МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2017 № 39

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

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

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

ISSN online 2311-2077
ISSN print 1998-8591

Учредитель – Томский государственный университет

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

Внесен в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Web of Science).

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

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

Подписано в печать 22.09.2017 г. Формат 70x108 1/16. Усл. печ. л. 16,1. Тираж 250 экз. Заказ № 2752. Цена свободная.

Дата выхода в свет 04.10.2017 г.

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

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

Founder – Tomsk State University

The scientific journal "*Tomsk State University Journal of Biology*" publishes the results of the completed original research papers (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)

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) kylizhskiy@yandex.ru

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 22.09.2017. Format 70x108 1/16. Conventional printed sheets 16,1. Circulation - 250 copies. Orders N 2752. Free price. Date of publication 04.10.2017.

36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология
2017 № 39

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

БОТАНИКА

ЗООЛОГИЯ

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

ЭКОЛОГИЯ

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

BOTANY

ZOOLOGY

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

ECOLOGY

BRIEF REPORTS

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 6–28

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.48 (571.5)
doi: 10.17223/19988591/39/1

В.А. Голубцов

Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, г. Иркутск, Россия

Карбонатные новообразования в почвах Байкальского региона: процессы формирования и значение для палеопочвенных исследований

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00092).

На данный момент вопросы, касающиеся строения, хронологии и специфики формирования педогенных карбонатов в резкоконтинентальных областях юга Восточной Сибири, остаются практически незатронутыми. Выполнено обобщение сформировавшихся за последние годы представлений о механизмах формирования карбонатных новообразований почв, а также их связи с условиями среды и процессами почвообразования. Оценены пути поступления карбонатов и основные факторы их аккумуляции в профиле почв. Описаны особенности вещественного и изотопного состава карбонатных новообразований в почвах, формирующихся в различных климатических условиях. На основании собственных исследований приводятся данные о разнообразии карбонатных аккумуляций в почвах Байкальского региона, их вещественном составе и роли в качестве палеогеографических индикаторов. Детально рассмотрены следующие формы карбонатных новообразований: ризолиты, игольчатый кальцит, гипокутаны, белоглазка, нодули, кутаны, лессовые куколки.

Ключевые слова: *карбонаты; педогенные карбонатные новообразования; стабильные изотопы; почвы; палеореконструкции.*

Введение

Первостепенное значение при изучении эволюции почв имеет выделение устойчивых эволюционно-генетических признаков, маркирующих отдельные этапы педогенеза, особенно тех, что поддаются датированию методами абсолютной геохронологии. К таким признакам относятся новообразования карбонатов. Процессы их формирования тесно связаны с генезисом почв и их эволюцией. Особенности распределения и морфологии педогенных карбонатов в профиле почв отражают направленность и интенсивность педогенеза [1, 2]. Их изотопный состав несет информацию о палеоклиматических условиях, составе древней растительности [3–5] и динамике процессов ре-

льефообразования [6]. Применение различных методов датирования педогенных карбонатов позволяет решать вопросы геохронологии [7–10].

Подобные сведения представляют значительную ценность для познания закономерностей эволюции почв и ландшафтов, что обусловило большой интерес исследователей к педогенным карбонатам. За счет этого в течение последних лет произошло стремительное накопление фактических данных, сочетавшееся с глубоким совершенствованием методик исследований [11–13]. Появилась необходимость создания новых обобщающих работ.

В настоящее время в Байкальском регионе большинство палеоэкологических исследований сосредоточено на отложениях озера Байкал и прилегающих к нему небольших озер и торфяников. Получен значительный объем данных, характеризующих региональные особенности развития ландшафтов. Гораздо меньше внимания уделяется палеопочвенным исследованиям, которые позволяют получать информацию с большим пространственным разрешением за счет формирования почв *in situ*. Поэтому педогенные карбонаты являются новым многообещающим инструментом для исследования палеоэкологических изменений в регионе. Тем не менее на данный момент вопросы, касающиеся строения, хронологии и специфики их формирования в почвах Байкальского региона, остаются практически незатронутыми.

В данной работе мы обобщаем сформировавшиеся за последние годы представления о разнообразии, вещественном составе, факторах и механизмах формирования карбонатных новообразований почв и дополняем их материалами собственных исследований на территории Байкальского региона.

Пути поступления карбонатов в почвы и основные факторы их аккумуляции

Выделяются следующие источники и механизмы поступления карбонатов в почвы: 1) унаследованность от материнской породы; 2) осаждение из растворов, образованных в результате выветривания содержащих кальций минералов; 3) осаждение карбонатов, вызванное увеличением концентрации Ca^{2+} при дегазации за счет эмиссии CO_2; 4) отложение карбонатной пыли на поверхность почвы с последующим перемещением карбонатов вглубь профиля в составе растворов; 5) осаждение в результате объединения Ca^{2+}, поступающего с атмосферными осадками, с HCO_3^-, находящимся в составе почвенных растворов; 6) привнос с грунтовыми водами [14].

Таким образом, пути поступления карбонатов в почвы могут быть условно разделены на две группы: 1) формирование карбонатов непосредственно в почве и 2) поступление их извне. В первом случае синтез карбонатов происходит в результате процесса карбонатизации при выветривании содержащих кальций минералов. Следствием этого процесса является появление растворов щелочей и щелочных земель слабых концентраций, которое в присутствии угольной кислоты сопровождается образованием карбонатов

и бикарбонатов [15]. Такой процесс может протекать практически в любых климатических условиях. Однако в гумидных областях результат процесса может быть диагностирован только в почвенном растворе. Твердофазный эффект карбонатизации (карбонатные новообразования) будет наблюдаться лишь в аридных условиях, где синтез сопряжен с аккумуляцией карбонатов [16].

Второй путь поступления карбонатов в почвы – перемещение продуктов выветривания карбонатных пород любыми геологическими агентами. В зависимости от способа переноса и климатических условий источниками карбонатов могут быть атмосферные осадки, пыль, грунтовые и поверхностные воды. В большинстве семиаридных и аридных областей основным источником кальция являются пыль и атмосферные осадки [17]. Особая роль в регулировании поступления карбонатов в почвы и их дальнейшей динамике принадлежит растениям [18].

Обобщенная схема источников и механизмов поступления карбонатов в почвы представлена на рис. 1.

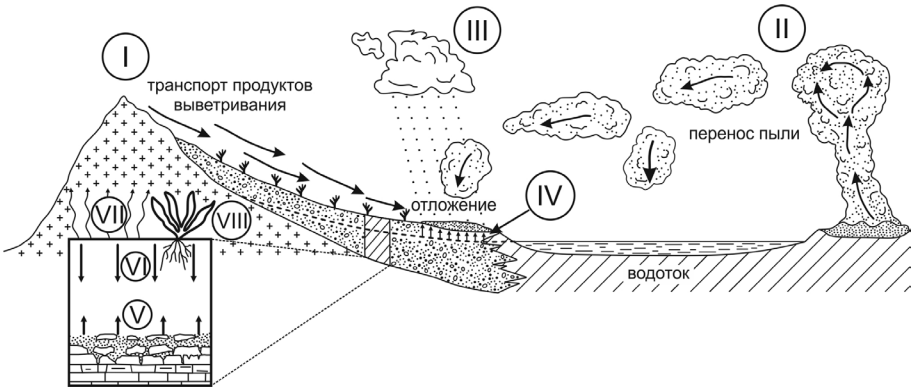


Рис. 1. Основные источники и механизмы поступления карбонатов в почвы (по [13, 14, 17] с дополнениями): I – выветривание горных пород; II – развевание пыли; III – атмосферные осадки; IV – грунтовые воды; V – выветривание карбонатсодержащих пород и минералов; VI – нисходящее перемещение карбонатов, поступивших в составе наносов; VII – эмиссия CO_2, испарение, эвапотранспирация, микробная деятельность; VIII – разложение органических остатков [**Fig. 1.** The main sources and mechanisms of carbonate input into soils (according to [13, 14, 17] with additions). I - Weathering of rocks; II - Dust transfer; III - Precipitations; IV - Groundwater; V - Weathering of carbonate-bearing rocks and minerals; VI - Downward migration of carbonates received with sediments; VII - CO_2 emission, evapotranspiration, microbe activity; VIII - Decomposition of organic residues]

Многообразие путей поступления карбонатов в почвы диктует необходимость четкого разграничения собственно педогенных (вторичных) карбонатов и других их форм. В почвах могут быть встречены генетически принципиально различные формы карбонатов, из которых основные:

– *литогенные карбонаты,* унаследованные от почвообразующих пород. Часто характеризуются магниевым составом, более крупными размерами

минеральных зерен, тяжелым изотопным составом углерода [19]. В почвах они могут встречаться в виде обломочных включений, конкреций, раковин моллюсков, но чаще находятся в дисперсном состоянии [20]. Иногда литогенные карбонаты обнаруживаются в составе педогенных новообразований [21];

– *гидрогенные карбонаты* формируются за счет привноса боковым или восходящим током капиллярных растворов от грунтовых вод. Отличия гидрогенных и педогенных карбонатов следующие: 1) прослои гидрогенных карбонатов имеют резкие границы с вмещающей массой как в нижней, так и в верхней частях; 2) толща гидрогенных карбонатов массивна (в ней отсутствуют горизонты либо они выражены слабо); 3) не содержат вертикальных следов корневых каналов и структурных отдельностей; 4) гидрогенные карбонаты не могут залегать над горизонтом иллювиирования ила [22];

– к *педогенным карбонатам* относятся аутигенные карбонатные минералы, формирующиеся в почвах [13]. Это карбонаты кальция, магния, натрия и другие, новообразованные или преобразованные в почвах при участии угольной кислоты, продуцируемой при разложении органических остатков и дыхании корней [18].

Формирование собственно педогенных карбонатов происходит под влиянием следующих факторов. В зависимости от гидротермических условий поступившие в почву карбонаты или полностью вымываются из почвенного профиля, или подвергаются локальному перемещению [18], которое имеет элювиально-иллювиальный характер [15, 17, 23]. Основными физико-химическими факторами, влияющими на динамику карбонатов в почвах, являются концентрация почвенных растворов, температура, парциальное давление CO_2. Эти факторы определяются особенностями гидротермического и газового режимов почв, а также активностью биоты [23–25]. Благодаря деятельности живых организмов формируется большое разнообразие биогенных почвенных карбонатов [26]. К ним относят игольчатый кальцит, трубки и чехлики, ризокреции и ризолиты, окарбоначенные экскременты и клетки растений, образующиеся путем заполнения клеточных ячеек кальцитом [26, 27], а также кристаллы щавелевокислого кальция – вевеллита, формирующегося в растительных клетках [11, 18].

Вещественный и изотопный состав педогенных карбонатных новообразований

Минеральная фаза аккумуляций вторичных карбонатов представлена, главным образом, кальцитом ($CaCO_3$) [11, 20, 24], магнезиальным кальцитом ($Ca_xMg_{1-x}(CO_3)$) и доломитом ($CaMg(CO_3)_2$) [14]. Присутствие педогенного кальцита характерно для хорошо дренируемых почв, формирующихся в семигумидных, семиаридных и аридных климатах [28, 29] с относительно низкими суммами атмосферных осадков (< 800 мм/год) [28]. Арагонит ($CaCO_3$) обнаруживается в почвах достаточно редко в силу своей неустой-

чивости [11, 14]. В почвенной среде он постепенно перекристаллизовывается в кальцит [11]. Тем не менее известны случаи его нахождения в составе некоторых почвенных новообразований [8, 21, 24]. Сидерит ($FeCO_3$) обнаруживается в почвах в форме кутан на стенках пор и мелких инфиллингов [11]. Его формирование характерно для плохо дренируемых почв с восстановительным режимом [30]. Хотя все минералы группы карбонатов, встречающиеся в почвах, могут быть унаследованы от почвообразующих пород, доломит и арагонит относятся к литогенным практически всегда. Случаи формирования доломита в почвах очень редки [31, 32].

Основным компонентом химического состава новообразований является карбонат кальция, который обычно слагает более 80% их массы [33, 34]. На 98% из кальцита состояли аккреционные белоглазки, обнаруженные нами в черноземах Селенгинского среднегорья. Исследования карбонатных кутан в черноземах Южного Прибайкалья показали, что содержание карбоната кальция в пределах различных слоев одного новообразования может варьировать от 77 до 96% [35]. Минимальные значения данного компонента (34%) зафиксированы К.Е. Пустовойтовым в кутанах криоаридных почв Северо-Востока Сибири [34]. Подобные вариации обусловлены различными примесями в составе новообразований. Это могут быть включения кварца, силикатного глинистого материала, внедренного из вмещающей почвенной массы, пленки полуторных оксидов Fe и Al на поверхности кристаллических индивидов минералов, аморфных и слабоокристаллизованных форм кремнезема, гумуса. Все эти примеси отмечены в карбонатных кутанах криоаридных почв Тувы [36], Северо-Востока Сибири [34] и в черноземах Байкальского региона [35]. Их интерпретация использована в указанных работах для диагностики процессов иллювиирования и отклика почв на климатические изменения голоцена.

Углерод попадает в состав педогенных карбонатов из растворенного CO_2 в почвенном растворе. Дыхание корней и микроорганизмов, разложение растительного опада и органического вещества почв являются основными источниками CO_2 в почвенном воздухе во время вегетационного периода [37]. Однако в промерзающих почвах или почвах с очень низкими скоростями дыхания (например, в пустынях) концентрация CO_2 частично контролируется диффузией атмосферного диоксида углерода в почву [3]. Источником кислорода в педогенных карбонатах является кислород почвенной воды [3, 38].

Изотопный состав углерода педогенных карбонатов контролируется значением $\delta^{13}C$ почвенного CO_2, которое, в свою очередь, является производной от смешения двух изотопно различных источников: атмосферного и биологически выделенного (почвенного) CO_2 [3, 38, 39]. Значение $\delta^{13}C$ атмосферного CO_2 обычно находится в пределах от –6 до –7‰. Значения $\delta^{13}C$ CO_2, выделяемого растениями, фотосинтез которых идет по циклу Кальвина (C_3) или Хэтча–Слэка (C_4), существенно различаются и в среднем составляют –26 и –12‰ соответственно [38]. Характер профильного распределения

значений $\delta^{13}C$ педогенных карбонатов обусловлен диффузионным смешиванием изотопно более тяжелого углерода атмосферного CO_2 с более легким, происходящим из дыхания корней растений и минерализации органического вещества. На небольших глубинах в почве влияние атмосферного CO_2 более велико, по мере увеличения глубины данное влияние падает, и на больших глубинах значения $\delta^{13}C$ педогенных карбонатов уже являются функцией скорости почвенного дыхания и количественного соотношения C_3 и C_4 растений в экосистемах. В регионах с холодными климатическими условиями формирование изотопного состава педогенных карбонатов может идти в условиях подавленной активности почвенной биоты, что приводит к повышению концентрации атмосферного CO_2 в почвенном воздухе и утяжелению изотопного состава углерода новообразований. Это явление отмечено нами в новообразованиях черноземов Южного Прибайкалья. Оно проявилось в несоответствии изотопного состава углерода педогенных карбонатных натеков и органического вещества почв [40]. Вымораживание почвенных растворов ведет к облегчению изотопного состава кислорода относительно атмосферных осадков [3, 38], что также отмечалось и для кутан в Южном Прибайкалье [40].

При сравнении изотопного состава углерода и кислорода карбонатов в резко континентальных областях Сибири обнаруживаются довольно близкие значения. Так, в черноземах Южного Прибайкалья значения $\delta^{13}C$ варьируют от –5,41 до –2,05‰ [40]. В криоаридных почвах Тувы они колеблются от –5,2 до –2,7‰ [36], а в кутанах криоаридных почв Северо-Востока Сибири составляют в среднем –2,3‰ [34]. И хотя часто такие высокие значения интерпретируются как влияние литогенных карбонатов, схожесть значений в столь отдаленных регионах скорее наводит на мысль о доминирующем влиянии климата в формировании изотопного состава углерода педогенных карбонатов Сибири. Его влияние проявляется в коротком периоде биологической активности почв и, как следствие, большом влиянии атмосферного CO_2 на изотопный состав карбонатов, откуда и происходят высокие значения $\delta^{13}C$. Подобное явление наблюдалось и в других холодных областях [3, 8]. В то же время в условиях Средиземноморья значения $\delta^{13}C$ в карбонатах облегчаются до –10‰ [5].

Изотопный состав кислорода карбонатных новообразований варьирует в широких пределах от –7,8‰ в почвах Тувы [36] до –17,4‰ в почвах Северо-Востока Сибири [34]. В черноземах Южного Прибайкалья они находятся в пределах от –10,15 до –16,33‰ [40].

Основные формы педогенных карбонатных новообразований в почвах Байкальского региона и их значение для палеореконструкций

Ризолиты (рис. 2) формируются из растворов, насыщенных Ca^{2+}, перемещающихся по направлению к корням, и последующего осаждения кальцита

вдоль корня. Поскольку корни растений поглощают Ca^{2+} значительно хуже, чем воду, ионы Ca^{2+} соединяются с CO_2, выделяемым корнями в ходе дыхания, и осаждаются в виде $CaCO_3$, формируя таким образом ризолиты [41].

