. Medvedev IN, Maksimov VI, Parakhnevich AB, Zavalishina SYu, Kutafina NV. Papid assessment of aggregation abilities and surface properties of platelets and red blood cells. *Int J Pharm Bio Sci.* 2016;7(2):(B):793-797.
11. Olas B, Wachowicz B. Role of reactive nitrogen species in blood platelet functions. *Platelets.* 2007;18(8):555-565. doi: [10.1080/09537100701504087](https://doi.org/10.1080/09537100701504087)
12. Skorjatina IA, Kutafina NV. The aggregation capabilities of platelets in arterial hypertension and dyslipidemia on the background of atorvastatin and non-medical effects. *Vestnik Surgutskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta.* 2015;1(34):258-265. In Russian
13. Ferroni P, Vazzana N, Riondino S, Cucurullo C, Guadagni F, Davm G. Platelet function in health and disease: from molecular mechanisms, redox considerations to novel therapeutic opportunities. *Antioxid Redox Signal.* 2012;17(10):1447-1485. doi: [10.1089/ars.2011.4324](https://doi.org/10.1089/ars.2011.4324)
14. Kutafina NV, Medvedev IN. Platelet Aggregation in Clinically Healthy Persons of the Second Coming-of-Age Living in the Kursk Oblast. *Advances in Gerontology.* 2015;5(4):267-270. doi: [10.1134/S2079057015040141](https://doi.org/10.1134/S2079057015040141). In Russian, English summary
15. Kishkun AA. Biologicheskii vozrast i starenie: vozmozhnosti opredeleniya i puti korrektsii [Biological age and aging: identification possibilities and ways of correction]. Moscow: GJeOTAR-Media Publ.; 2008. 976. In Russian
16. Zhukova OB, Zaitsev CV, Stepanenko NP, Gostyuhina AA, Gutor SS, Veber II, Nimirskaya DA, Mezheritskiy SA, Abdulkina NG. Effect of experiment aldesynchronosis on lipid metabolism in rats with obesity. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;4(24):145-151. In Russian, English Summary
17. Gavrilo VB, Mishkorudnaya MI. Spektrofotometricheskoe opredelenie sodержaniya gidroperekisey lipidov v plazme krovi [Spectrophotometric determination of lipid hydroperoxide level in blood plasma]. *Laboratornoe delo.* 1983;3:33-36. In Russian
18. Chevari S, Andyal T, Shtrenger Ya. Opredelenie antioksidantnykh parametrov krovi i ih diagnosticheskoe znachenie v pozhilom vozraste [Determination of antioxidant blood parameters and their diagnostic value in old age]. *Laboratornoe delo.* 1991;10:9-13. In Russian
19. Ermolaeva TA, Golovina OG, Morozova TV. Programma kliniko-laboratornogo obsledovaniya bol'nykh trombotsitopatiyami [The program of clinical and laboratory examination of patients with thrombocytopathies]. St. Petersburg: RosNIIGT Publ.; 1992. 25 p. In Russian
20. Medvedev IN, Savchenko AP, Zavalishina SYu, Krasnova EG, Kumova TA, Gamolina OV, Skoryakina IA, Fadeeva TS. Methodology of blood rheology assessment in various clinical situations. *Russian Journal of Cardiology.* 2009;5(79):42-45. In Russian

*Received 13 March 2016; Revised 3 April 2016;  
Accepted 27 April 2016; Published 23 June 2016.*

**Author info:**

**Medvedev Ilya N**, Honored Inventor of the Russian Federation, Dr. Sci. (Med.), Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Social Work, Culture and Social Right, Kursk Institute of Social Education (Branch) of Russian State Social University, 53 Karla Marksa Str., Kursk 305029, Russian Federation.  
E-mail: [ilmedv1@yandex.ru](mailto:ilmedv1@yandex.ru)

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.52 : 574.24 : 597.5  
doi: 10.17223/19988591/34/11

**А.Я. Болсуновский, Е.А. Трофимова, Д.В. Дементьев, А.Д. Карпов**

*Институт биофизики СО РАН, г. Красноярск, Россия*

### **Интенсивность накопления урана-238 представителями разных экологических уровней экосистемы р. Енисей**

*В результате многолетних исследований (2010–2013) получены данные по накоплению урана-238 в гидробионтах разных трофических уровней экосистемы р. Енисей. Пробы водного мха (*Foontinalis antipyretica*), зообентоса (*Philolimnogammarus viridis* и *Ph. Cyaneus*), сибирского хариуса (*Thymallus arcticus*) и щуки (*Esox lucius*) отбирали в районе ранее зарегистрированного повышенного содержания урана в воде р. Енисей (вблизи радиоактивных сбросов Горно-химического комбината Росатома). Показано, что уран способен эффективно накапливаться из воды в биомассе всех исследованных гидробионтов. Максимальные коэффициенты накопления (КН) урана получены для водного мха, что многократно превышает КН урана для зообентоса и мышечной ткани рыб. Средние значения КН урана для зообентоса статистически значимо превышают КН в мышцах рыб за весь период наблюдения. Не выявлено статистически значимых отличий в накоплении урана рыбами разного трофического уровня (хариус и щука).*