Рис. 2. Ризолиты в дюнных песках долины р. Белой (разрез Холмушино (52°51' с.ш., 103°20' в.д., абс. выс. 428 м)). Фото В.А. Голубцова
[**Fig. 2.** Rhizoliths formed in dune sands in the Belaya river valley (Kholmushino section, 52°51' N, 103°20' E, absolute height 428 m). Photo by VA Golubtsov]

Формирование ризолитов – довольно распространенное явление для корней кустарников и деревьев, но не характерное для трав из-за их короткого жизненного цикла. По данным [42], углерод карбонатов из вмещающих отложений полностью замещается углеродом CO_2, выделяемым корнями во время формирования ризолитов. Эти новообразования формируются относительно быстро (месяцы–годы) и, как правило, не перекристаллизовываются после окончания формирования. Перечисленные факторы обусловливают их высокий потенциал при палеореконструкциях, на что также указано и в [43]. На территории Южного Прибайкалья наиболее выраженные формы таких новообразований обнаружены нами в псаммоземах гумусовых, формирующихся на дюнных песках раннеголоценового возраста в долине р. Белой (см. рис. 2).

Игольчатый кальцит (рис. 3) обнаруживается в межагрегатных порах, трещинах усыхания и других пустотах в почвенной массе. Однако он редко полностью заполняет эти пространства [12]. Он может присутствовать и в составе других карбонатных новообразований, что было обнаружено нами в кутанах Южного Прибайкалья (см. рис. 3). Данная форма карбонатных новообразований чаще всего приурочена к переходной по гумусу части по-

чвенного профиля. Здесь он формируется благодаря относительно влажным условиям накопления органического вещества, когда иссушение профиля компенсируется капиллярным подъемом влаги [27].

Происхождение игольчатого кальцита может быть связано с биологическими процессами. Один из них – грибная биоминерализация внутри пучков мицелия. Освобожденные после разложения органического вещества грибных стенок пучки мицелия могут быть заполнены кальцитом с формированием зубчатых пластинок. Второй путь – сапрофитная биоминерализация [1, 27].

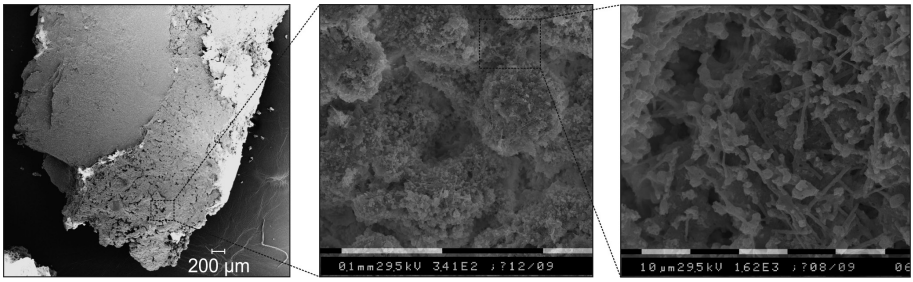


Рис. 3. Строение игольчатого кальцита в карбонатных кутанах черноземов Южного Прибайкалья. Фото В.А. Голубцова
[**Fig. 3.** Structure of needle-fiber calcite in carbonate coatings of chernozems in the Southern Cisbaikalia. Photo by VA Golubtsov]

Биологическое происхождение приписывается монокристаллическим формам. Поликристаллические образуются при быстром испарении растворов [12]. С точки зрения реконструкций условий среды игольчатый кальцит является индикатором достаточного почвенного увлажнения [27].

Гипокутаны (рис. 4) формируются из растворов, просачивающихся через почвенную массу, в результате быстрого осаждения $CaCO_3$ вокруг больших и средних пор. Быстрое осаждение происходит из-за значительно большего снижения парциального давления CO_2 в крупных порах по сравнению с микропорами. Из-за быстрого осаждения эти формы карбонатных новообразований имеют малый возраст и формируются в течение недель – месяцев [27]. Гипокутаны могут также формироваться из-за колебаний уровня грунтовых вод в почвенном профиле [11]. Еще одна гипотеза объясняет их формирование деятельностью корневой системы растений – быстрое поглощение влаги корнями обусловливает интенсивную кристаллизацию карбонатов из растворов [12]. Эта гипотеза объясняет форму данных аккумуляций, которые часто образуют как бы чехол вокруг отмерших корней. В отличие от ризолитов, гипокутаны более характерны для корневых систем травянистых растений. Гипокутаны – это скопления карбонатных минералов вокруг корней, в то время как ризолиты рассматриваются и как внутрикорневые структуры цементации [12].

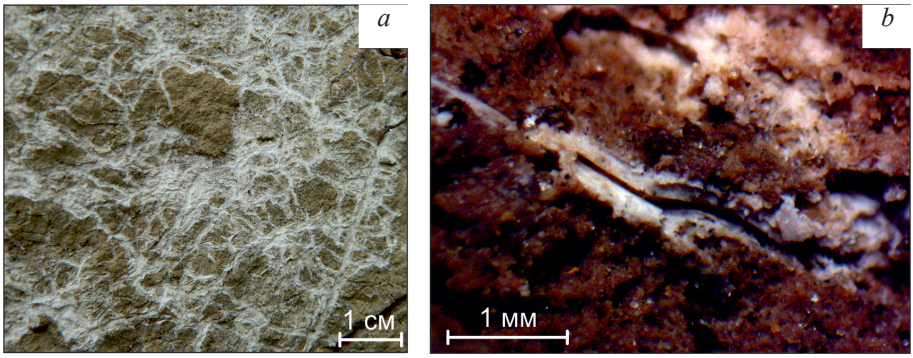


Рис. 4. Морфология гипокутан в лессовидных почвообразующих породах Байкальского региона: *a* – распределение новообразований во вмещающих отложениях; *b* – мезоморфология гипокутан (в центре). Фото В.А. Голубцова
[**Fig. 4.** Morphology of hypocoatings in loess-like parent material of the Baikal region: *a* - Distribution of accumulations in sediments; *b* - Mesomorphology of hypocoatings. Photo by VA Golubtsov]

С.В. Овечкин [25] выделяет несколько разновидностей гипокутан: 1) слабосцементированные, состоящие из мелкозернистого кальцита, который формируется при медленной кристаллизации из растворов невысокой концентрации, полностью заполняющих крупные поры; 2) инкрустации по стенкам пор плотной однородной массой преимущественно микрозернистого кальцита. Образуются при полном заполнении пор растворами высокой концентрации, при более высокой скорости кристаллизации; 3) столбики – плотные сплошные заполнения микрозернистым кальцитом пор и корневых каналов, образующиеся при интенсивном испарении пленочной влаги.

Гипокутаны широко распространены в лессовидных отложениях Прибайкалья и Забайкалья. Они обнаруживались нами в профилях разновозрастных (позднеплейстоценовых, голоценовых) почв, сформированных на таких отложениях (см. рис. 4). По мнению многих исследователей, они диагностируют сухие условия среды и сопоставимы по возрасту с вмещающими их отложениями [12, 27].

Белоглазка (рис. 5) – объемные мучнистые скопления карбонатов округлой, неправильной, слегка вытянутой или угловатой формы. Может резко отграничиваться от вмещающей почвенной массы или постепенно переходить в нее через пропитку.

В работе [24] описаны формы белоглазки с мелкими округлыми плотными ядрами (1–3 мм), а также с одиночным относительно крупным ядром (3–5 мм диаметром), находящимся среди мучнистой карбонатной массы. Образование таких разновидностей связывалось авторами с чередованием автоморфно-гидроморфных циклов почвообразования. Подобные разновидности белоглазки считаются переходной формой к журавчикам. Согласно исследованиям [24] белоглазка может образовываться несколькими путями:

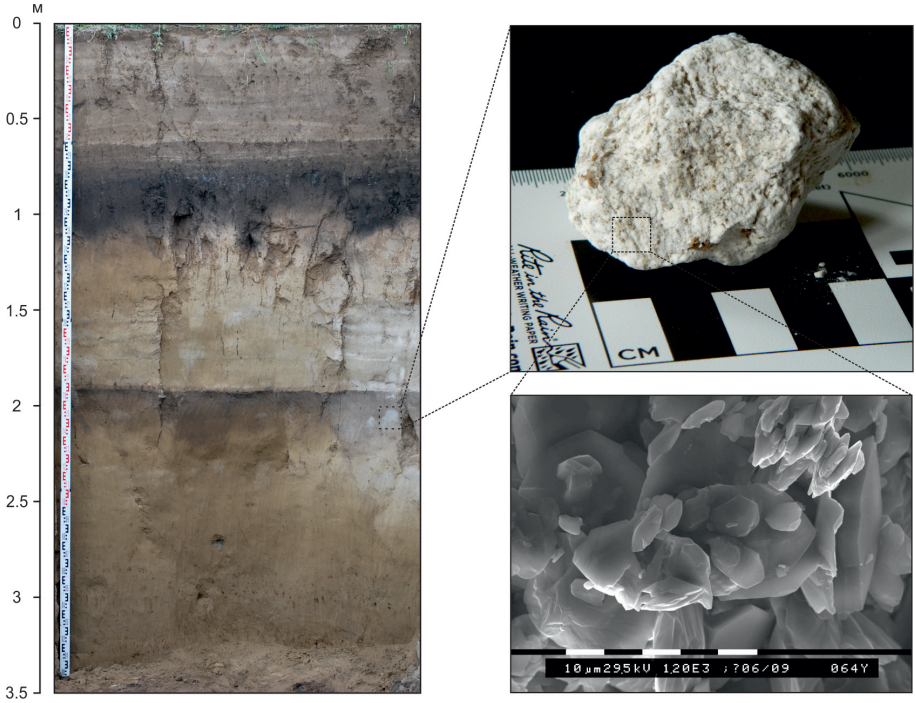


Рис. 5. Строение белоглазки, сформированной в профиле чернозема (разрез Большой Куналей (51°25' с.ш., 107°34' в.д., абс. выс. 735 м). Фото В.А. Голубцова) [**Fig. 5.** Structure of “white-eye” formed in chernozem (Bol'shoy Kunaley section, 51°25'N, 107°34'E, absolute height 735 m). Photo by VA Golubtsov]

1) инкреционным (постепенная концентрация в почвенной массе микрозернистого кальцита вокруг пор и пустот в результате испарения в них почвенных растворов). Микрозоны повышенной концентрации криптомикрозернистого кальцита среди минеральной массы (пропитки) являются зародышами белоглазки [20]. Таким путем формируется палево-желтая белоглазка с нечеткими границами и низким содержанием $CaCO_3$ (25–35%), что обусловлено значительной примесью кластического и глинистого материала;

2) аккреционным (испарение пленочной влаги из пор, а также в пустотах на стыках структурных отдельностей); так формируется белоглазка, четко отграниченная от вмещающей породы, содержащая минимальное количество кластических зерен и, как следствие, наибольшую (выше 60%) долю $CaCO_3$. Как правило, такая разновидность новообразования имеет чисто белую окраску.

В отложениях легкого механического состава белоглазка не обнаруживается. В то же время она является довольно типичным представителем карбонатного профиля черноземов, развивающихся в Байкальском регионе

на лессовидных отложениях (см. рис. 5). Так, в разрезе Большой Куналей (Селенгинское среднегорье) белоглазки имеют довольно крупные размеры (8–10 см), четкие границы с вмещающей почвенной массой. Субмикроскопические исследования показали, что аккумуляции сложены преимущественно микроспаритовыми (4–50 мкм) таблитчатыми кристаллами кальцита с ровными поверхностями и хорошо выраженными гранями (см. рис. 5). Подобные размеры и форма кристаллов могут указывать на их быструю кристаллизацию из насыщенных растворов. Такой характер кристаллизации свойствен для относительно сухого климата [2], что согласуется с выводами об условиях формирования почв [44].

Нодули (рис. 6) представляют собой твердые стяжения округлой или вытянутой формы, легко отделяющиеся от вмещающей почвенной массы. Нодули различны по форме и размерам. Их облик варьирует от мелких округлых (кальцитовые ооиды) до широких плоских образований [45]. В основном они гомогенны и мономинеральны, но иногда могут встречаться полиминеральные образования, демонстрирующие концентрическую зональность. Такие образования относятся к конкрециям. Как правило, они имеют округлую или эллиптическую форму [45]. В отличие от гипокутан, ризолитов и других педогенных карбонатных новообразований формирование нодулей не привязано к естественным поверхностям и пустотам почвенной матрицы, а происходит в результате постепенной цементации кальцитом вмещающих отложений. Рост нодулей начинается на каком-либо ядре (минеральные частицы, органические остатки и пр.), служащем в качестве затравки [11, 12]. Механизмы формирования нодулей остаются до конца невыясненными и во многом дискуссионными. Указывается на роль процессов метасоматоза в формировании этих новообразований [20].

Высказаны гипотезы о происхождении нодулей из коллоидных растворов, что аргументируется большим количеством элементов-примесей, трещин усыхания, скрытокристаллической структурой [46]. Карбонатные нодули в почвенном профиле часто рассматриваются как аллохтонный материал, на что указывают их резкие границы и отличное от вмещающей почвенной матрицы внутреннее строение и состав [2]. В целом нодули формируются в ходе перераспределения карбонатов *in situ*, без их существенной миграции по профилю [13], однако некоторые авторы рассматривают их формирование как результат процессов выщелачивания [12]. С этой точки зрения нодули могут служить индикатором интенсивности и направленности процессов выщелачивания. Но расшифровка этой информации затруднительна, так как нодули формируются в течение длительного времени (десятки–сотни лет) [13] и всегда отражают многофазную историю развития карбонатного профиля почв [1], а их морфология зачастую не позволяет выделить стадии развития.

В Южном Прибайкалье такие новообразования обнаруживались нами в нижних горизонтах черноземов, формирующихся на лессовидных отложениях террас левых притоков р. Ангара, а также в бассейне р. Куда (см. рис. 6).

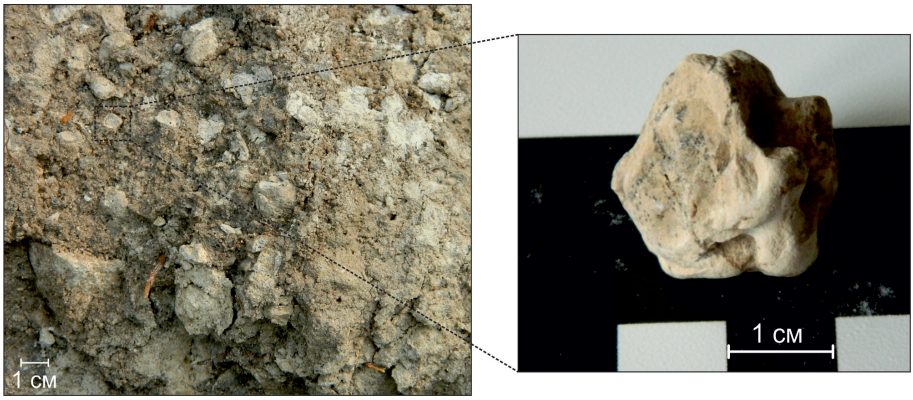


Рис. 6. Строение нодулей. Слева – положение новообразований в нижних горизонтах чернозема в долине р. Куда (Южное Прибайкалье), справа – общий вид новообразования. Фото В.А. Голубцов
[**Fig. 6.** Structure of nodules. Left - Nodules at lower depth of chernozems in the Kuda river valley (Southern Cisbaikalia), right - Morphology of nodule. Photo by VA Golubtsov]

Кутаны (рис. 7), как правило, представляют собой слоистые отложения карбонатного материала на поверхности различных включений в почвенном профиле [8, 40, 47]. Карбонатные кутаны широко распространены в почвах аридных и семиаридных областей. В почвах, развивающихся на известняках и других карбонатных породах, они могут формироваться и в условиях гумидного климата [47]. Присутствие карбонатных кутан в почвах и отложениях зафиксировано в различных частях земного шара, включающих высокие широты Арктики [8], умеренные области Атлантики [48], Средиземноморье [5], различные климатические зоны США [33], а также холодные резко континентальные области Сибири [34, 36, 40].

Кутаны состоят из последовательно расположенных слоев карбонатного материала, которые, в свою очередь, могут быть стратифицированы на микрослои [8, 47], различимые на мезо- и микроморфологическом уровнях [36] (см. рис. 7). Подобное строение кутан обусловлено характером аккумуляции материала этих новообразований – они формируются в результате последовательной кристаллизации карбонатов из тонких пленок влаги, остающихся на нижних поверхностях грубообломочных и гравийно-галечниковых включений [8, 11]. Однако в отношении их генезиса не все столь однозначно. Так, в работе [48] изучен генезис карбонатных кутан, формирующихся в семиаридных и умеренных климатических условиях. Показано, что генезис натеков определяется характером перехода кристаллов кальцита, слагающего кутаны, из одной формы кристаллизации в другую в процессе роста. Первая представлена беспорядочно ориентированным монокристаллическим кальцитом игольчатой формы. Следующая кристаллическая форма – гетерогенные поликристаллические иглы большего размера (50 μм). Заключительная фаза кристаллизации представлена ромбоэдрическим спаритом. Описанный

последовательный переход сопровождается изменениями химического состава, в частности, содержания Mg [48].