**Ключевые слова:** *коэффициент накопления; трофический уровень; *Foontinalis antipyretica*; *Thymallus arcticus*; *Philolimnogammarus viridis*; *Philolimnogammarus cyaneus*; *Esox lucius*.*

#### **Введение**

В результате деятельности предприятий ядерно-топливного цикла, предприятий по обогащению и переработки полиметаллических руд в окружающую среду поступают значительные количества соединений урана. Уран – металл семейства актинидов, в природе находится в виде смеси из трёх изотопов (уран-238, уран-235 и уран-234), которые являются альфа-излучателями. Токсическое влияние урана на живые организмы основывается как на радиоактивных свойствах, так и на химическом воздействии на обмен веществ.

На берегу р. Енисей расположены крупнейшие промышленные предприятия Красноярского края, в том числе предприятия ядерно-топливного цикла Росатома (Горно-химический комбинат и Электрохимический завод). Ранее в пробах воды и донных отложениях р. Енисей вблизи Горно-химического

комбината (ГХК) зарегистрированы повышенные по сравнению с фоновыми районами концентрации урана-238 [1–2]. Показано [2], что миграционная способность урана в донных отложениях р. Енисей превышала миграционную способность многих техногенных радионуклидов на расстоянии до 250 км по течению реки от ГХК. Эти данные свидетельствуют о более высокой миграционной способности и биодоступности урана по сравнению с другими радионуклидами в экосистеме р. Енисей. Ранее в гидробионтах р. Енисей зарегистрирован широкий перечень техногенных радионуклидов, включая трансурановые элементы [3–6], однако содержанию изотопов урана в гидробионтах не уделялось должного внимания. По литературным данным [7–8], растворенный в воде уран может накапливаться в звеньях трофических сетей и потому представляет опасность для жизнедеятельности гидробионтов.

Цель исследования – сравнительная оценка интенсивности накопления урана-238 в биомассе гидробионтов, занимающих разные трофические уровни в экосистеме р. Енисей.

### Материалы и методики исследования

Пробы гидробионтов (макрофитов, зообентоса и ихтиофауны) и воды отбирали на участке р. Енисей, расположенном на расстоянии 85–90 км по течению реки от г. Красноярск (5–10 км от места сброса вод ГХК), с 2010 по 2013 г. Пробы гидробионтов и воды отбирали в период с июня по октябрь. В работе использован один из доминирующих на исследуемом участке реки видов макрофитов – водный мох *Foontinalis antipyretica* Hedw. Из представителей зообентоса использовали массовые виды гаммарид: *Philolimnogammarus viridis* Dyb. и *Ph. cyaneus* Dyb. Пробы макрофитов и зообентоса готовили для дальнейших исследований, как описано нами ранее [5].

Для исследования использовали два фоновых вида рыб, обитающих на среднем участке р. Енисей: сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* P.) и щуку (*Esox lucius* L.). После отлова рыбу замораживали и хранили при  $-30^{\circ}\text{C}$ . Биологический анализ рыб проводился по стандартным методикам [9]. Для одной пробы использовали от 1 до 24 экз. рыб, параметры выборок приведены в табл. 1. Тела рыб разделяли на органы и ткани, для данного исследования мышцы выделяли в отдельную пробу. Пробы биоты сушили до постоянной массы при  $105^{\circ}\text{C}$  и затем озоляли в муфельной печи ПМ-1,0-20 (НПП «Теплоприбор», Россия) при  $450^{\circ}\text{C}$ .