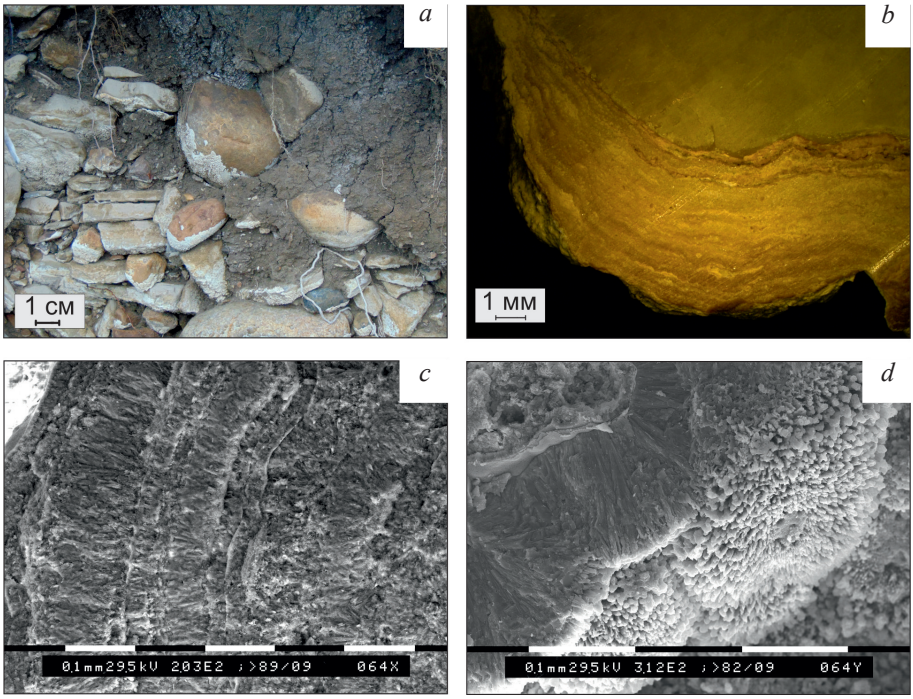


Рис. 7. Строение карбонатных кутан в почвах Южного Прибайкалья: *a* – положение новообразований в профиле, *b* – мезоморфология кутан, *c* – микрослои кутан, по резким контактам сменяющие друг друга, *d* – радиально-ориентированные шестоватые кристаллы кальцита, слагающие один из микрослоев. Фото В.А. Голубцова [**Fig. 7.** Structure of carbonate coatings in soils of the Southern Cisbaikalia: *a* - Position of carbonate accumulations in soil profile, *b* - Mesomorphology of coatings, *c* - Microlaminae of coatings, replacing each other by sharp boundaries, *d* - Radial-oriented bladed calcite crystals composing one of microlamina. Photo by VA Golubtsov]

Как правило, внутренний слой кутан – наиболее древний, а внешний слой – молодой. Тем не менее даже в этом случае возможны исключения – пустоты, иногда имеющие место на контакте включения и натека, могут служить местом для кристаллизации нового карбонатного материала и формирования здесь наиболее молодого слоя [49].

Важным фактором, обусловливающим слоистое строение кутан, считаются вариации размеров и морфологии кристаллов, слагающих различные слои [33, 35]. Наличие микрослоев коричневых, серых и других оттенков связывают с присутствием в карбонатном материале кутан примесей органического вещества и железа [36, 47]. Новообразования имеют конусообразную или округлую форму и формируются на нижней стороне включений [11].

Однако в некоторых случаях они покрывают и его верхнюю часть, что может быть связано со спецификой климатических условий [47].

Карбонатные кутаны наиболее репрезентативны для палеопочвенных исследований. На данный момент перспективным подходом для реконструкции палеоэкологических условий является измерение соотношений стабильных изотопов углерода и кислорода в слоях натеков [5, 40]. Морфология и вещественный состав педогенных карбонатных кутан неоднократно использовались для реконструкции климатических и почвообразовательных условий [8, 33–36, 40]. Отмечено большое влияние иссушения на скорость роста кристаллов кальцита, слагающих кутаны [33]. На основании изучения натеков, находившихся в различных гидротермических условиях, авторы [33] предположили, что формирование кристаллов кальцита, слагающих новообразования, может быть обусловлено климатическими факторами. Изометричные и параллельно-ориентированные призматические кристаллы слагали кутаны, формировавшиеся в сухих условиях. В то же время в относительно влажных условиях наблюдались беспорядочно ориентированные волокнистые и острореберные кристаллы. Специфическая морфология кристаллов кальцита наблюдалась в кутанах криогенного происхождения. Формирование в таких новообразованиях игольчатого кальцита иногда объясняют псевдоморфозами по кристаллам льда [50]. Некоторые слои кутан, изученных нами в Южном Прибайкалье, сложены радиально-волокнистыми сферолитами, что в сочетании с изотопными данными позволило нам сделать вывод об активном участии процессов промерзания почвенной толщи в формировании новообразований [40]. В целом предполагается, что светлые микрослои, сложенные чистыми, хорошо сформированными и параллельно-ориентированными кристаллами кальцита, отражают более сухие климатические условия, которые были менее благоприятны для биологической активности. Высокое содержание примесей, хуже сформированные и произвольно ориентированные кристаллы кальцита указывают на более влажные периоды [47].

Датирование слоев педогенных карбонатных кутан успешно проводилось различными методами, среди которых ^{230}Th/U [10] и радиоуглеродный [5, 7, 36], а также термолюминесцентный [9]. Однако на данный момент наиболее представительные результаты получены именно с помощью радиоуглеродного метода. Радиоуглеродный возраст наиболее древних слоев карбонатных кутан, как правило, демонстрирует хорошую корреляцию с возрастом культурных слоев, почв и отложений, в которых они формируются. Отмечается, что радиоуглеродный возраст наиболее древних слоев карбонатных кутан может указывать на минимальный возраст почв и отложений, в которых сформированы новообразования [5].

Формирование большинства карбонатных кутан происходило в голоцене, и лишь в некоторых случаях получены даты, соответствующие концу позднего плейстоцена. Как правило, радиоуглеродный возраст педогенных

карбонатных кутан возрастает с увеличением глубины их залегания [5]. Измерение возраста слоев кутан позволило оценить скорости их аккумуляции [5], которые зависят от многих факторов внешней среды и, таким образом, могут служить дополнительным инструментом для реконструкции динамики локальных экологических условий. Продолжительность образования карбонатных кутан толщиной 0,5–4 мм составила от 500 до 10 000 лет, а рассчитанная скорость роста изменялась в диапазоне от 0,17 до 10 мм за 1 000 лет. Наиболее быстрый рост был отмечен в семигумидных и гумидных условиях [51].

Рис. 8. Лессовые куколки в нижней части профиля современной почвы (Усть-Менза-15, Забайкальский край). Фото В.А. Голубцова
[**Fig. 8.** Loess dolls in lower part of modern soil profile (Ust-Menza-15, Zabaikalsky Krai). Photo by VA Golubtsov]

В Прибайкалье карбонатные кутаны были изучены нами в черноземах, сформированных в пределах террас р. Белой [35, 40] (см. рис. 7). Многие из них отчетливо разделены на микрослои, состоящие из радиально ориентированных шестоватых кристаллов кальцита (см. рис. 7). Возникновение подобной структуры интерпретируется нами как результат перерыва в их росте, в результате чего на внешней поверхности остается множество мелких зерен кристаллов. Последующее возобновление роста провоцирует конкуренцию между такими произвольно ориентированными зародышами, что в конечном итоге выражается в формировании своеобразной радиально-шестоватой структуры. В результате довольно частых перерывов в росте и формируются многочисленные микрослои, по резким контактам сменяющие друг друга (см. рис. 7).

Лессовые куколки формируются в трещинах и пустотах (макропоры, ходы корней и почвенных животных). Такие участки отличаются наибольшей аэрацией, что значительно снижает парциальное давление CO_2 в растворах и

ведет к осаждению карбонатов [12]. Несмотря на их название, наиболее выраженные формы таких карбонатных новообразований в Байкальском регионе были обнаружены нами в супесчаных отложениях археологического памятника Усть-Менза-15 (Забайкальский край) (рис. 8).

Здесь они приурочены к ходам крупных роющих животных в нижней части профиля современных лесных почв. Их формирование способствовало сохранению этих ходов в целости и позволило предположить наличие этапа остепнения во время формирования почв.

Выводы

1. В почвах Байкальского региона отмечается значительное разнообразие карбонатных новообразований, среди которых наиболее часто встречаются игольчатый кальцит, ризолиты, гипокутаны, белоглазки, нодули, кутаны. Все они могут успешно применяться для реконструкции условий почвообразования, однако наиболее информативными являются карбонатные кутаны.

2. Отмечается специфика в морфологии и изотопном составе карбонатных новообразований почв Байкальского региона, связанная, по-видимому, с резко континентальными климатическими условиями и активным участием процессов сезонного промерзания-протаивания почв в формировании новообразований.

3. Вещественный состав рассматриваемых новообразований в целом сходен с таковым для других резко континентальных областей юга и северо-востока Сибири. Преобладает карбонат кальция, но его содержание значительно варьирует как в различных формах карбонатных аккумуляций, так и в пределах одного новообразования. Это обусловлено примесями силикатного глинистого материала, кремнезема, кварца, полуторных оксидов и гумуса.

4. Различия в вещественном и изотопном составе служат одними из наиболее информативных индикаторов для реконструкции процессов почвообразования и отклика почв на климатические изменения.

Литература

1. Хохлова О.С. Педогенные карбонаты как носители памяти об условиях почвообразования (на примере степной зоны Русской равнины) // Память почв : почва как память биосферно-геосферно-антропосферных взаимодействий. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. С. 406–437.
2. Kovda I.V., Wilding L.P., Drees L.R. Micromorphology, submicroscopy and microprobe study of carbonate pedofeatures in a Vertisol gilgai soil complex, South Russia // Catena. 2003. Vol. 54. PP. 457–476.
3. Cerling T. The stable isotopic composition of soil carbonate and its relationship to climate // Earth and Planetary Science Letters. 1984. Vol. 71. PP. 229–240.
4. Dworkin S.I., Nordt L., Atchley S. Determining terrestrial paleotemperatures using the oxygen isotopic composition of pedogenic carbonate // Earth and Planetary Science Letters. 2005. Vol. 237. PP. 56–68.

5. Pustovoytov K., Schmidt K., Taubald H. Evidence for Holocene environmental changes in the northern Fertile Crescent provided by pedogenic carbonate coatings // Quaternary Research. 2007. Vol. 67. PP. 315–327.
6. Quade J., Garzione C., Eiler J. Paleoelevation reconstruction using pedogenic carbonates // Reviews in Mineralogy & Geochemistry. 2007. Vol. 66. PP. 53–88.
7. Хохлова О.С., Хохлов А.А., Чичагова О.А., Моргунова Н.Л. Радиоуглеродное датирование карбонатных аккумуляций в почвах голоценового хроноряда степного Приуралья // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1163–1178.
8. Courty M.-A., Marlin C., Dever L., Tremblay P., Vachier P. The properties, genesis and environmental significance of calcitic pendents from the High Arctic (Spitsbergen) // Geoderma. 1994. Vol. 61. PP. 71–102.
9. Singhvi A., Banerjee D., Ramesh R., Rajaguru S., Gogte V. A luminescence method for dating “dirty” pedogenic carbonates for paleoenvironmental reconstruction // Earth and Planetary Science Letters. 1996. Vol. 139. PP. 321–332.
10. Sharp W., Ludwig K., Chadwick O., Amundson R., Glaser L. Dating fluvial terraces by ^{230}Th/U on pedogenic carbonate, Wind River Basin, Wyoming // Quaternary Research. 2003. Vol. 59. PP. 139–150.
11. Durand N., Monger H.C., Canti M.G. Calcium carbonate features / Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths. Amsterdam : Elsevier, 2010. PP. 149–194.
12. Barta G. Secondary carbonates in loess-paleosoil sequences : a general review // Central European Journal of Geosciences. 2011. Vol. 3(2). PP. 129–146.
13. Zamanian K., Pustovoytov K., Kuzyakov Y. Pedogenic carbonates : Forms and formation processes // Earth-Science Reviews. 2016. Vol. 157. PP. 1–17.
14. Doner H.E., Lynn W.C. Carbonate, halide, sulfate, and sulfide minerals / Minerals in soil Environments. Madison, Wisconsin : Soil Science Society of America, 1989. PP. 279–330.
15. Ковда В.А. К вопросу об образовании в почвах вторичных карбонатов кальция / Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 9. С. 247–253.
16. Розанов А.Б. Карбонатизация // Элементарные почвообразовательные процессы : опыт концептуального анализа, характеристика, систематика. М. : Наука, 1992. С. 23–25.
17. Goudie A.S. Calcrete / Chemical Sediments and Geomorphology. London : Academic Press, 1983. PP. 93–131.
18. Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. Смоленск : Ойкумена, 2002. 288 с.
19. Catoni M., Falsone G., Bonifacio E. Assessing the origin of carbonates in a complex soil with a suite of analytical methods // Geoderma. 2012. Vol. 175–176. PP. 47–57.
20. Поляков А.Н. Микроморфологическое исследование кальцита в черноземах Европейской части СССР // Почвоведение. 1989. № 2. С. 79–86.
21. Рысков Я.Г., Мергель С.В., Ковда И.В., Моргун Е.Г. Стабильные изотопы углерода и кислорода как индикатор условий формирования карбонатов почв // Почвоведение. 1995. № 4. С. 405–414.
22. Mack G.H., Cole D.R., Trevino L. The distribution and discrimination of shallow, authigenic carbonate in the Pliocene-Pleistocene Palomas Basin, southern Rio Grande rift // Geological Society of America Bulletin. 2000. Vol. 112. PP. 643–656.
23. Verrechia E.P. Pedogenic carbonates / Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, 2011. PP. 721–725.
24. Лебедева И.И., Овечкин С.В. Карбонатные новообразования в черноземах левобережной Украины // Почвоведение. 1975. № 11. С. 14–31.
25. Овечкин С.В. Генезис и минералогический состав карбонатных новообразований черноземов левобережной Украины и Заволжья // Почвы и почвенный покров лесной и степной зон СССР и их рациональное использование. М., 1984. С. 185–195.

26. Goudie A.S. Review : organic agency in calcrete development // Journal of Arid Environments. 1996. Vol. 32. PP. 103–110.
27. Becze-Deak J., Langohr R., Verrecchia E.P. Small scale secondary $CaCO_3$ accumulations in selected sections of the European loess belt. Morphological forms and potential for paleoenvironmental reconstruction // Geoderma. 1997. Vol. 76. PP. 221–252.
28. Machette M. Calcic soils of the American Southwest / Soils and Quaternary Geology of the Southwestern United States. Geological Society of America Special Paper, 1985. Vol. 203. PP. 1–21.
29. Schaetzl R.J., Anderson S. Soils : genesis and geomorphology. New York : Cambridge University Press, 2005. 817 pp.
30. Ludvigson G.A., Gonzalez L.A., Metzger R.A., Witzke B.J., Brenner R.L., Murillo A.P., White T.S. Meteoric sphaerosiderite lines and their use for paleohydrology and paleoclimatology // Geology. 1998. Vol. 26. PP. 1039–1042.
31. Kohut C., Muehlenbachs K., Dudas M.J. Authigenic dolomite in a saline soil in Alberta, Canada // Soil Science Society of America Journal. 1994. Vol. 59. PP. 1499–1504.
32. Whipkey C.E., Capo R.C., Hsieh J.C.C., Chadwick O.A. Development of magnesian carbonates in Quaternary soils on the Island of Hawaii // Journal of Sedimentary Research. 2002. Vol. 72. PP. 138–165.
33. Chadwick O., Sowers J., Amundson R. Morphology of calcite crystals in clast coatings from four soils in the Mojave Desert region // Soil Science Society of America Journal. 1989. Vol. 52. PP. 211–219.
34. Pustovoytov K.E. Pedogenic carbonate cutans as a record of the Holocene history of relic tundra-steppes of the Upper Kolyma Valley (North-Eastern Asia) // Catena. 1998. Vol. 34. PP. 185–195.
35. Голубцов В.А., Черкашина А.А. Генезис карбонатных натеков в четвертичных отложениях Южного Прибайкалья // География и природные ресурсы. 2014. № 2. С. 62–70.
36. Бронникова М.А., Конопляникова Ю.В., Агатова А.Р., Зазовская Э.П., Лебедева М.П., Турова И.В., Непоп Р.К., Шоркунов И.Г., Черкинский А.Е. Кутаны криоаридных почв и другие летописи ландшафтно-климатических изменений в котловине озера Ак-Холь (Тува) // Почвоведение. 2017. № 2. С. 158–175.
37. Karberg N.J., Pregitzer K.S., King J.S., Friend A.L., Wood J.R. Soil carbon dioxide partial pressure and dissolved inorganic carbonate chemistry under elevated carbon dioxide and ozone // Oecologia. 2005. Vol. 142. PP. 296–306.
38. Cerling T.E., Quade J. Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates / Climate change in continental isotopic records // Geophysical monograph. 1993. Vol. 78. PP. 217–231.
39. Amundson R., Chadwick O., Sowers J., Doner H. The stable isotope chemistry of pedogenic carbonates at Kyle Canyon, Nevada // Soil Science Society of America Journal. 1989. Vol. 53. PP. 201–210.
40. Голубцов В.А., Черкашина А.А., Пустовойтов К.Е., Штар К. Стабильные изотопы углерода и кислорода педогенных карбонатных кутан в черноземах Южного Прибайкалья как индикаторы локальных экологических изменений // Почвоведение. 2014. № 10. С. 1215–1227.
41. Lambers H., Mougel C., Jaillard B., Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective // Plant Soil. 2009. Vol. 321. PP. 83–115.
42. Gocke M., Pustovoytov K., Kühn P.,Wiesenberg G.L.B., Löscher M., Kuzyakov Y. Carbonate rhizoliths in loess and their implications for paleoenvironmental reconstruction revealed by isotopic composition: $\delta^{13}C$, ^{14}C // Chemical Geology. 2011. Vol. 283. PP. 251–260.
43. Kraus M.J., Hasiotis S.T. Significance of different modes of rhizolith preservation to interpreting paleoenvironmental and paleohydrologic settings: examples from paleogene paleosols, Bighorn basin, Wyoming, USA // Journal of Sedimentary Research. 2006. Vol. 76. PP. 633–646.