Содержание урана-238 в биомассе гидробионтов (в мг/кг сухой массы) определяли инструментальным нейтронно-активационным анализом на исследовательском реакторе ФГАОУ ВО НИ ТПУ (г. Томск). Пробы воды после отбора консервировали азотной кислотой, фильтровали через фильтр «синяя лента». Содержание урана-238 в воде р. Енисей (в мг/л) определяли методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой на приборе

Agilent 7500a. В качестве ошибок средних величин приведены стандартные ошибки среднего (SE). Коэффициенты накопления (КН) урана гидробионтами из воды рассчитывали как отношение концентрации урана в биомассе гидробионта к его концентрации в воде р. Енисей. Статистическую значимость различий средних определяли по двухвыборочному t-критерию для независимых выборок с разной дисперсией. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Excel из пакета Microsoft Office 2013.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Биологическая характеристика выборок рыб**  
[Biological characterization of fish sampling]

Вид [Species]	Год отбора проб [Year of sampling]	Число экз. [Number]	Полная длина рыб, см [Total fish length, cm]	Полная масса рыб, кг [Total fish weight, kg]	Возраст [Age]
<i>Thymallus arcticus</i>	2010	23	18–27	0,04–0,18	1+–2+
	2011	13	23–28	0,11–0,20	2+–3+
	2012	36	19–33	0,06–0,33	5+–4+
<i>Esox lucius</i>	2010	3	13–14	0,17–0,18	1+–2+
	2011	2	31–40	0,20–0,44	3+–4+
	2012	10	34–51	0,28–1,10	3+–5+
	2013	4	52–57	0,85–1,24	6+

**Результаты исследования и обсуждение**

**Содержание урана-238 в гидробионтах р. Енисей.** Содержание урана-238 в биомассе представителей экосистемы р. Енисей приведено в табл. 2. Из рассмотренных гидробионтов в биомассе водного мха зарегистрированы максимальные значения концентрации урана (2,4 мг/кг). Представители водных мхов, в частности рода *Fontinalis*, накапливают высокие концентрации стабильных и радиоактивных изотопов металлов из воды [5, 10, 11]. В ряде работ отмечали более высокую способность водного мха накапливать уран-238 по сравнению с другими погруженными макрофитами, что позволяет использовать его как объект для биомониторинга [12, 13]. Преимущество мхов в накоплении микроэлементов из воды объясняется их морфологическими и физиологическими особенностями. Из-за отсутствия корневой системы водный мох, прикрепившись ризоидами к камням, поглощает элементы минерального питания, а также тяжёлые металлы и радионуклиды путём ионного обмена между растением и водной средой.

Представители отряда амфипод, к которым относятся использованные в нашем исследовании виды гаммарид (*Ph. viridis* и *Ph. cyaneus*), благодаря способности аккумулировать в своей биомассе тяжёлые металлы и микроэлементы могут использоваться как виды-индикаторы в биомониторинге антропогенного загрязнения водных экосистем [14]. Гаммариды среди ис-

следованных нами гидробионтов занимают промежуточный уровень по содержанию урана в своей биомассе (0,3 мг/кг), что ниже, чем у водного мха (2,4 мг/кг), но превышает содержание урана в мышцах рыб. По данным Szefer et. al., 1990 [15], содержание урана в биомассе морских бентосных ракообразных (*Mesidotea entomon*) также выше, чем в мышцах рыб (треска).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Содержание урана-238 (мг/л и мг/кг сухой массы) и коэффициентов накопления из воды в гидробионтах р. Енисей**  
**[Uranium-238 content (mg/l and mg/kg of dry weight) and concentration factors (CFs) from water in aquatic organisms of the Yenisei river]**

Год [Year]		Вода, $\times 10^{-3}$ мг/л [Water, $\times 10^{-3}$ mg/l]	<i>Foetinalis</i> <i>antipyretica</i>	<i>Philolimno-</i> <i>gammarus</i> <i>viridis,</i> <i>Ph. cyaneus</i>	<i>Thymallus</i> <i>arcticus,</i> мышцы [muscles]	<i>Esox</i> <i>lucius,</i> мышцы [muscles]
2010	Уран-238 [uranium-238]	0,81 $\pm$ 0,25	<u>0,93<math>\pm</math>0,41</u> 0,52–1,35	<u>0,21<math>\pm</math>0,04</u> 0,16–0,25	<u>0,07<math>\pm</math>0,04</u> 0,02–0,15	0,02
	КН [CFs]		<u>1160<math>\pm</math>510</u> 640–1670	<u>260<math>\pm</math>50</u> 200–310	<u>90<math>\pm</math>50</u> 20–180	21
	n	10	2	2	3	1
2011	Уран-238 [uranium-238]	0,29 $\pm$ 0,08	<u>1,73<math>\pm</math>0,20</u> 1,29–2,41	<u>0,19<math>\pm</math>0,05</u> 0,12–0,30	0,02	0,01
	КН [CFs]		<u>5920<math>\pm</math>680</u> 4420–8270	<u>650<math>\pm</math>190</u> 410–1020	25	34
	n	31	5	3	1	1
2012	Уран-238 [uranium-238]	0,48 $\pm$ 0,27	<u>1,59<math>\pm</math>0,17</u> 1,02–1,93	<u>0,26<math>\pm</math>0,04</u> 0,19–0,32	<0,02*	0,02
	КН [CFs]		<u>3330<math>\pm</math>360</u> 2140–4060	<u>530<math>\pm</math>80</u> 410–680	–	42
	n	21	5	3	2	1
2013	Уран-238 [uranium-238]	0,49 $\pm$ 0,28	<u>1,78<math>\pm</math>0,33</u> 1,31–2,42	0,16	–	<0,02
	КН [CFs]		<u>3640<math>\pm</math>680</u> 2690–4940	320	–	–
	n	17	3	1	–	1
КН среднее (2010–2013) [CFs average]			3960 $\pm$ 500	490 $\pm$ 80	70 $\pm$ 40	32 $\pm$ 6