44. Рыжов Ю.В., Голубцов В.А., Кобылкин Д.В., Черных В.Н. Основные периоды почвообразования и осадконакопления в лесостепных ландшафтах Селенгинского среднегорья в позднеледниковье и голоцене // География и природные ресурсы. 2015. № 3. С. 114–125.
45. Sellés-Martínez J. Concretion morphology, classification and genesis // Earth-Science Reviews. 1996. Vol. 41. PP. 177–210.
46. Добровольский В.В. Карбонатные стяжения в почвах и почвообразующих породах Центрально-черноземной области // Почвоведение. 1956. № 5. С.31–42
47. Pustovoytov K. Pedogenic carbonate cutans on clasts in soils as a record of history of grassland ecosystems // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2002. Vol. 177. PP. 199–214.
48. Ducloux J., Laouina A. The pendent calcretes in semi-arid climates: an example located near Taforalt, NW Morocco // Catena. 1989. Vol. 16. PP. 237–249.
49. Brock A.L., Buck B.J. A new formation process for calcic pendants from Pahranagat Valley, Nevada, USA, and implication for dating Quaternary landforms // Quaternary Research. 2005. Vol. 63, PP. 359–367.
50. Vogt T. Cryogenic physicochemical precipitations: iron, silica, calcium carbonate // Permafrost Periglacial Process. 1991. Vol. 1. PP. 283–293.
51. Pustovoytov K. Growth rates of pedogenic carbonate coatings on coarse clasts // Quaternary International. 2003. Vol. 106-107. PP. 131–140.

Поступила в редакцию 27.04.2017 г.; повторно 20.05.2017 г.;
принята 26.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Голубцов Виктор Александрович – канд. геогр. наук, н.с. лаборатории геоморфологии Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (Россия, 664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1).
E-mail: tea_88@inbox.ru

For citation: Golubtsov VA. Secondary carbonate accumulations in soils of the Baikal region: formation processes and significance for paleosoil investigations. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:6-28. doi: 10.17223/19988591/39/1 In Russian, English Summary

Viktor A. Golubtsov

VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation

Secondary carbonate accumulations in soils of the Baikal region: formation processes and significance for paleosoil investigations

Secondary carbonate accumulations are one of the most important genetic, material and classification components of soils, formed in a wide range of natural conditions. The processes of their formation are closely related to the genesis of soils and their evolution. The study of their morphology and material and isotopic composition is of considerable value for knowledge of the regularities of soils and landscape evolution. However, now, questions concerning the diversity, specificity of the formation and structure of carbonate accumulations in sharply continental regions of southern Siberia remain practically untouched. In this research, we summarize the data on the diversity, composition, factors and mechanisms of formation of pedogenic carbonates formed over the last years and we supplement them with materials of our own research in the territory of the Baikal region.

We identified the main sources of carbonates in soils, divided into the following groups: 1) formation of carbonates directly in the soil during weathering of parent rocks; 2) their supply from outside as a result of movement of weathering products of carbonate rocks by various geological agents. We evaluated the variety of genetic forms of carbonates in soils, among which the main ones are lithogenic, hydrogenic and pedogenic. We identified the main factors of carbonate accumulation in the soil profile, which include concentration of soil solutions, temperature, partial pressure of CO_2, moisture and the character of the soil profile desiccation. These factors are determined by the features of the hydrothermal and gas regimes of soils, as well as by the biota activity. We present data on mineralogical, chemical and isotope composition of pedogenic carbonates of soils formed under different climatic conditions, in particular, in the Baikal region. There is a significant similarity in the material and stable carbon and oxygen isotope composition of the accumulation of secondary carbonates in sharply continental regions of Siberia. We evaluated the mechanisms of formation of various types of pedogenic carbonate accumulations. On the basis of our own research, we present data on the diversity of carbonate accumulations in soils of the Baikal region, their material composition and their role in paleosoil research. Rhizolites, needle-fiber calcite, hypocoatings, white eyes, nodules, coatings, loess dolls are described in detail and data on their morphology at different levels of structural organization are given (see Figures).

The article contains 8 Figures, 51 References.

Keywords: carbonates; secondary carbonate accumulations; stable isotopes; soils; paleoreconstructions.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 17-04-00092).

References

1. Khokhlova OS. Pedogennye karbonaty kak nositeli pamyati ob usloviyakh pochvoobrazovaniya (na primere stepnoy zony Russkoy ravniny) [Pedogenic carbonates as a carrier of memory of soil-forming factors (Case study in steppe areas of the Russian plain)]. In: *Soil memory: Soil as a Memory of Biosphere-Geosphere-Anthroposphere interactions*. Targulian VO and Goryachkin SV, editors. Moscow: LKI Publ.; 2008. pp. 406-437. In Russian
2. Kovda IV, Wilding LP, Drees LR. Micromorphology, submicroscopy and microprobe study of carbonate pedofeatures in a Vertisol gilgai soil complex, South Russia. *Catena*. 2003;54:457-476. doi: 10.1016/S0341-8162(03)00121-8
3. Cerling T. The stable isotopic composition of soil carbonate and its relationship to climate. *Earth and Planetary Science Letters*. 1984;71:229-240. doi: 10.1016/0012-821X(84)90089-X
4. Dworkin SI, Nordt L, Atchley S. Determining terrestrial paleotemperatures using the oxygen isotopic composition of pedogenic carbonate. *Earth and Planetary Science Letters*. 2005;237:56-68. doi: 10.1016/j.epsl.2005.06.054
5. Pustovoytov K, Schmidt K, Taubald H. Evidence for Holocene environmental changes in the northern Fertile Crescent provided by pedogenic carbonate coatings. *Quaternary Research*. 2007;67:315-327. doi: 10.1016/j.yqres.2007.01.002
6. Quade J, Garzione C, Eiler J. Paleoelevation reconstruction using pedogenic carbonates. *Reviews in Mineralogy & Geochemistry*. 2007;66:53-88. doi: 10.2138/rmg.2007.66.3
7. Khokhlova OS, Khokhlov AA, Chichagova OA, Morgunova NL. Radiocarbon dating of calcareous accumulations in soils of the Holocene Chronosequence in the Ural River Valley (Cis-Urals steppe). *Eurasian Soil Science*. 2004;37(10):1024-1038.
8. Courty MA, Marlin C, Dever L, Tremblay P, Vachier P. The properties, genesis and environmental significance of calcitic pendents from the High Arctic (Spitsbergen).

Geoderma. 1994;61:71-102. Available at: http://prodinra.inra.fr/record/112314 (accessed 27.03.2017).
9. Singhvi A, Banerjee D, Ramesh R, Rajaguru S, Gogte V. A luminescence method for dating "dirty" pedogenic carbonates for paleoenvironmental reconstruction. *Earth and Planetary Science Letters*. 1996;139:321-332.
10. Sharp W, Ludwig K, Chadwick O, Amundson R, Glaser L. Dating fluvial terraces by ^{230}Th/U on pedogenic carbonate, Wind River Basin, Wyoming. *Quaternary Research*. 2003;59:139-150. doi: 10.1016/S0033-5894(03)00003-6
11. Durand N, Monger HC, Canti MG. Calcium carbonate features. In: *Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths*. Stoops G, Marcelino V and Mees F, editors. Amsterdam: Elsevier Publ.; 2010. pp. 149-194. doi: 10.1016/B978-0-444-53156-8.00009-X
12. Barta G. Secondary carbonates in loess-paleosoil sequences: A general review. *Central European Journal of Geosciences*. 2011;3(2):129-146. doi: 10.2478/s13533-011-0013-7
13. Zamanian K, Pustovoytov K, Kuzyakov Y. Pedogenic carbonates: Forms and formation processes. *Earth-Science Reviews*. 2016;157:1-17. doi: 10.1016/j.earscirev.2016.03.003
14. Doner HE, Lynn WC. Carbonate, halide, sulfate, and sulfide minerals. In: *Minerals in soil Environments*. Dixon JB and Weed SB, editors. Madison, Wisconsin: Soil Sci. Soc. Am. Publ.; 1989. pp. 279-330.
15. Kovda BA. K voprosu ob obrazovanii v pochvakh vtorichnykh karbonatov kal'tsiya [On formation of secondary calcium carbonates in soils]. *Trudy Pochvennogo instituta im. VV Dokuchaeva* [*Proceedings of VV Dokuchaev Soil Science Institute*].1934;9:247-253. In Russian
16. Rozanov AB. Karbonatizatsiya [Carbonatization]. In: *Elementarnye pochvoobrazovatel'nye protsessy: opyt kontseptual'nogo analiza, kharakteristika, sistematika* [Elementary soil-forming processes: experience of conceptual analysis, characterization, and systematics]. Karavaeva NA and Zonn SV, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1992. pp. 23-25. In Russian.
17. Goudie AS. Calcrete. In: *Chemical Sediments and Geomorphology: precipitates and residua in the near-surface environment.* Goudie AS and Pye K, editors. New York: Academic Press; 1983. pp. 93-131.
18. Glazovskaya MA. Geokhimicheskie osnovy tipologii i metodiki issledovaniy prirodnykh landshaftov [Geochemical basis of typology and methods of investigations of natural landscapes]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2002. 288 p. In Russian
19. Catoni M, Falsone G, Bonifacio E. Assessing the origin of carbonates in a complex soil with a suite of analytical methods. *Geoderma*. 2012;175-176:47-57. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.01.022
20. Polyakov AN. Mikromorfologicheskoe issledovanie kal'tsita v chernozemakh Evropeyskoy chasti SSSR [Micromorphological study of calcite in chernozems of the European part of the USSR]. *Pochvovedenie*. 1989;2:79-86. In Russian
21. Ryskov YaG, Mergel SV, Kovda IV, Morgun EG. Stable carbon and oxygen isotopes as indicators of pedogenic carbonate formation]. *Pochvovedenie*. 1995;4:405-414. In Russian
22. Mack GH, Cole DR, Trevino L. The distribution and discrimination of shallow, authigenic carbonate in the Pliocene-Pleistocene Palomas Basin, southern Rio Grande rift. *Geological Society of America Bulletin*. 2000;112:643-656. doi: 10.1130/0016-7606(2000)112<643:TDADOS>2.0.CO;2
23. Verrechia EP. Pedogenic carbonates. In: *Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Reitner J and Thiel V, editors. Netherlands: Springer Publ.; 2011. pp. 721-725. doi: 10.1007/978-1-4020-9212-1
24. Lebedeva II, Ovechkin SV. Karbonatnye novoobrazovaniya v chernozemakh levoberezhnoy Ukrainy [Carbonate accumulations in chernozems of the left-bank Ukraine]. *Pochvovedenie*. 1975;11:14-31. In Russian

25. Ovechkin SV. Genezis i mineralogicheskiy sostav karbonatnykh novoobrazovaniy chernozemov levoberezhnoy Ukrainy i Zavolzh'ya [Genesis and mineralogical composition of carbonate accumulations of chernozems in the left-bank Ukraine and the Trans-Volga region]. In: *Pochvy i pochvennyy pokrov lesnoy i stepnoy zon SSSR i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Soils and soil cover of forest and steppe zones of the USSR and their rational use]. Moscow: Proceedings of VV Dokuchaev Soil Science Institute; 1984. pp. 185-195. In Russian
26. Goudie AS. Review: organic agency in calcrete development. *Journal of Arid Environments*. 1996;32:103-110. doi: 10.1006/jare.1996.0010
27. Becze-Deak J, Langohr R, Verrecchia EP. Small scale secondary $CaCO_3$ accumulations in selected sections of the European loess belt. Morphological forms and potential for paleoenvironmental reconstruction. *Geoderma*. 1997;76:221-252. Available at: https://lib.ugent.be/catalog/pug01:182958 (accessed 27.03.2017).
28. Machette M. Calcic soils of the Southwestern United States. In: *Soils and Quaternary Geology of the Southwestern United States*. Weide DL and Faber ML, editors. Denver, CO: Geological Society of America Publ.; 1985. pp. 1-21.
29. Schaetzl RJ, Anderson S. Soils: Genesis and geomorphology. New York: Cambridge University Press; 2005. 817 p.
30. Ludvigson GA, Gonzalez LA, Metzger RA, Witzke BJ, Brenner RL, Murillo AP, White TS. Meteoric sphaerosiderite lines and their use for paleohydrology and paleoclimatology. *Geology*. 1998;26:1039-1042. doi: 10.1130/0091-7613(1998)026<1039:MSLATU>2.3.CO;2
31. Kohut C, Muehlenbachs K, Dudas MJ. Authigenic dolomite in a saline soil in Alberta, Canada. *Soil Science Society of America Journal*. 1994;59:1499-1504. doi: 10.2136/sssaj1995.03615995005900050041x
32. Whipkey CE, Capo RC, Hsieh JCC, Chadwick OA. Development of magnesian carbonates in Quaternary soils on the Island of Hawaii. *Journal of Sedimentary Research*. 2002;72(1):138-165. doi: 10.1306/050801720158
33. Chadwick O, Sowers J, Amundson R. Morphology of calcite crystals in clast coatings from four soils in the Mojave Desert region. *Soil Sci. Soc. Am. J*. 1989;52:211-219.
34. Pustovoytov KE. Pedogenic carbonate cutans as a record of the Holocene history of relic tundra-steppes of the Upper Kolyma Valley (North-Eastern Asia). *Catena*. 1998;34:185-195. doi: 10.1016/S0341-8162(98)00088-5
35. Golubtsov VA, Cherkashina AA. The genesis of carbonate coatings in Quaternary deposits of South Cisbaikalia. *Geografiya i prirodnye resursy = Geography and Natural Resources.*2014;2:62-70. In Russian
36. Bronnikova MA, Konoplianikova YuV, Agatova AR, Zazovskaya EP, Lebedeva MP, Turova IV, Nepop RK, Shorkunov IG, Cherkinsky AE. Coatings in cryoaridic soils and other records of landscape and climate changes in the Ak-Khol Lake Basin (Tyva). *Eurasian Soil Science*. 2017;50(2):142-157. doi: 10.1134/S1064229317020016
37. Karberg NJ, Pregitzer KS, King JS, Friend AL, Wood JR. Soil carbon dioxide partial pressure and dissolved inorganic carbonate chemistry under elevated carbon dioxide and ozone. *Oecologia*. 2005;142:296-306. doi: 10.1007/s00442-004-1665-5
38. Cerling TE, Quade J. Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates. In: *Climate change in continental isotopic records*. Swart PK, Lohmann KC, Mckenzie J and Savin S, editors. Wiley Publ.; 1993. pp. 217-231. doi: 10.1029/GM078
39. Amundson R, Chadwick O, Sowers J, Doner H. The stable isotope chemistry of pedogenic carbonates at Kyle Canyon, Nevada. *Soil Sci. Soc. Am. J*. 1989;53:201-210. doi: 10.2136/sssaj1989.03615995005300010037x
40. Golubtsov VA, Cherkashina AA, Pustovoytov KE, Stahr K. Stable carbon and oxygen isotopes in pedogenic carbonate coatings of chernozems in the Southern Cis-Baikalia as

indicators of local environmental changes. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(10):1015-1026. doi: 10.1134/S1064229314100032
41. Lambers H, Mougel C, Jaillard B, Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil*. 2009;321:83-115. doi: 10.1007/s11104-009-0042-x
42. Gocke M, Pustovoytov K, Kühn P, Wiesenberg GLB, Löscher M, Kuzyakov Y. Carbonate rhizoliths in loess and their implications for paleoenvironmental reconstruction revealed by isotopic composition: $\delta^{13}C$, ^{14}C. *Chemical Geology*. 2011;283:251-260. doi: 10.1016/j.chemgeo.2011.01.022
43. Kraus MJ, Hasiotis ST. Significance of different modes of rhizolith preservation to interpreting paleoenvironmental and paleohydrologic settings: examples from paleogene paleosols, Bighorn basin, Wyoming, USA. *Journal of Sedimentary Research*. 2006;76:633-646. doi: 10.2110/jsr.2006.052
44. Ryzhov YuV, Golubtsov VA, Kobylkin DV, Chernykh VN. Main Periods of soil formation and sedimentation in forest-steppe landscapes of the Selenga Midland during the Late Glacial and Holocene. *Geography and Natural Resources*. 2015;36(3):278-288. doi: 10.1134/S1875372815030087
45. Sellés-Martínez J. Concretion morphology, classification and genesis. *Earth-Science Reviews*. 1996;41:177-210. doi: 10.1016/S0012-8252(96)00022-0
46. Dobrovol'skiy VV. Karbonatnye styazheniya v pochvakh i pochvoobrazuyushchikh porodakh Tsentral'no-chernozemnoy oblasti [Carbonate concretions in soils and soil-forming sediments of Central-Chernozem region]. *Pochvovedenie*. 1956;5:31-42. In Russian
47. Pustovoytov K. Pedogenic carbonate cutans on clasts in soils as a record of history of grassland ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002;177:199-214. doi: 10.1016/S0031-0182(01)00360-1
48. Ducloux J, Laouina A. The pendent calcretes in semi-arid climates: an example located near Taforalt, NW Morocco. *Catena*. 1989;16:237-249. doi: 10.1016/0341-8162(89)90011-8
49. Brock AL, Buck BJ. A new formation process for calcic pendants from Pahranagat Valley, Nevada, USA, and implication for dating Quaternary landforms. *Quaternary Research*. 2005;63:359-367. doi: 10.1016/j.yqres.2005.01.007
50. Vogt T. Cryogenic physicochemical precipitations: Iron, silica, calcium carbonate. *Permafrost Periglacial Process*. 1991;1:283-293. doi: 10.1002/ppp.3430010308
51. Pustovoytov K. Growth rates of pedogenic carbonate coatings on coarse clasts. *Quaternary International*. 2003;106-107:131-140. doi: 10.1016/S1040-6182(02)00168-4

Received 27 April 2017; Revised 20 May 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Golubtsov Viktor A, Cand. Sci. (Geogr.), Researcher, Laboratory of Geomorphology, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation.
E-mail: tea_88@inbox.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 29–43

УДК 613.618
doi: 10.17223/19988591/39/2

Д.А. Соколов[1], С.П. Кулижский[2], А.Г. Лим[2], Е.А. Гуркова[3], Т.В. Нечаева[1], О.Э. Мерзляков[2]

[1] Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[3] Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, г. Кызыл, Россия

Сравнительная оценка методов определения педогенного органического углерода в углесодержащих почвах

Дана сравнительная оценка ряда методов по определению содержания углерода педогенного органического вещества в почвах отвалов месторождений каменного и бурого угля. Показано, что традиционные методы оценки, базирующиеся на определении содержания общего или органического углерода, не могут быть использованы из-за наличия в почвах органического углерода литогенных веществ (углистых частиц). Предлагается для дифференциации педогенного и литогенного органического углерода в углесодержащих почвах использовать показатели, отражающие функциональные особенности педогенного органического вещества. Выявлено, что для почв, сформированных на рыхлых почвообразующих породах отвалов буроугольных месторождений, наиболее пригоден показатель, рассчитанный из соотношения содержания углерода и азота (C/N) зональных почв. Установлено, что в почвах отвалов каменноугольных месторождений, сложенных плотными породами, содержание педогенного углерода отражает величина литогенного потенциала гумусонакопления.

Ключевые слова: *почвы техногенных ландшафтов; литогенный потенциал гумусонакопления; эмбриоземы; отвалы угольных месторождений; Сибирь; литогенный углерод.*

Введение

Сегодня, когда темпы добычи угля в России увеличиваются с каждым годом, а скорость реализации рекультивационных мероприятий существенно им уступает, все больше актуализируются вопросы, связанные с прогнозом экологического состояния и оценкой перспектив самовосстановления территорий угольных месторождений. Решение этих задач невозможно без усовершенствования имеющихся и разработки новых методов исследования органического вещества углесодержащих почв.

Известно, что угли в почвах техногенных ландшафтов представляют собой органические соединения литогенной природы, которые способны со-

храняться в них длительное время. Тем не менее они не остаются неизменными по причине того, что подвергаются процессам химического окисления (деуглификации) [1]. В одних случаях окисление приводит к самовозгоранию отвалов, в других – к образованию органических соединений, сходных с гумусовыми по свойствам. Протекающие вместе с тем в почвах процессы гумификации обусловливают образование собственно гумусовых веществ, которые вместе с продуктами деуглификации формируют общий фонд педогенного органического вещества, т.е. совокупность соединений, способных выполнять функции гумуса [2]. Поскольку процессы гумификации и химической трансформации органических веществ в почвах идут синхронно, то для оценки почвенно-экологического состояния и решения ряда других проблем рекультивации и восстановления нарушенных угледобычей земель возникает необходимость в дифференциации педогенного и литогенного углерода.

Учитывая, что в настоящее время идет довольно активное освоение угольных месторождений, различных по характеристикам пород и углей, а следовательно, и по свойствам почв, формирующихся на отвалах, существует возможность определить целесообразность используемых методов и выявить достоверность полученных результатов.

В связи с этим целью данной работы является сравнительная оценка возможности использования традиционных и двух предлагаемых авторами подходов к определению содержания педогенного органического углерода в почвах отвалов угольных месторождений.

Материалы и методики исследования

Предлагаемые авторами подходы к исследованию углесодержащих почв отвалов (эмбриоземов) [3] базируются на оценке функциональных особенностей педогенного органического вещества. Первый подход, часто применяемый для естественных почв, основан на его способности депонировать биогенные элементы и, прежде всего, азот. Как известно, до 92–98% азота естественных почв входит в состав гумусовых соединений [4, 5]. Поскольку исходно в породах техногенных ландшафтов содержание азота крайне низкое и в процессе почвообразования происходит его аккумуляция, то количество азота в молодых почвах отражает запасы углерода педогенного органического вещества, т.е. для дальнейших расчетов может быть применен стандартный прием, основанный на оптимальном соотношении углерода и азота, установленном И.В. Тюриным [6]. Исходя из этого, условно принимается, что количество педогенного углерода в молодых почвах отвалов в 10 раз превышает количество азота и определяется как содержание общего азота (Nвал, %), умноженное на коэффициент 10. Расхождения данных расчетов с реальным содержанием органического углерода дают представления о количестве литогенного углерода углистых частиц.

Второй подход основан на представлении, что педогенное органическое вещество входит в состав органо-минеральных комплексов и в значительной

мере зависит от ресурсов тонкодисперсной фракции [7, 8]. Иными словами, от способности минеральной части аккумулировать и закреплять максимально возможное количество органического вещества. Для количественной оценки этой способности предложена величина *литогенный потенциал гумусонакопления* (ЛПГ) [9]. Ранее нами показано, что максимальной величиной ЛПГ для почв Сибири характеризуется чернозем выщелоченный, в котором содержание педогенного углерода составляет 7% (12% в пересчете на гумус). Стабилизация в почве такого количества углерода органического вещества обеспечивается запасом глинистых частиц, составляющим 55% от массы почвы [10]. Следовательно, 1 г тонкодисперсного почвенного материала отвечает за закрепление и устойчивое функционирование 0,13 г углерода. Отмеченное соотношение выбрано авторами в качестве эталона, с учетом которого расчет ЛПГ (в %) ведется по следующей формуле:

$$ЛПГ = R(э) \cdot К(т.ф.),$$

где R(э) – максимальное количество педогенного углерода в эталонной почве (7%); К(т.ф.) – коэффициент специфичности почвы отвалов по содержанию тонкодисперсных фракций, который рассчитывается как отношение величины содержания физической глины в эмбриоземе к таковой в выщелоченном черноземе, т.е. к 55, и измеряется в долях от 1 [9]. Поскольку накопление основной части физической глины в эмбриоземах является результатом процессов органо-минерального взаимодействия [11, 12], то величина ЛПГ принимается за содержание педогенного органического вещества [9].

Оба подхода опробованы при определении содержания углерода педогенного органического вещества в эмбриоземах, формирующихся на отвалах месторождений каменных (Листвянский разрез) и бурых (Назаровский разрез) углей. Исследовались инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые и гумусово-аккумулятивные эмбриоземы [3], которые сформированы в сходных природно-климатических условиях, но существенно разнятся по характеристикам почвообразующих пород. На Листвянском угольном разрезе отвалы сложены сильно метаморфизованными плотными осадочными породами. Исходно состав субстрата отвалов более чем на 70% состоит из каменистых отдельностей. Доля фракции мелкозема колеблется в пределах от 10 до 20%, доля фракции < 0,01 мм составляет менее 5%. Отвалы Назаровского буроугольного месторождения сложены рыхлыми осадочными породами и в основном состоят из суглинистого материала с незначительной примесью каменистых фракций. Содержание мелкозема в них составляет около 95%. Содержание фракции менее 0,01 мм варьирует от 30 до 60%.

Несмотря на эти различия, минералогический состав тонкодисперсной фракции пород отвалов каменно- и буроугольных месторождений имеет схожий гидрослюдисто-монтмориллонитовый состав, который в одинаковой мере сказывается на особенностях гумусообразовательного процесса [9, 13].

Реализация рассмотренных подходов подразумевает применение и традиционных методов. Метод сухого сжигания учитывает содержание общего

углерода почвы, в том числе углерода карбонатов. Современные анализаторы позволяют разделить органический и углерод карбонатов посредством разрушения растворами кислот, но при работе с почвами, обогащенными углистыми частицами, это не всегда удается из-за возможного присутствия в составе почвообразующих пород доломитов и кальцитов. Поэтому определение содержания органического углерода в исследуемых почвах выполняли методом мокрого сжигания И.В. Тюрина. Определение содержания общего азота и углерода проводилось с помощью анализатора Thermo Flash 2000 NC Soil (США), тонкодисперсных фракций – методом Н.А. Качинского. Образцы почв отбирались из верхнего 10-сантиметрового слоя. Пробоподготовку проводили согласно принятым в почвоведении методам. Она включала отбор мелких корней и просеивание образца через сито с диаметром ячейки 0,25 мм [14, 15]. При этом важно отметить, что в случае с почвами буроугольных месторождений на анализ шел весь образец, а при работе с почвами каменноугольных разрезов, в силу их каменистости, только часть образца, представленная мелкоземом, т.е. от 20 до 40% массы почвы. Результаты исследований обработаны методом дисперсионного анализа при помощи программы SNEDECOR V5.6.

Результаты исследования и обсуждение

Известно, что содержание педогенного органического углерода (гумуса) является одной из основных характеристик, определяющих экологическое состояние такого компонента экосистемы, как почва. Не случайно этот показатель используется для качественной оценки как ненарушенных почв, так и подверженных антропогенной нагрузке [16, 17]. В отечественной и зарубежной литературе используется множество подходов к дифференциации педогенного и литогенного органического углерода почв техногенных ландшафтов (табл. 1). В ряде стран, где в силу специфики природно-климатических условий углесодержащие породы часто подвергаются самовозгоранию, получили распространение методы определения содержания литогенного органического вещества, основанные на оценке их оптических, термических и ряда других свойств. Целью таких исследований, помимо прогноза и предупреждения негативных последствий пирогенной трансформации угля, является также оценка возможности секвестирования углекислого газа атмосферы техногенными ландшафтами [18]. В странах, в которых природно-климатические условия способствуют аккумуляции органического вещества в почвах, чаще обращают внимание на его функциональные особенности. Поэтому в России, где содержание педогенного органического углерода служит основным показателем для оценки плодородия и экологического состояния почв [16, 17], помимо классических, получили распространение методы, основанные на определении среднего содержания углерода по профилю [19] и фракционировании [2, 20, 21].

Таблица 1 [Table 1]

Систематизация работ по дифференциации педогенного и литогенного органического вещества углесодержащих почв
[Systematization of works on differentiation of pedogenic and lithogenic organic substance in coal-bearing soils]

Свойства органического вещества [Organic substance properties]	Методы [Methods]	Страны [Countries]	Авторы [Authors]
Термические [Thermal]	Сухого сжигания [Dry combustion]	США [USA]	Schmidt et al., 2001 [22]
	Термогравиметрические [Thermogravimetric]	Индия [India]	Maharaj et al., 2007 [23]
Спектроскопические [Spectroscopic]	ИК-спектроскопия [IR-spectrography]	Германия [Germany]	Rumpel et al., 2003 [24]
Морфологические [Morphologic]	Оптические [Optical]	США [USA], Австралия [Australia], Германия [Germany]	Griffin, Goldberg, 1981 [25]; Fernandes et al., 2003 [26]; Brodowski et al., 2005 [27]
	Микроскопические [Microscopic]	Германия [Germany]	Rumpel et al., 1998 [28]
«Изотопные» [Isotopic]	Радиоуглеродные [Radiocarbon]	Германия [Germany]	Morgenroth et al., 2004 [29]
	^{13}C [13C spectroscopy]	США [USA]	Ussiri et al., 2014 [30]
Магнитные [Magnetic]	ЯМР [NMR spectroscopy]	Канада [Canada]	Simpson, Hatcher, 2004 [31]
Сорбционные [Sorption]	Денсиметрическое фракционирование [Densitometric fractionation]	Россия [Russia]	Куляпина [Kulyapina], 2002 [20]
	Гранулометрическое фракционирование [Granulometric fractionation]	Россия [Russia]	Соколов [Sokolov], 2012 [2]
	Фракционирование по характеру связи с минеральной частью почв [Fractionation by the nature of the relation with the mineral part of soils]	Россия [Russia]	Двуреченский, Середина [Dvurechenskiy and Seredina], 2015 [21]
Биодеградационные [Biodegradation]	Хроматографические [Chromatographic]	Чехия [Czech Republic]	Frouz et al., 2011 [31]
Химические [Chemical]	Ультрафиолетное окисление [Ultraviolet oxidation]	Австралия [Australia]	Skjemstad et al., 1993 [32]
	Мокрого сжигания [Wet combustion]	Все вышеуказанные [All above-mentioned]	Все вышеуказанные и многие другие [All above-mentioned and many others]

Проведенное разными способами определение содержания углерода в эмбриоземах показало, что традиционные методы сухого и мокрого сжигания дают завышенные результаты, особенно ярко это демонстрируют данные по инициальным и органо-аккумулятивным эмбриоземам (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Сравнение методов определения содержания углерода педогенного органического вещества в исследуемых почвах
[Comparison of methods for determining the carbon content of pedogenic organic substance in the investigated soils]

Тип почвы [Soil type]	$C_{сух.}$ (сухое сжигание) [Carbon; Dry combustion], %	$C_{мок.}$ (мокрое сжигание) [Carbon; Wet combustion], %	$C_{пед.}$		$N_{общ}$ [Total nitrogen], %	$C_{мок.}/N$ [Organic carbon/ total nitrogen]	Содержание фракции < 0,01 мм [Clay particles], %
			по C/N [Pedogenic carbon; on C/N]	по ЛПГ** [Pedogenic carbon; on LPHA]			
Уголь [Coal]	53,1* 86,8	36,3 28,1	–	–	1,03 0,98	51,6 88,6	–
Инициальный эмбриозем [Initial embryozem]	8,9 4,4	4,6 2,9	0,9 3,7	4,6 0,9	0,09 0,37	51,1 7,8	36,1 8,3
Органо-аккумулятивный эмбриозем [Organic-accumulative embryozem]	5,2 4,0	3,7 3,0	0,9 3,3	5,7 1,1	0,09 0,33	41,1 9,1	45,3 10,1
Дерновый эмбриозем [Turf embryozem]	3,7 4,2	2,8 3,1	1,0 2,9	5,6 2,0	0,10 0,29	28,0 10,7	44,1 17,5
Гумусово-аккумулятивный эмбриозем [Humus-accumulative embryozem]	3,9 3,8	3,3 3,3	3,9 3,1	5,3 3,2	0,39 0,31	8,5 10,6	41,7 20,8
НСР 05***	0,03 0,20	0,2 0,2	–	–	0,02 0,02	–	0,4 0,3

Примечание. * В числителе – величина, характерная для почв отвалов буроугольных месторождений, в знаменателе – для каменноугольных; ** литогенный потенциал гумусонакопления; *** Наименьшая существенная разница при уровне значимости 5%.
[*Note*. * In the numerator - Value characteristic for brown coal mine dump soils, in the denominator - For coal mine dump soil; ** Lithogenic potential of humus accumulation; *** Smallest significant difference at the significance level of 5%].