*Примечание:* n – количество проб; \* – величины меньше предела обнаружения; «–» – проба не анализировалась; над чертой – среднее значение  $\pm$  se, под чертой – min-max значение.

[Note: n - number of samples; \* - values less than the detection limit; «–» - the sample was not analyzed; above the line - mean value  $\pm$  se, under the line - min-max value]

Мышцы рыб представляют интерес в плане содержания урана, так как чаще всего употребляются в пищу человеком. Большинство проб мышц исследованных видов рыб за весь период наблюдений отличалось низким содержанием урана (0,01–0,03 мг/кг), из чего следует, что уран обладает низкой

степенью биодоступности для рыб по сравнению с гаммаридами и водным мхом. Содержание урана в мышцах хариуса сильно колебалось за период исследований от 0,02 до 0,15 мг/кг. Максимальное значение содержания урана в мышцах хариуса (0,15 мг/кг) зарегистрировано в 2010 г. – последний год работы ядерного реактора ГХК. Минимальное значение и значение ниже предела обнаружения пришлось на 2011 и 2012 гг. соответственно. В мышцах щуки содержание урана за весь период исследований оставалось примерно на одном уровне. По литературным данным, низкие концентрации урана в мышцах, относительно других органов, характерны для представителей ихтиофауны как из водоёмов, расположенных вблизи урановых хвостохранилищ, так и для рыб из водоёмов, загрязнённых индустриальными стоками [16–18]. Годовые колебания содержания урана в мышцах хариуса р. Енисей можно объяснить поступлением этого радионуклида в организм рыб не только из воды, но и из пищи. Ранее отмечалось, что у рыб, занимающих низкие трофические уровни (хариус по типу питания – бентофаг), содержание урана выше, чем у хищных рыб (щука), занимающих более высокий трофический уровень [8, 16, 19]. Например, у щуки из озера Анабаска (Канада) содержание урана в мышцах ниже по сравнению с сигом [20]. Это объясняется тем, что уран обладает низкой степенью ассимиляции и его концентрация с каждым трофическим уровнем должна снижаться [7].

**Коэффициенты накопления урана-238 гидробионтами из воды.** О способности элементов (техногенных радионуклидов или тяжёлых металлов) включаться в круговорот веществ можно судить по эффективности их накопления в представителях разных уровней экосистемы. Возможность накопления элемента в биомассе гидробионта из воды оценивается с помощью коэффициента накопления (КН). В случае если КН превышает единицу, можно говорить о накоплении элемента в теле гидробионта, если величина КН меньше единицы, накопления не происходит. Для расчёта КН урана биомассой гидробионтов использованы средние за период отбора проб значения содержания урана в воде р. Енисей в зоне влияния ГХК в 2010–2013 гг. (см. табл. 2). Данные по содержанию урана в воде в 2010 г. несколько выше, по сравнению с данными за 2011–2013 гг., что связано с последним годом работы ядерного реактора ГХК и его сбросами в р. Енисей [1]. Все полученные нами концентрации урана в воде р. Енисей ниже ПДК, установленного для этого элемента в питьевой воде, – 0,015 мг/л.

Как показали расчёты КН, уран из воды наиболее эффективно накапливается на уровне автотрофного звена экосистемы р. Енисей. Так, средние КН урана в биомассе водного мха (1160–5920) за весь период наблюдения статистически значимо ( $p > 0,95$ ) превышают средние КН в биомассе гаммарид (260–650) в 1,8–23 раза и в 17–185 раз в мышцах рыб (см. табл. 2). Как уже отмечали ранее, для водного мха, благодаря высокой аккумулялирующей способности, характерны высокие КН из воды тяжёлых металлов и радионуклидов. В работе Т.А. Зотиной и др. [5] рассчитаны КН водным мхом из

воды для таких радионуклидов, как цезий-137, кобальт-60 и цинк-65. Сравнение величин КН этих радионуклидов и урана-238 свидетельствует, что эффективность накопления урана водным мхом из воды сопоставима с накоплением кобальта-60, превышает накопление цинка-65, но ниже, чем накопление цезия-137.