Установленное содержание углерода зачастую превышает таковое в естественных почвах прилегающих территорий [33] и не соответствует услови-

ям, при которых возможна аккумуляция педогенного органического вещества. При мокром сжигании погрешность значительна за счет окисления углистых частиц в навеске почвы, при сухом сжигании искажение результатов происходит также за счет углерода карбонатов.

Способ оценки содержания педогенного углерода через величину ЛПГ позволяет минимизировать недостатки методов сжигания. Однако его расчет ведется с учетом количества тонкодисперсных частиц в почвах. По этому показателю эмбриоземы на отвалах буроугольных (Назаровский разрез) и каменноугольных (Листвянский) месторождений существенно различаются (см. табл. 2). В первом случае почвы характеризуются средне- и тяжелосуглинистым гранулометрическим составом. Суглинистый субстрат отвалов Назаровского разреза имеет значительные запасы тонкодисперсной фракции, вследствие чего содержание углерода, рассчитанного по величине ЛПГ, довольно высокое и существенно выше значений, полученных методами мокрого и сухого сжигания. Необходимо учесть, что даже у гумусово-аккумулятивных эмбриоземов субстрат педогенно слабо освоен. Следовательно, метод расчет ЛПГ для почв на таком субстрате дает завышенные результаты и не может быть применим.

Мелкозем почв, формирующихся на отвалах каменноугольных разрезов, характеризуется каменистым составом (см. табл. 2). Процессы почвообразования в таких сильнокаменистых почвах направлены на формирование материала, пригодного к освоению, а накопление тонкодисперсной фракции достигается посредством механизмов биофизического и биохимического выветривания обломков пород [11, 34, 35]. По причине того, что выветривание представляет собой систему органоминеральных взаимодействий, доля органического вещества, аккумулируемого в молодых почвах, пропорциональна содержанию в них глинистых фракций [12]. Поэтому в почвах отвалов, сформированных на плотных породах каменноугольных месторождений, значения ЛПГ наиболее достоверно отражают содержание педогенного органического вещества.

В пользу приемлемости использования величин ЛПГ для почв каменноугольных разрезов говорят также данные, полученные с применением подхода на основе расчета соотношения углерода и азота. Поскольку C/N определяется только для мелкозема, который в эмбриоземах каменноугольных разрезов приурочен исключительно к корнеобитаемой зоне, то полученные значения нельзя экстраполировать на всю почву. В данном случае соотношение C/N может характеризовать содержание педогенного углерода только в биохимически активной ее части. Как указывает И.Н. Госсен [36], полученные таким образом данные необходимо использовать с учетом величины надземной фитомассы. Следовательно, значения содержания педогенного органического вещества в почвах отвалов на плотных породах каменноугольных месторождений, рассчитанные на основе соотношения C/N, не могут приниматься как корректные.

В то же время реализация этого подхода дает приемлемые результаты для почв буроугольных месторождений. Считается, что на поверхности отвалов рыхлых осадочных пород почвообразование идет сравнительно быстро и ограничивается только скоростью освоения исходного субстрата биологическими, а точнее, сукцессионными процессами [37]. Учитывая сказанное, а также то, что минералогический состав тонкодисперсной части эмбриоземов близок к таковому черноземов, гумусообразование и гумусонакопление даже на самых ранних этапах имеют зональные признаки [38, 39]. При этом значения содержания углерода близки к таковым в однотипных почвах, но сформированных на «безугольном фоне». Кроме того, расчеты показали, что в эволюционном ряду эмбриоземов наблюдается увеличение содержания педогенного углерода (см. табл. 2), которое обратно коррелирует с отношением C/N ($r = –0,81$, при $n = 12$). Следовательно, несмотря на все недостатки метода оценки содержания педогенного углерода по соотношению C/N [40], для верхних горизонтов углесодержащих почв отвалов рыхлых пород он является более точным по сравнению с прямым определением углерода, выполняемым при помощи мокрого или сухого сжигания. Наиболее приемлем способ оценки содержания педогенного органического вещества по соотношению C/N зональных почв.

Заключение

Таким образом, проведенные исследования позволяют заключить, что возможности традиционных методов, базирующихся на непосредственном определении содержания углерода при мокром и сухом сжигании, при исследовании почв отвалов угольных месторождений не позволяют оценивать долю педогенного органического углерода. Для углесодержащих почв более точными являются методы дифференциации педогенного и литогенного органического углерода, основанные на использовании показателей, отражающих функциональные особенности педогенного органического вещества. Так, для оценки содержания педогенного органического углерода в почвах, сформированных на отвалах рыхлых пород буроугольных месторождений, наиболее пригоден показатель, рассчитанный из соотношения C/N зональных почв. Применительно к почвам, сформированным на плотных осадочных породах отвалов каменноугольных месторождений, наиболее репрезентативен метод оценки содержания педогенного углерода, основанный на определении величины литогенного потенциала гумусонакопления. Предлагаемые авторами подходы могут быть применимы для решения обозначенного в статье круга задач в целях оценки экологического состояния и ресурсного потенциала почв техногенных ландшафтов. Тем не менее они не претендуют на универсальность и за счет расширения базы аналитических данных, а также географии объектов исследования могут быть усовершенствованы.

Литература

1. Соколов Д.А. Специфика накопления и распределения фракций восстановленных продуктов в эмбриоземах Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 315. С. 214–217.
2. Соколов Д.А. Специфика определения органических веществ педогенной природы в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 17–25.
3. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. № 3. С. 255–261.
4. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
5. Гамзиков Г.П. Азот в земледелии Западной Сибири. М. : Наука, 1981. 266 с.
6. Тюрин И.В. Органическое вещество почв и его роль в почвообразовании и плодородии. Учение о почвенном гумусе. М. : Сельхозгиз, 1937. 287 с.
7. Артемьева З.С. Органическое вещество и гранулометрическая система почвы. М. : ГЕОС, 2010. 240 с.
8. Семенов В.М., Когут Б.М. Почвенное органическое вещество. М. : ГЕОС, 2015. 233 с.
9. Соколов Д.А., Мерзляков О.Э., Доможакова Е.А. Оценка литогенного потенциала гумусонакопления в почвах отвалов каменноугольных месторождений Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2015. № 399. С. 247–253.
10. Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск : Наука, 1975. 300 с.
11. Кусов А.В. Гранулометрическая диагностика внутрипочвенного выветривания обломочного материала в техногенных ландшафтах // Сибирский экологический журнал. 2007. № 5. С. 837–842.
12. Shrestha Raj K., Lal R. Changes in physical and chemical properties of soil after surface mining and reclamation // Geoderma. 2011. № 161. PP. 168–176.
13. Рагим-Заде Ф.К. Почвообразующие породы техногенных ландшафтов // Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1981. С. 166–178.
14. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во МГУ, 1970. 488 с.
15. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М. : Высшая школа, 1973. 400 с.
16. Шишов Л.Л., Дурманов Д.Н., Карманов И.И., Ефремов В.В. Теоретические основы и пути регулирования плодородия почв. М. : Агропромиздат, 1991. 304 с.
17. Андроханов В.А., Курачев В.М. Принципы оценки почвенно-экологического состояния техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 2. С. 165–169.
18. Ussiri D.A.N., Jacinthe P.-A., Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils // Geoderma. 2014. № 214–215. PP. 155–167.
19. Семина И.С., Беланов И.П., Шипилова А.М., Андроханов В.А. Природно-техногенные комплексы Кузбасса : свойства и режимы функционирования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 396 с.
20. Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Специфика накопления органических элементов в почвах техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2004. Т. 11, № 3. С. 345–353.
21. Двуреченский В.Г., Середина В.П. Сравнительная характеристика фракционного и группового состава гумуса в эмбриоземах техногенных ландшафтов горно-таежного пояса Кузбасса // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 6. С. 952–965.
22. Schmidt M.W.I., Skjemstad J.O., Czimczik C.I., Glaser B., Prentice K.M., Gelinas Y., Kuhlbusch T.A.J. Comparative analysis of black carbon in soils // Global Biogeochemical Cycles. 2001. № 15. PP. 163–167.

23. Maharaj S., Barton C.D., Karatkanasis T.A.D., Rowe H.D., Rimmer S.M. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development // Soil Science. 2007. № 172. PP. 292–301.
24. Rumpel C., Balesdent J., Grootes P., Weber E., Kogel-Knabner I. Quantification of lignite- and vegetation-derived soil carbon using 14Cactivity measurements in a forested chronosequence // Geoderma. 2003. № 112. PP. 155–166.
25. Griffin J.J., Goldberg E.D. Sphericity as a characteristic of solids from fossil-fuel burning in lake Michigan sediment // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1981. № 45. PP. 763–769.
26. Fernandes M.B., Skjemstad J.O., Johnson B.B., Wells J.D., Brooks P. Characterization of carbonaceous combustion residues. I. Morphological, elemental and spectroscopic features // Chemosphere. 2003. № 51. PP. 785–795.
27. Brodowski S., Amelung W., Haumaier L., Abetz C., Zech W. Morphological and chemical properties of black carbon in physical soil fractions as revealed by scanning electron microscopy and energy-dispersive X-ray spectroscopy // Geoderma. 2005. № 128. PP. 116–129.
28. Rumpel C., Knicker H., Kogel-Knabner I., Skjemstad J.O., Huttl R.F. Types and chemical composition of organic substance in reforested lignite-rich mine soils // Geoderma. 1998. № 86. PP. 123–142.
29. Morgenroth G., Kretschmer W., Scharf A., Uhl T., Fettweis U., Bens O., Huttl R.F. ^{14}C measurement of soil in post-mining landscapes // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. 2004. № 223. PP. 568–572.
30. Simpson M.J., Hatcher P.G. Determination of black carbon in natural organic substance by chemical oxidation and solid-state 13C Nuclear Magnetic Resonance spectroscopy // Organic Geochemistry. 2004. № 35. PP. 923–935.
31. Frouz J., Cajthaml T., Kribek B., Schaeffer P., Bartuska M., Galertova R., Rojik P., Kristufek V. Deep, subsurface microflora after excavation respiration and biomass and its potential role in degradation of fossil organic substance // Folia Microbiologica. 2011. № 56. PP. 389–396.
32. Skjemstad J.O., Janik L.J., Head M.J., McClure S.G. High-energy ultraviolet photooxidation – a novel technique for studying physically protected organic-substance in clay-sized and silt-sized aggregates // Journal of Soil Science. 1993. № 44. PP. 485–499.
33. Хмелев В.А., Танасиенко А.А. Почвенные ресурсы Кемеровской области и основы их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 477 с.
34. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Доможакова Е.А., Госсен И.Н. Особенности формирования почв техногенных ландшафтов в различных природно-климатических зонах юга Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2012. № 364. С. 225–229.
35. Соколов Д.А., Кулижский С.П. Сингенетичность формирования растительного покрова и окислительно-восстановительных систем в почвах отвалов каменноугольных разрезов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1. С. 22–29.
36. Госсен И.Н., Соколов Д.А. Оценка содержания гумуса в почвах рекультивированных отвалов угольных разрезов Кузбасса // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2014. № 4. С. 33–40.
37. Андроханов В.А., Овсянникова С.В., Курачев В.М. Техноземы: свойства, режимы, функционирование. Новосибирск : Наука, 2000. 200 с.
38. Трофимов С.С., Таранов С.А. Особенности почвообразования в техногенных экосистемах // Почвоведение. 1987. № 11. С. 95–99.
39. Гродницкая И.Д., Трефилова О.В., Шишикин А.С. Агрохимические и микробиологические свойства техногенных почв отвалов (Канско-Рыбинская котловина) // Почвоведение. 2010. № 7. С. 867–878.

40. Тюрин И.В. Органическое вещество почв и его роль в плодородии. М. : Наука, 1965. 319 с.

Авторский коллектив:
Соколов Денис Александрович **–** канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: sokolovdenis@mail.ru
Кулижский Сергей Павлинович – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой почвоведения и экологии почв, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: soil@land.ru
Лим Артем Георгиевич – м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: lim_artyom@mail.ru
Гуркова Евгения Александровна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и геоэкологии Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН (Россия, 667007, Республика Тува, Кызыл, ул. Интернациональная, 117А).
E-mail: sollygeohennet@mail.ru
Нечаева Таисия Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории агрохимии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: taya_@inbox.ru
Мерзляков Олег Эдуардович – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения и экологии почв Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: molege@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2017 г.; повторно 03.08.2017 г.;
Принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

For citation: Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Lim AG, Gurkova EA, Nechaeva TV, Merzlyakov OE Comparative evaluation of methods for determination of pedogenic organic carbon in coal-bearing soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:29-43. doi: 10.17223/19988591/39/2 In Russian, English Summary

Denis A. Sokolov[1], Sergey P. Kulizhskiy[2], Artem G. Lim[2], Evgeniya A. Gurkova[3], Taisia V. Nechaeva[1], Oleg E. Merzlyakov[2]

[1] *Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*
[2] *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*
[3] *Tuvinian Institute for Exploration of Natural Resources, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kyzyl, Russian Federation*

Comparative evaluation of methods for determination of pedogenic organic carbon in coal-bearing soils

The research considered determination of carbon reserves of soil organic substances in coal-bearing soils as an important problem of the study of technogenic landscape soils of coal deposits. Basing on the ability of soils of technogenic landscapes to perform the functions of natural undisturbed soils, the total fund of soil organic substance in such soils is said to be formed not only by humic compounds, but also by oxidized carbonaceous particles. Therefore, only developing the methods for differentiating soil organic substance performing the function of humus, and non-transformed lithogenic

organic substance can solve the problem of evaluating the state of coal-bearing soils. The aim of the work is a comparative evaluation of the possibility of using traditional approaches and two those which we propose to determine the content of pedogenic organic carbon in soils of coal deposit dumps.

Embryosems formed on the surface of coal and brown coal deposit dumps in Kemerovo oblast (N 53°39'; E 86°53') and Krasnoyarsk Krai (N 55°58'; E 90°23') were objects of the research. Methodically, along with traditional methods based on the content of total and organic carbon determination, we use approaches that rely on functional characteristics of soil organic substance. The first approach is based on the ability of soil organic substances to deposit nitrogen in soils. This approach involves calculation of carbon content of pedogenic organic substances using the parameters of soil nitrogen reserves and its ratio with carbon (C / N) in zonal undisturbed soils. The second approach is based on the ability of soil organic substance to form organic and mineral complexes with clay particles. At the same time, the content of pedogenic carbon is determined by the value of lithogenic potential of humus accumulation (LPHA), which depends on the number of clay particles in soils.

Our research has shown that for carbon-containing soils, methods based on determination of total and organic carbon give incorrect results and cannot be used in complex ecological studies of techogenic soils and landscapes. Approbation of the proposed approaches has shown that, the definition of LPHA makes it possible to obtain reliable results for embryozems formed on a dense, stony substrate of coal deposits (See Table 2), since the accumulation of clay particles in such soils is the result of biochemical weathering and their amount is proportional to the reserves of organic substance. For embriozems formed on a loose substrate of brown coal deposit dumps, the results obtained with the help of C / N ratio and nitrogen content in the investigated soils are the most representative (See Table 2). Thus, we can conclude that, even in this approximation, the proposed approaches allow carrying out large-scale studies on evaluating the ecological state and resource potential of coal-bearing soils of technogenic landscapes.

The article contains 2 Tables, 39 References.

Key words: soils of technogenic landscapes; lithogenic potential of humus accumulation; embryozems; dumps of coal deposits; Siberia; lithogenic carbon.