Средние КН урана-238 гаммаридами за весь период исследований держались примерно в пределах одного порядка – 260–650 (см. табл. 2). Такая стабильность в накоплении урана может свидетельствовать о его равномерном поступлении в организм гидробионта из воды. В среднем значения КН урана в телах гаммарид в 4–18 раз статистически значимо ( $p > 0,95$ ) превышают КН в мышцах рыб (32–70) за весь период наблюдения. Этот результат согласуется с данными для ракообразных – КН урана из воды морским тараканом в 10 раз превышал КН урана в мышцах рыб [15].

Согласно ранее полученным данным для енисейского хариуса, накопление техногенных радионуклидов в телах рыб происходит более активно из воды, чем из пищи [21]. В нашей работе мы не получили статистически значимых различий в накоплении урана при изменении трофического уровня рыбы, хотя ранее в работе Pantelica et. al. [16] показано, что у хищных рыб коэффициенты накопления урана из воды р. Дунай ниже, чем у бентофагов. Полученные нами КН урана для мышц рыб сравнимы (при переводе на сырую массу) со значениями, рекомендованными МАГАТЭ для съедобных частей пресноводных рыб. Так, КН урана в мышцах большинства проб енисейских рыб составили 32–70, а значения КН урана по данным МАГАТЭ – 10 (IAEA-364) [22]. Эффективность накопления урана в мышцах енисейского хариуса сравнима с накоплением техногенного радионуклида цезий-137 [21]. Таким образом, по интенсивности накопления урана из воды все исследуемые гидробионты р. Енисей могут быть ранжированы следующим образом: водный мох > гаммариды > хариус  $\approx$  щука.

### Заключение

Исследования показали, что представитель автотрофного звена экосистемы р. Енисей – водный мох – накапливает максимальные концентрации урана-238 в своей биомассе. По мере продвижения по трофическим уровням экосистемы концентрации урана в биомассе гидробионтов снижались. Гаммариды как консументы первого порядка в рассматриваемой трофической цепи занимали второе место по содержанию урана, а представители иктофауны – консументы второго порядка и терминальное звено данной экологической цепи – третье. Оценка коэффициентов накопления урана показала, что уран из воды способен эффективно накапливаться в биомассе всех исследованных гидробионтов реки. Наиболее высокие КН урана получены для водного мха, где максимальный КН урана достигает 8 270, что многократно превышает максимальные КН для гаммарид (1020) и мышечной ткани рыб

(42–180). Не выявлено статистически значимых отличий в накоплении урана рыбами разного трофического уровня (хариус и щука). Полученные КН урана сопоставимы с опубликованными значениями КН техногенных радионуклидов для водного мха и рыб р. Енисей.