References

1. Sokolov DA. Specificity of accumulation and allocation effractions of the restored products in embriozems of Kuzbas. *Tomsk State University Journal*. 2008;315:214-217. In Russian
2. Sokolov DA. Specificity of determination of paedogenic organic substances in soils of man-caused landscapes of Kuzbass. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2012;2(18):17-25. In Russian, English Summary
3. Kurachev VM, Androkhanov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils of techogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2002;3:255-261. In Russian
4. Kononova MM. Organicheskoe veshchestvo pochvy [Soil organic substance]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 314 p. In Russian
5. Gamzikov GP. Azot v zemledelii Zapadnoy Sibiri [Nitrogen in the agriculture of Western Siberia]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 266 p. In Russian
6. Tyurin IV. Organicheskoe veshchestvo pochv i ego rol' v pochvoobrazovanii i plodorodii. Uchenie o pochvennom gumuse [Organic substance of soils and its role in soil formation and fertility. Soil humus theory]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1937. 287 p. In Russian

7. Artemyeva ZS. Organicheskoe veshchestvo i granulometricheskaya sistema pochv [Organic substance and granulometric system of soils]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 240 p.
8. Semenov VM, Kogut BM. Pochvennoe organicheskoe veshchestvo [Soil organic matter]. Moscow: GEOS Publ.; 2015. 233 p.
9. Sokolov DA, Merzlyakov OE, Domozhakova EA. Estimation of lythogene potential of humus accumulating in soils of coal-mine dumps of Siberia. *Tomsk State University Journal*. 2015;399:247-253. doi: 10.17223/15617793/399/40 In Russian
10. Trofimov SS. Ekologiya pochv i pochvennye resursy Kemerovskoy oblasti [Soil ecology and soil resources of Kemerovo region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. 300 p. In Russian
11. Kusov AV. Granulometricheskaya diagnostika vnutripochvennogo vyvetrivaniya oblomochnogo materiala v tekhnogennykh landshaftakh [Granulometric diagnostics of intersoil erosion of detritus in man-caused landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2007;5:837-842. In Russian
12. Shrestha Raj K, Lal R. Changes in physical and chemical properties of soil after surface mining and reclamation. *Geoderma*. 2011;161:168-176. doi: 10.1016/j.geoderma.2010.12.015
13. Ragim-Zade FK. Pochvoobrazuyushchie porody tekhnogennykh landshaftov [Soil-forming rocks of technogenic landscapes]. In: *Ekologiya i rekul'tivatsiya tekhnogennykh landshaftov* [Ecology and reclamation of tecnogenic landscapes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. pp. 166-178. In Russian
14. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Manual on soil chemical analysis]. Moscow: Moscow University Publ.; 1970. 488 p. In Russian
15. Vadyunina AF, Korchagina ZA. Metody issledovaniya fizicheskikh svoistv pochv i gruntov [Methods for studying physical properties of soils and ground]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1973. 400 p. In Russian
16. Shishov LL, Durmanov DN, Karmanov II, Yefremov VV. Teoreticheskie osnovy i puti regulirovaniya plodorodiya pochv [Theoretical foundations and ways to regulate soil fertility]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1991. 304 p. In Russian
17. Androkhanov VA, Kurachev VM. Principles of the evaluation of soil-ecological sate of technogenic landscapes. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2009;(16)2:165-169. In Russian
18. Ussiri DAN, Jacinthe PA, Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils: A Review. *Geoderma*. 2014;214-215:155-167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015
19. Semina IS, Belanov IP, Shipilova AM, Androkhanov VA. Prirodno-tekhnogennye kompleksy Kuzbassa: svoystva i rezhimy funktsionirovaniya [Natural and technogenic complexes of Kuzbass: Properties and modes of functioning]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2013. 396 p. In Russian
20. Kulyapina ED, Kurachev VM. Specific features of the accumulation of organic components in the soils of technology-caused landscapes. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal.* 2004;11(3):345-353. In Russian
21. Dvurechenskiy VG, Seredina VP. Comparative characterization of the fractional and group composition of humus in embryozems of technogenic landscapes in the mountain–forest zone of the Kuznetsk basin. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(6):789-797. doi: 10.1134/S1995425515060049
22. Schmidt MWI, Skjemstad JO, Czimczik CI, Glaser B, Prentice KM, Gelinas Y, Kuhlbusch TAJ. Comparative analysis of black carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*. 2001;15:163-167. doi:10.1029/2000GB001284
23. Maharaj S, Barton CD, Karatkanasis TAD, Rowe HD, Rimmer SM. Distinguishing "new" from "old" organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development. *Soil Science*. 2007;172:292-301. doi: 10.1097/SS.0b013e31803146e8

24. Rumpela C, Balesdent J, Grootes P, Weber E, Kögel-Knabnebr I. Quantification of lignite- and vegetation-derived soil carbon using 14C activity measurements in a forested chronosequence. *Geoderma*. 2003;112:155-166. doi: 10.1016/S0016-7061(02)00302-6
25. Griffin JJ, Goldberg ED. Sphericity as a characteristic of solids from fossil-fuel burning in lake Michigan sediment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1981;45(5):763-769. doi: 10.1016/0016-7037(81)90047-8
26. Fernandes MB, Skjemstad JO, Johnson BB, Wells JD, Brooks P. Characterization of carbonaceous combustion residues. I. Morphological, elemental and spectroscopic features. *Chemosphere*. 2003;51(8):785-795. doi: 10.1016/S0045-6535(03)00098-5
27. Brodowski S, Amelung W, Haumaier L, Abetz C, Zech W. Morphological and chemical properties of black carbon in physical soil fractions as revealed by scanning electron microscopy and energy-dispersive X-ray spectroscopy. *Geoderma*. 2005;128:116-129. doi: 10.1016/j.geoderma.2004.12.019
28. Rumpel C, Knickerb H, Kögel-Knabner I, Skjemstad JO, Hüttl RF. Types and chemical composition of organic substance in reforested lignite-rich mine soils. *Geoderma*. 1998;86(1-2):123-142. doi: 10.1016/S0016-7061(98)00036-6
29. Morgenroth G, Kretschmer W, Scharf A, Uhl T, Fettweis U, Bens O, Hüttl RF. ^{14}C measurement of soil in post-mining landscapes. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*. 2004;223-224:568-572. doi: 10.1016/j.nimb.2004.04.105
30. Simpson MJ, Hatcher PG. Determination of black carbon in natural organic substance by chemical oxidation and solid-state 13C Nuclear Magnetic Resonance spectroscopy. *Organic Geochemistry*. 2004;35:923-935. doi: 10.1016/j.orggeochem.2004.04.004
31. Frouz J, Cajthaml T, Kribek B, Schaeffer P, Bartuska M, Galertova R, Rojik P, Kristufek V. Deep, subsurface microflora after excavation respiration and biomass and its potential role in degradation of fossil organic substance. *Folia Microbiologica*. 2011;56:389-396. doi: 10.1007/s12223-011-0062-9
32. Skjemstad JO, Janik LJ, Head MJ, McClure SG. High-energy ultraviolet photooxidation: a novel technique for studying physically protected organic-substance in clay-sized and silt-sized aggregates. *Journal of Soil Science*. 1993;44:485-499. doi: 10.1111/j.1365-2389.1993.tb00471.x
33. Khmelev VA, Tanasienko AA. Pochvennye resursy Kemerovskoy oblasti i osnovy ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya [Soil resources of Kemerovo region and the basics of their rational use]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2013. 477 p. In Russian
34. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Domozhakova EA, Gossen IN. Soil forming features under different environmental conditions in anthropogenic landscapes of south Siberia. *Tomsk State University Journal*. 2012;364:225-229. In Russian
34. Sokolov DA, Kulizhskiy SP. Singenesys of vegetation cover and redox systems forming in soils of burrows of coal-pits. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):22-29. doi: 10.17223/19988591/21/2 In Russian, English Summary
35. Gossen IN, Sokolov DA. Estimation of humus content in the soils of coal section reclaimed heaps in Kuzbass. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2014;4(33):33-40.
36. Androkhanov VA, Ovsyannikova SV, Kurachev VM. Tekhnozemy: svoystva, rezhimy, funktsionirovanie [Tekhnozems: Properties, modes, functioning]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2000. 200 p. In Russian
37. Trofimov SS, Taranov SA. Osobennosti pochvoobrazovaniya v tekhnogennykh ekosistemakh [Features of soil formation in tecnogenic ecosystems]. *Pochvovedenie*.1987;11:95-99. In Russian
38. Grodnitskaya ID, Trefilova OV, Shishikin AS. Agrochemical and microbiological properties of technogenic soils on dumps in the Kansk-Rybinsk Depression. *Eurasian Soil Science*.

2010;43(7):867-878. doi: 10.1134/S1064229310070124

39. Tyurin IV. Organicheskoe veshchestvo pochv i ego rol' v plodorodii [Organic substance and its role in fertility]. Moscow: Nauka Publ.; 1965. 319 p. In Russian

Received 24 May 2017; Revised 03 August 2017;
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Sokolov Denis A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: sokolovdenis@mail.ru
Kulizhskiy Sergey P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Soil Science and Soil Ecology, Biological Institute of Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: soil@land.ru
Lim Artem G, Junior Researcher, Laboratory of Biogeochemical and Distance Methods of Environmental Monitoring, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: lim_artyom@mail.ru
Gurkova Evgeniya A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Geoecology, Tuvinian Institute for Exploration of Natural Resources, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 117A Internatsional'naya Str., Kyzyl 667007, Republic of Tuva, Russian Federation.
E-mail: sollygeohennet@mail.ru
Nechaeva Taisiya V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Agrochemistry, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: taya_@inbox.ru
Merzlyakov Oleg E, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Soil Science and Soil Ecology, Biological Institute of Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: molege@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 44–57

БОТАНИКА

УДК 631.529+581.16 (571.56)
doi: 10.17223/19988591/39/3

С.З. Борисова[1], Н.С. Данилова[1, 2]

[1] *Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, г. Якутск, Россия*
[2] *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия*

Эколого-биологическая характеристика редкого для Якутии вида *Hemerocallis minor* (Hemerocallidaceae)

Работа выполнена в рамках проекта: VI.52.1.8. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии (0376-2016-0001; рег. номер АААА-А17-117020110056-0).

Приведены результаты онтогенетического, ценопопуляционного и интродукционного изучения редкого вида Hemerocallis minor. В Якутии местообитания вида ограничены долиной среднего течения р. Лены и не входят в сеть Особо охраняемых природных территорий. Изученные популяции находятся на периферии северной части ареала и изолированы от южносибирских центральных популяций. В онтогенезе вида выделены следующие периоды: латентный, прегенеративный и генеративный. Особи постгенеративного периода не выделены. ЦП 1 площадью 1 120 м^2 расположена на пойменном разнотравно-ячменном лугу в окр. с. Абага Олекминского района. Видовой состав фитоценоза включает 37 видов растений. Травостой густой, общее проективное покрытие – 100%. ЦП 2 площадью всего 10 м^2 расположена на береговом галечнике р. Лены в устье р. Большой Синтях. Здесь, кроме H. minor, другие растения не встречаются. Изученные ЦП нормальные, неполночленные. Численность их крайне низка. Самоподдержание осуществляется только семенным путем. В ЦП 1 преобладают виргинильные особи. Вследствие антропогенного воздействия (сенокос, обрывание цветков на букеты) семенное возобновление в этой популяции нарушено. Местообитание ЦП 2 мало подвержено влиянию деятельности человека, здесь преобладают особи моложе виргинильного состояния. Максимум приходится на имматурные растения, что свидетельствует о молодости ценопопуляции. Испытание H. minor в культуре показало высокие интродукционные возможности вида. Популяции H. minor, созданные в ботанических садах, могут служить резервным фондом для возможных реинтродукционных мероприятий по восстановлению численности природных ценопопуляций.

Ключевые слова: *Hemerocallis minor; периферическая популяция; структура ценопопуляции; онтогенез; интродукция.*

Введение

Сохранение биологического разнообразия входит в национальные программы практически всех стран. В России масштабные изменения природ-

ных экосистем затронули не только центральные районы, но и окраинные регионы, особенно те, где развита добывающая промышленность. Территория Якутии, несмотря на малоосвоенность, также подвержена техногенным преобразованиям. Сильнейшую нагрузку испытывают фитоценозы Центральной и Южной Якутии, особенно в долине р. Лены. Только здесь региональной охране подлежат 76 видов сосудистых растений, из которых 12 включены в Красную книгу РФ [1]. Мероприятия по сохранению редких видов, помимо их инвентаризации, включают исследования состояния популяций, их динамики [2]. Многие виды редких растений в Якутии представлены изолированными от основного ареала периферическими популяциями, в которых идет направленный отбор. Периферические популяции составляют эволюционные потенциал и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу [3]. Мероприятия по сохранению и восстановлению биологического разнообразия должны учитывать генетическое разнообразие изолированных и периферических популяций вида [4–6].

Существуют два подхода к сохранению редких и исчезающих видов растений – *in situ* и *ex situ. In situ* – сохранение вида в природных сообществах – наиболее естественный путь охраны, когда растения остаются активными компонентами ценозов. В России наиболее действенным методом сохранения редких видов растений считается охрана на Особо охраняемых природных территориях (ООПТ). Но при этом современная концепция охраны биологического разнообразия предполагает комплексные меры, направленные на сохранение объектов, находящихся и за пределами сети ООПТ [7].

Поэтому было бы неоправданным отказываться и от второго пути – *ex situ* – сохранения редких растений в ботанических садах [8–10]. Два этих подхода должны гармонично сочетаться [8]. Одним из интересных видов является *Hemerocallis minor* Miller., представленный в Якутии периферическими популяциями, находящимися на большом удалении от центральных популяций. Все местообитания популяций в якутской части ареала не подпадают под охрану ООПТ. Цель работы – изучение популяций *Hemerocallis minor*, их фитоценотической приуроченности, особенностей онтогенеза, возрастной структуры и плотности ценопопуляций, а также интродукционных возможностей вида.

Материалы и методики исследования

Hemerocallis minor Miller (красоднев малый) в Якутии встречается очень редко, нуждается в охране [11], занесен в Красные книги Красноярского края, Новосибирской и Читинской областей [12–14]. Основным лимитирующим фактором является хозяйственная деятельность – освоение территорий произрастания вида, а также сбор на букеты.

H. minor – высокодекоративное растение. Используется в озеленении г. Якутска, хорошо растет в городских условиях. Эффектно смотрится в

групповых посадках в сочетании с касатиками; можно рекомендовать для ландшафтных садов [15]. Использование красоднева малого в озеленении можно рассматривать и как один из путей его сохранения и размножения.

H. minor – восточноазиатский вид. В России распространен в Сибири, на юге Дальнего Востока. За пределами России произрастает в Китае, Монголии, Корее, Японии. В Якутии местообитания *H. minor* ограничены долиной среднего течения р. Лены, наиболее северное местонахождение вида отмечено в долине Лены в 50 км ниже г. Якутска в окр. с. Едейцы (Центральная Якутия) [16], но основные точки произрастания *H. minor* сосредоточены в пределах Юго-Западной Якутии. В Гербарии (SASY) Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (ИБПК) имеются сборы из окр. д. Крестовая выше г. Ленска (колл. Е.Р. Труфанова, 1952), р. Бол. Патом (колл. А. Петрова, 1963), д. Кочегарово выше г. Олекминска (колл. В.М. Михалева, 1977), г. Олекминск (колл. В.М. Михалева, 1974; Х.Х. Данилов, 1974), пос. Пеледуй (колл. П.А. Тимофеев, 1989). В составе коллекций природной флоры Якутского ботанического сада ИБПК и Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова (СВФУ) произрастают образцы, привлеченные в культуру с берега р. Лены в устье р. Большой Синтях (колл. Н.С. Данилова, 1983) и окр. с. Абага Олекминского района (колл. С.З. Борисова, Н.С. Данилова, 2009). Все местообитания *H. minor* в Якутии находятся вне сети ООПТ.

В природе *H. minor* растет на остепненных лугах, лесных опушках, в зарослях приречных кустарников, по берегам рек, на пойменных лугах, галечниках. Предпочитает умеренно влажные места, рыхлые и богатые почвы. Светолюбив. Вид имеет широкую фитоценотическую и экологическую амплитуду. При продвижении на север фитоценозы, в которых представлен вид, сменяются со степных на луговые. Возможно, это связано с происхождением вида, который имеет мезофитную природу.

Для характеристики фитоценотической приуроченности изученных популяций проведены геоботанические описания сообществ с *H. minor*. Ценопопуляционное изучение проводилось согласно рекомендациям, представленным в [17]. При описании онтогенеза применены методы сравнительного морфологического анализа [18–21]. На исследуемых участках учитывались все особи *H. minor*. Для общей оценки самоподдержания ценопопуляции использованы индексы возрастности (Δ) и эффективности (ω) [21–23], доля генеративных особей от числа взрослых и общего числа растений [17]. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Excel for Windows 7.0.

В природных условиях и культуре изучена морфометрия на 25 растениях среднего генеративного возраста в фазе массового цветения [24]. Учитывались следующие параметры: высота генеративных растений, число генеративных побегов, число цветков на одном побеге, диаметр цветка, число зеленых листьев на побеге, длина и ширина листа.

Фенологические наблюдения проводились по методу И.Н. Бейдеман [25], фиксировали фазы вегетации, бутонизации, цветения и плодоношения.

Интродукционные возможности вида оценены по разработанной нами шкале [26]. Оценка устойчивости видов в культуре проводится по пяти показателям: интенсивность плодоношения интродуцентов или полнота прохождения фенологических фаз; семенное и вегетативное самовозобновление, динамика численности особей в питомнике; размеры надземной части интродуцентов относительно размеров растений из природных мест обитания; устойчивость интродуцентов к болезням и вредителям; длительность выращивания образца в культуре. Каждый показатель оценивается по трехбалльной шкале. Суммирование баллов по всем пяти показателям дает возможность выделить высокоустойчивые растения (14–15 баллов), устойчивые (11–13 баллов), слабоустойчивые (8–10 баллов) и неустойчивые (5–7 баллов).