### Литература

1. Болсуновский А.Я., Жижаев А.М., Сапрыкин А.И., Дегерменджи А.Г., Рубайло А.И. Первые данные по содержанию урана в воде бассейна реки Енисей в зоне влияния предприятий Росатома // Доклады Академии наук. 2011. Т. 439, № 3. С. 383–388.
2. Болсуновский А.Я., Дегерменджи А.Г. Сравнение миграционной способности урана и техногенных радионуклидов в донных отложениях реки Енисей // Доклады Академии наук. 2013. Т. 448, № 5. С. 571–575.
3. Болсуновский А.Я., Суковатый А.Г. Радиоактивное загрязнение водных организмов реки Енисей в зоне влияния Горно-химического комбината // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 3. С. 361–366.
4. Bolsunovsky A., Bondareva L. Actinides and other radionuclides in sediments and submerged plants of the Yenisei River // Journal of alloys and compounds. 2007. № 444–445. PP. 495–499.
5. Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Болсуновский А.Я., Анищенко О.В. Эффективность трофического переноса радиоактивных и стабильных изотопов металлов к рыбам-бентофагам р. Енисей // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2013. Т. 6, № 1. С. 96–107.
6. Трофимова Е.А., Зотина Т.А., Дементьев Д.В., Болсуновский А.Я. Накопление техногенных радионуклидов хищными и мирными рыбами реки Енисей // Вопросы радиационной безопасности. 2014. № 4. С. 55–61.
7. Swanson S.M. Food-chain transfer of U-series radionuclides in a northern Saskatchewan aquatic system // Health physics. 1985. Vol. 49, № 5. PP. 747–770.
8. Kraemer L.D., Evans D. Uranium bioaccumulation in freshwater ecosystem: Impact of feeding ecology // Aquatic Toxicology. 2012. № 124–125. PP. 163–170.
9. Вышегородцев А.А., Скопцова Г.Н., Чупров С.М., Зуев И.В. Практикум по ихтиологии: учеб. пособие. Красноярск : КрасГУ, 2002. 127 с.
10. Bolsunovsky A. Artificial radionuclides in aquatic plants of the Yenisei river in the area affected by effluents of a Russian plutonium complex // Aquatic ecology. 2004. № 38. PP. 57–62.
11. Bolsunovsky A. Chemical Fraction of radionuclides and stable elements in aquatic plants of the Yenisei River // Environmental science technology. 2011. № 45. PP. 7143–7150.
12. Pratas J., Favas P.J.C., Paulo C., Rodrigues N., Prasad M.N.V. Uranium accumulation by aquatic plants from uranium-contaminated water in central Portugal // International Journal of phytoremediation. 2012. № 14. PP. 221–234.
13. Favas P.J.C., Pratas J., Varun M., D'Souza R., Paul M.S. Accumulation of uranium by aquatic plants in field conditions: Prospects for phytoremediation // Science of the total environment. 2014. № 470–471. PP. 993–1002.
14. Zhou Q., Zhang J., Fu J., Shi J., Jiang G. Biomonitoring: an appealing tool of assessment of metal pollution in the aquatic ecosystem // Analytica chimica acta. 2008. № 606. PP. 135–150.
15. Szefer P., Szefer K., Falandysz J. Uranium and thorium in muscle tissue of fish taken from the southern Baltic // Helgoländer Meeresunters. 1990. № 44. PP. 31–38.

16. Pantelica A., Ene A., Georgescu I.I. Instrumental neutron activation analysis of some fish species from Danube River in Romania // *Microchemical Journal*. 2012. № 103. PP. 142–147.
17. Skipperud L., Stromman G., Yunusov M., Stegnar P., Uralbekov B., Tillobojev H., Zjazjev G., Heier L.S., Rosseland B.O., Salbu B. Environmental impact assessment of radionuclides and metal contamination at the U sites Taboshar and Digmai, Tajikistan // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2013. № 123. PP. 50–62.
18. Stromman G., Rosseland B.O., Skipperud L., Burkibaev L.M., Uralbekov B., Heier L.S., Salbu B. Uranium activity ratio in water and fish from pit lakes in Kurday, Kazakhstan and Taboshar, Tajikistan // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2013. № 123. PP. 71–78.
19. Swanson S.M. Levels of  $^{226}\text{Ra}$ ,  $^{210}\text{Pb}$  and total U in fish near a Saskatchewan uranium mine and mill // *Health physics*. 1983. Vol. 45, № 1. PP. 67–80.
20. Waite D.T. The effect of uranium mine tailings on radionuclide concentrations in Langley Bay, Saskatchewan, Canada // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 1988. № 17. PP. 373–380.
21. Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Болсуновский А.Я. Радионуклиды в хариусе сибирском на радиационно загрязнённом участке среднего течения р. Енисей // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2012. Т. 52, № 3. С. 305–311.
22. IAEA 1994, Handbook of parameter values for the prediction of radionuclide transfer in temperate environments // IAEA Technical Reports Series No. 364. International Atomic Energy Agency, IAEA, Austria, Vienna.

Поступила в редакцию 16.02.2016 г.; повторно 17.05.2016 г.;  
принята 25.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

#### Сведения об авторах:

**Болсуновский Александр Яковлевич** – д-р биол. наук, зав. лаборатории радиоэкологии Института биофизики СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [radecol@ibp.ru](mailto:radecol@ibp.ru)

**Трофимова Елена Александровна** – м.н.с. лаборатории радиоэкологии Института биофизики СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [e.trofimova11@yandex.ru](mailto:e.trofimova11@yandex.ru)

**Деметьев Дмитрий Владимирович** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории радиоэкологии Института биофизики СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [dementyev@gmail.com](mailto:dementyev@gmail.com)

**Карпов Антон Дмитриевич** – инж. лаборатории радиоэкологии Института биофизики СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [kasta\\_anton@mail.ru](mailto:kasta_anton@mail.ru)

Bolsunovsky AY, Trofimova EA, Dementyev DV, Karpov AD. Accumulation of uranium-238 by representatives of different ecological levels in the Yenisei River ecosystem. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):161-171. doi: 10.17223/19988591/34/11 In Russian, English summary

**Alexander Y. Bolsunovsky, Elena A. Trofimova, Dmitry V. Dementyev, Anton D. Karpov**

*Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation*

### Accumulation of uranium-238 by representatives of different ecological levels in the Yenisei River ecosystem

The aim of the research was a comparative evaluation of the intensity of uranium-238 accumulation in the biomass of aquatic organisms, occupying different trophic levels

in the ecosystem of the Yenisei river. Previously, uranium-238 at concentrations higher than the background ones was detected in water and sediment samples of the Yenisei River collected close to the discharge site of one of the Rosatom facilities (the Mining-and-Chemical Combine). However, radioecological studies of the Yenisei River ecosystem have not focused on uranium isotopes in aquatic organisms so far. The toxic effects of uranium on living organisms are known to be based on its both radioactive and chemical properties.

We conducted a study on accumulation of uranium-238 in aquatic organisms at different trophic levels in the Yenisei River ecosystem between 2010 and 2013. We collected samples of aquatic moss (*Foetinalis antipyretica*), zoobenthos (*Philolimnogammarus viridis* and *Ph. cyaneus*), arctic grayling (*Thymallus arcticus*), and pike (*Esox lucius*) from the Yenisei region at a distance of 85-90 km downstream of Krasnoyarsk (5-10 km downstream of the radioactive discharge of the Mining-and-Chemical Combine). Data on samples are shown in Table 1. We determined uranium concentration in the samples of aquatic organisms by neutron activation analysis, in water - by ICP-MS (Table 2).

The study shows that uranium can be effectively concentrated from water and accumulate in the biomass of all aquatic organisms used in experiments. The highest uranium concentration factors (CFs) were obtained for aquatic moss, and they were several times higher than the uranium CFs for zoobenthos and fish muscles. Based on the uranium concentration from water, all aquatic organisms of the Yenisei River used in this study can be ranked as follows: aquatic moss > gammarids > grayling ≈ pike. No statistically significant difference has been found between uranium accumulation by fish of different trophic levels (Arctic grayling and pike). The uranium CFs obtained in this study is comparable with the literature data on the CFs of artificial radionuclides for aquatic moss and fish of the Yenisei River.

*The article contains 2 Tables, 22 References.*

**Key words:** concentration factor; trophic level; *Foetinalis antipyretica*; *Thymallus arcticus*; *Philolimnogammarus viridis*; *Philolimnogammarus cyaneus*; *Esox lucius*.

## References

1. Bolsunovskii AY, Degermendzhi AG, Zhizhaev AM, Rubailo AI, Saprykin AI. First data on the uranium content in water of the Yenisei River basin in the area affected by the operation of Rosatom plant. *Doklady Earth Sciences*. 2011;439(1):1010-1015. doi: [10.1134/S1028334X11070208](https://doi.org/10.1134/S1028334X11070208)
2. Bolsunovskii AY, Degermendzhi AG. Comparison of mobility of uranium and technogenic radionuclides in bottom sediments of the Yenisei River. *Doklady Earth Sciences*. 2013;448(2):221-224. doi: [10.1134/S1028334X13020116](https://doi.org/10.1134/S1028334X13020116)
3. Bolsunovsky AY, Sukovatyi AG. Radioactive contamination of aquatic organisms of the Yenisei River in the area affected by the activity of the mining-and-chemical combine. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2004;44(3):361-366. In Russian
4. Bolsunovsky A, Bondareva L. Actinides and other radionuclides in sediments and submerged plants of the Yenisei River. *J Alloys and Compounds*. 2007;444-445:495-499.
5. Zotina TA, Trofimova EA, Bolsunovsky AY, Anishenko OV. Efficacy of trophic transfer of radioactive and stable isotopes of metals to zoobenthos-feeding fish of the Yenisei River. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2013;6(1):96-107. In Russian, English Summary
6. Trofimova EA, Zotina TA, Dementyev DV, Bolsunovsky AY. Accumulation of artificial radionuclides by piscivorous and non-predatory fish of the Yenisei River. *Voprosy radiatsionnoy bezopasnosti*. 2014;4:55-61. In Russian

7. Swanson SM. Food-chain transfer of U-series radionuclides in a northern Saskatchewan aquatic system. *Health Phys.* 1985;49(5):747-770. PMID: [4066338](#)
8. Kraemer LD, Evans D. Uranium bioaccumulation in freshwater ecosystem: Impact of feeding ecology. *Aquatic Toxicology.* 2012;124-125:163-170. doi: [10.1016/j.aquatox.2012.08.012](#)
9. Vyshegorodtsev AA, Skoptsova GN, Chuprov SM, Zuev IV. Praktikum po ikhtiologii. Ucheb. Posobie [Workshop on ichthyology. Study guide]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University Publ.; 2002. 127 p. In Russian
10. Bolsunovsky A. Artificial radionuclides in aquatic plants of the Yenisei river in the area affected by effluents of a Russian plutonium complex. *Aquatic Ecology.* 2004;38:57-62. doi: [10.1023/B:AECO.0000020950.43944.ec](#)
11. Bolsunovsky A. Chemical Fraction of radionuclides and stabile elements in aquatic plants of the Yenisei River. *Environmental Science Technology.* 2011;45:7143-7150. doi: [10.1021/es2008853](#)
12. Pratas J, Favas PJC, Paulo C, Rodrigues N, Prasad MNV. Uranium accumulation by aquatic plants from uranium-contaminated water in central Portugal. *Int J Phytoremediation.* 2012;14:221-234. PMID: [22567707](#)
13. Favas PJC, Pratas J, Varun M, D'Souza R, Paul MS. Accumulation of uranium by aquatic plants in field conditions: Prospects for phytoremediation. *Sci Total Environ.* 2014;470-471:993-1002. doi: [10.1016/j.scitotenv.2013.10.067](#)
14. Zhou Q, Zhang J, Fu J, Shi J, Jiang G. Biomonitoring: an appealing tool of assessment of metal pollution in the aquatic ecosystem. *Anal Chim Acta.* 2008;606(2):135-150. PMID: [18082645](#)
15. Szefer P, Szefer K, Falandysz J. Uranium and thorium in muscle tissue of fish taken from the southern Baltic. *Helgoländer Meeresunters.* 1990;44(1):31-38. doi: [10.1007/BF02365429](#)
16. Pantelica A, Ene A, Georgescu II. Instrumental neutron activation analysis of some fish species from Danube River in Romania. *Microchemical Journal.* 2012;103:142-147. doi: [10.1016/j.microc.2012.02.005](#)
17. Skipperud L, Stromman G, Yunusov M, Stegnar P, Uralbekov B, Tilloboev H, Zjazjev G, Heier LS, Rosseland BO, Salbu B. Environmental impact assessment of radionuclides and metal contamination at the U sites Taboshar and Digmai, Tajikistan. *J Environ Radioact.* 2013;123:50-62. doi: [10.1016/j.jenvrad.2012.05.007](#)
18. Stromman G, Rosseland BO, Skipperud L, Burkibaev LM, Uralbekov B, Heier LS, Salbu B. Uranium activity ratio in water and fish from pit lakes in Kurday, Kazakhstan and Taboshar, Tajikistan. *J Environ Radioact.* 2013;123:71-78. doi: [10.1016/j.jenvrad.2012.05.014](#)
19. Swanson SM. Levels of <sup>226</sup>Ra, <sup>210</sup>Pb and total U in fish near a Saskatchewan uranium mine and mill. *Health Physics.* 1983;45(1):67-80. PMID: [6688247](#)
20. Waite DT, Joshi SR, Sommerstad H. The effect of uranium mine tailings on radionuclide concentrations in Langley Bay, Saskatchewan, Canada. *Arch Environ Contam Toxicol.* 1988;17(3):373-380. PMID: [3377540](#)
21. Zotina TA, Trofimova EA, Bolsunovsky AY. Radionuclides in Arctic Grayling from Radioactively Contaminated Stretch in the Middle Reach of the Yenisei River. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya.* 2012;52(3):305-311. In Russian, English Summary
22. IAEA 1994, Handbook of parameter values for the prediction of radionuclide transfer in temperate environments. IAEA Technical Reports Series No. 364. International Atomic Energy Agency, IAEA, Austria, Vienna.

Received 16 February 2016; Revised 17 May 2016;

Accepted 25 May 2016; Published 23 June 2016.

---

**Bolsunovsky Alexander Y**, Dr. Sci. (Biol.), Head of Radioecology Laboratory, Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: [radecol@ibp.ru](mailto:radecol@ibp.ru)

**Trofimova Elena A**, Junior Researcher, Radioecology Laboratory, Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: [e.trofimova11@yandex.ru](mailto:e.trofimova11@yandex.ru)

**Dementyev Dmitry V**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Radioecology Laboratory, Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: [dementyev@gmail.com](mailto:dementyev@gmail.com)

**Karpov Anton D**, Technician, Radioecology Laboratory, Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: [kasta\\_anton@mail.ru](mailto:kasta_anton@mail.ru)