В природных ценопопуляциях работа проводилась в Олекминском районе, интродукционное изучение – в Якутском ботаническом саду ИБПК и Ботаническом саду СВФУ в окр. г. Якутска. Также предпринимались попытки выращивания *H. minor* в долине р. Вилюй в пос. Сунтар. Климатические условия г. Якутска, г. Олекминска и пос. Сунтар приведены в табл. 1.

Таблица 1 [Table 1]

Климатическая характеристика районов исследования
[Climatic characteristics of the study area]

Исследуемые районы [Research area]	Средняя температура воздуха, °С [Average air temperature, ° C]			Средняя продолжительность безморозного периода, дни [Average duration of the frost-free period, days]	Число дней со среднесуточной температурой воздуха выше 10°С [The number of days with the average daily air temperatures above 10°C]	Среднее количество осадков, мм [Average precipitation amount, mm]	
	годовая [Annual]	января [January]	июля [July]			за год [Annual]	за вегетационный период [During the growing season]
Якутск [Yakutsk]	–10,2	–42,6	18,7	93	98	234	158
Олекминск [Olekminsk]	–6,7	–34,2	18,0	92	99	315	208
Сунтар [Suntar]	–7,8	–33,7	17,7	68	94	284	181

Результаты исследования и обсуждение

Для разработки мер охраны и увеличения численности ценопопуляций редких видов растений необходима информация об их биологии и современ-

ном состоянии в природе. Только на основе этих знаний могут быть разработаны научно обоснованные мероприятия по их сохранению.

В Якутии *H. minor* в культуре с 1983 г. В коллекциях выращиваются 2 образца, перенесенные живыми растениями из окрестностей сел Кочегарово (1983 г.) и Абага (2009 г.) Олекминского района. Ниже приводится характеристика онтогенеза *H. minor,* изученного в культуре. В наших наблюдениях онтогенез вида включает 3 периода: латентный, прегенеративный, генеративный. Особи постгенеративного периода не идентифицированы. Сенильные особи ни в природе, ни в культуре также не обнаружены и другими исследователями [27, 28].

Латентный период. Семена *H. minor* – крупные, от 4,0 до 4,5 мм длиной, от 2,8 до 3,7 мм шириной, яйцевидной формы, угловатые, черные с блестящей полированной поверхностью. При лабораторном проращивании семена быстро прорастают в первую неделю, всхожесть составляет 95–98%. При посеве семян в мае в грунт всходы появляются через 20–30 дней. Прорастание семян подземное, в течение продолжительного времени растение сохраняет связь с семенем.

Прегенеративный период. Проростки (*p*) *H. minor* несут по 2 листа, один из которых низовой, другой – ассимилирующий срединный, длиной 9,5–9,7 см, шириной 0,5 см. Продолжительность этого состояния 1,5–2 недели. Ювенильное (*j*) возрастное состояние очень быстротечно, и его почти невозможно идентифицировать. Нарастание 2-го срединного листа сопровождается появлением придаточных корней – в этот момент особи переходят в имматурное (*im*) онтогенетическое состояние, практически минуя ювенильное. Это возрастное состояние длится 40–65 дней, в течение этого времени идет интенсивное нарастание листьев, их число достигает 4–5. С неменьшей интенсивностью происходит нарастание и ветвление придаточных корней, главный корень отмирает, в основании побега формируется корневище. Длина листовой пластинки 12–15 см, ширина 0,4–0,6 см с одной явно выраженной центральной жилкой. В год посева единичные особи могут перейти в виргинильное онтогенетическое состояние, но массовый переход особей в виргинильный возраст (*v*) осуществляется на втором году жизни. В этом состоянии растения находятся в течение всего вегетационного сезона. В этот период происходит нарастание листьев, обычно розетка насчитывает по 7–9 листьев. В основании побега в пазухах листьев закладываются боковые почки, которые дают начало новым боковым побегам. Длина листа составляет 19–23 см, ширина 0,8–1,0 см. Наблюдается разрастание корневой системы, длина ее составляет 14–16 см.

Имеются отличия онтогенеза в природе. В природе ювенильное состояние может длиться от 40 дней и более, особи насчитывают по 1 низовому и 1–2 срединному листу длиной 5 см, шириной 0,3 см. Имматурные и виргинильные особи менее развиты, чем в культуре, длина листовой пластинки первых в среднем составляет 10–12 см, ширина 0,5 см, у виргинильных – 13–14 см и 0,7–0,8 см соответственно.

Генеративный период. Первое цветение красоднева в культуре отмечается на третьем году жизни. По степени развития генеративные особи (*g*) интродуцентов заметно отличаются от растений в природных местообитаниях (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Морфометрические параметры *Hemerocallis minor* в природе и культуре
[*Hemerocallis minor* morphometric parameters in nature and in culture]

Показатель [Parameter]		Природа [Nature]	Культура [Culture]
Высота генеративных растений, см [Generative shoot height, cm]	M±m	53,69±2,01	89,16±2,40
	V, %	14,98	13,45
Число генеративных побегов, шт. [Number of generative shoots per 1 plant, pcs.]	M±m	1,44±0,18	27,04±2,24
	V, %	50,60	41,34
Число цветков на побеге, шт. [Number of flowers per stem, pcs.]	M±m	3,33±0,30	6,67±0,36
	V, %	41,71	29,83
Диаметр цветка, см [Flower diameter, cm]	M±m	7,50±0,74	9,50±0,48
	V, %	18,00	18,36
Число зеленых листьев на побеге, шт. [Number of green leaves on one shoot, pcs.]	M±m	7,46±0,27	7,27±0,22
	V, %	12,97	16,93
Длина листа, см [Leaf length, cm]	M±m	34,04±0,83	65,45±1,57
	V, %	8,84	13,15
Ширина листа, см [Leaf width, cm]	M±m	1,29±0,02	1,96±0,06
	V, %	4,96	17,62

Примечание. M ± m – среднее значение ± ошибка среднего значения, V, % – коэффициент вариации.
[*Note*. M ± m - mean ± SEM values, V,% - Coefficient of variation].

В Юго-Западной Якутии изучены две ценопопуляции *H. minor*. ЦП 1 расположена на пойменном разнотравно-ячменном лугу в окр. с. Абага Олекминского района (рис. 1). Площадь, занимаемая ценопопуляцией *H. minor*, составляет 1 120 м^2. Видовой состав лугового фитоценоза включает 37 видов – *Hordeum brevisubulatum* (cop$_3$), *Geranium pratense* (cop$_3$), *Galium boreale* (cop$_3$), *G. verum* (cop$_3$), *Acetosa thyrsiflorus* (sp), *Thalictrum minus* (sp), *Trifolium lupinaster* (sp), *Vicia cracca* (sp), *Linaria acutiloba* (sp), *Plantago major* (sp), *P. media* (sp), *Achillea millefolium* (sp) и др. С западной и юго-западной сторон участок ограничен зарослями *Salix viminalis*. Травостой густой, общее проективное покрытие – 100%.

ЦП 1 испытывает антропогенное воздействие разного характера – сенокос, выкапывание растений для приусадебных участков, обрывание на букеты. Все это не может не сказаться на семенном возобновлении *H. minor* и, в конечном счете, на возрастном спектре и численности ценопопуляции. Наличие семенного размножения зависит от сроков сенокоса. В редкие годы, когда сенокошение происходит после созревания семян, появляется шанс

для увеличения численности ценопопуляции. На прямую зависимость семенного размножения от сроков сенокоса указывает размещение *H. minor* на участке. На открытом пространстве луга, на достаточном удалении друг от друга произрастают в основном одиночные генеративные особи, семенное размножение которых, вследствие антропогенного воздействия, лимитировано. По окраинам луга, близко к зарослям ивы, *H. minor* образует группы, в каждой группе центром является генеративная особь, которую окружают молодые вегетативные растения семенного происхождения.

Рис. 1. Разнотравно-ячменный луг
с *Hemerocallis minor* в окр. с. Абага (фото С.З. Борисовой)
[**Fig. 1.** Herb-barley meadow with *Hemerocallis minor* around Abaga village. Photo by SZ Borisova]

Поскольку ЦП 1 крайне малочисленная, то подсчитаны все особи. Возрастной спектр ценопопуляции неполночленный, левосторонний, насчитывается 17 взрослых генеративных особей, виргинильных – 50. Не представлены в спектре ювенильные, имматурные, молодые генеративные, сенильные. Общая численность 67 особей. Доля генеративных растений от числа взрослых растений составляет 68,0%, от общего числа растений – 25,4%. Соотношение возрастных состояний свидетельствует о том, что возобновление происходит не ежегодно, лимитируясь, главным образом, хозяйственной деятельностью человека.

ЦП 2 расположена на береговом галечнике р. Лены в устье р. Большой Синтях. Участок мало подвержен антропогенному воздействию. На неболь-

шой площади в 10 м^2 *H. minor* образует чистые заросли. Численность ценопопуляции 62 экз. Возрастной спектр неполночленный, левосторонний, включает ювенильные, имматурные, виргинильные и генеративные особи в соотношении 4 : 32 : 13 : 13. Самоподдержание ценопопуляции семенное. Доля генеративных растений от числа взрослых растений составляет 50,0%, от общего числа растений – 20,9%. Отсутствие субсенильных и сенильных растений, большая доля молодой фракции в возрастном спектре, незначительная занимаемая площадь свидетельствуют о том, что ЦП 2 является молодой.

Изученные ценопопуляции *H. minor* нормальные неполночленные, в возрастном спектре преобладают особи прегенеративного состояния и согласно критерию абсолютного максимума относятся к молодым. Индекс возрастности (Δ) составляет 0,16 (ЦП 2) и 0,22 (ЦП 1). Если в ЦП 2 молодая часть представлена *j*, *im* и *v* особями, то в ЦП 1 – только виргинильными (*v*). Величина индекса эффективности (ω) равна 0,57 у популяции, находящейся в пойменном лугу (ЦП 1), и согласно классификации «дельта-омега» эта ценопопуляция приближается к зреющей. Популяция на галечном берегу (ЦП 2) молодая (ω = 0,40), при отсутствии лимитирующих факторов доля прегенеративных особей будет расти, и популяция может оставаться молодой довольно длительное время.

Обе ценопопуляции крайне малочисленны; необходимы дальнейшие мониторинговые наблюдения за их состоянием и численностью.

Изученные ценопопуляции *H. minor* послужили источниками интродукции для коллекций Якутского ботанического сада и Ботанического сада СВФУ. Необходимость создания интродукционной популяции вида в значительной мере продиктована низкой численностью его природных популяций. Оба образца в культуре ежегодно проходят полный цикл сезонного развития. Различий в сроках прохождения отдельных фенофаз не отмечено. Весеннее отрастание отмечается в середине мая. Вид раннелетнецветущий, что обеспечивается заблаговременной закладкой генеративной сферы побега будущего года. Перед уходом в зиму в подземной почке обычно полностью, иногда частично заложен зачаточный генеративный побег. Цветет со второй декады июня до середины июля. В культуре образует мощные кусты с большим количеством цветоносов, цветки раскрываются неодновременно, последовательно, продолжительность цветения цветка 1–2 дня. Семена созревают в середине – конце августа.

Оценка интродукционных возможностей *H. minor* показала, что в условиях интродукции в окр. г. Якутска вид высокоустойчив, ежегодно цветет и обильно плодоносит. Образует многочисленный жизнеспособный самосев, постоянно увеличивая численность интродукционной популяции молодыми особями. Растения хорошо отзываются на условия культуры, значительно превосходят по морфологическим показателям растения из природных местообитаний (см. табл. 2). Особи *H. minor* в течение 40 лет жизни в культуре не проявляют признаков старости.

Опыты по выращиванию *H. minor* в долине р. Вилюй в пос. Сунтар показали неперспективность интродукции вида в этот регион. Короткий безморозный период, поздние весенние заморозки (см. табл. 1) являются сильным лимитирующим фактором при продвижении *H. minor* на север.

H. minor легко размножается семенами и вегетативно. Семена отличаются высокой всхожестью, не требуют стратификации; посев можно проводить и весной, и осенью. На пятый год жизни красоднев образует мощные кусты, которые можно делить. Оптимальные сроки деления куста – ранняя весна, до весеннего отрастания. Делёнки хорошо приживаются, выпадов почти не наблюдается. Красоднев отзывчив на условия культуры, предпочитает умеренно влажные места, рыхлые и богатые перегноем почвы. Светолюбив.

Создание интродукционной популяции *H. minor*, включающей различные возрастные состояния, может служить резервным фондом для возможных реинтродукционных мероприятий по восстановлению численности нарушенных природных ценопопуляций.

Выводы

1. Вид имеет широкую фитоценотическую и экологическую амплитуду. При продвижении на север фитоценозы, в которых представлен *H. minor*, сменяются со степных на луговые.

2. Онтогенез *H. minor* неполный, включает 3 периода: латентный, прегенеративный и генеративный. Постгенеративный период не выражен. В условиях интродукции онтогенез протекает быстрее. Основная часть особей достигает генеративного периода на третьем году жизни.

3. Изученные ценопопуляции красоднева малого нормальные, неполночленные (отсутствуют особи постгенератиного периода) с максимумом на особях молодой фракции. По классификации «дельта-омега» ценопопуляции относятся к молодым. Самоподдержание ценопопуляций в природе осуществляется только семенным путем; к сожалению, оно нарушено вследствие антропогенного воздействия.

4. Испытание *H. minor* в ботаническом саду показало высокие интродукционные возможности вида. Интродуценты ежегодно и обильно плодоносят, образуя многочисленный жизнеспособный самосев, условия культуры способствуют повышению морфологических показателей вида. Интродукционные популяции *H. minor*, созданные в Якутском ботаническом саду ИБПК и Ботаническом саду СВФУ, могут служить резервным фондом для возможных реинтродукционных мероприятий по восстановлению численности нарушенных природных ценопопуляций этого редкого вида.

Литература

1. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред. Ю.П. Трутнев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

2. Злобин Ю.А. Редкие виды растений : флористический, фитоценотический и популяционный подход // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 422–435.
3. Ивантер Э.В. К разработке экологической концепции периферических популяций // Экология. 2017. № 1. С. 60–65.
4. Jankowska-Wroblewska S., Meyza K., Sztupecka E., Kubera L., Burczyk J. Clonal structure and high genetic diversity at peripheral populations of Sorbus torminalis (L.) Crantz // iForest. Biogeosciences and Forestry. 2016. Vol. 9. PP. 892–900.
5. Levy E., Byrne M., Coates D.J., Macdonald B.M., McArthur S., van Leeuwen S. Contrasting Influences of Geographic Range and Distribution of Populations on Patterns of Genetic Diversity in Two Sympatric Pilbara Acacias // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (10): e0163995. doi: 10.1371/journal.pone.0163995
6. Szczecińska M., Sramko G., Wołosz K., Sawicki J. Genetic Diversity and Population Structure of the Rare and Endangered Plant Species Pulsatilla patens (L.) Mill in East Central Europe // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (3): e0151730. doi.: 10.1371/journal.pone.0151730
7. Баишева Э.З., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Биологическое разнообразие экосистем : подходы к изучению и охране // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 456–466.
8. Скворцов А.К. Охрана редких видов *in situ* и *ex situ*, проблемы и взаимоотношения двух стратегий охраны // Бюллетень Главного ботанического сада. 1991. Вып. 162. С. 3–6.
9. Амельченко В.П., Агафонова Г.И., Катаева Т.Н. Итоги интродукции травянистых редких растений Томской области в Сибирском ботаническом саду Томского университета (1977–2007 гг.) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 1 (2). С. 5–12.
10. Горбунов Ю.Н., Швецов А.Н., Шатко В.Г. Роль ботанических садов России в сохранении генофонда редких и исчезающих растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 2015. № 2. С. 94–103.
11. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. А.П. Исаев. Якутск : Сахаполиграфиздат, 2000. 256 с.
12. Красная книга Красноярского края : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов / отв. ред. Н.В. Степанов. Красноярск : Изд-во СФУ, 2012. 576 с.
13. Красная книга Новосибирской области : Животные, растения и грибы / отв. ред. В.А. Юдкин, Д.Н. Шауло. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск : Арта, 2008. 528 с.
14. Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа : Растения / гл. ред. А.П. Островский. Чита : Стиль, 2002. 280 с.
15. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. Декоративные растения Якутии : Атлас-определитель. М. : Фитон+, 2012. 248 с.
16. Угаров Г.С., Гордеева О.А., Остроухова И.Ю., Поведская Л.И., Кершенгольц Л.М. Красоднев желтый в Центральной Якутии // Охрана природы Якутии : сб. науч. трудов / отв. ред. В.Н. Андреев, И.П. Щербаков. Якутск : Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1979. С. 30–31.
17. Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М. : ВНИИприроды, 1986. 34 с.
18. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды отанического института Академии наук СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
19. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологическая наука. 1975. № 2. С. 7–33.

20. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М. : Наука, 1976. 217 с.
21. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
22. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
23. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. Т. 32, № 1. С. 3–7.
24. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. Вып. 7. 602 с.
25. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск : Наука, 1974. 156 с.
26. Данилова Н.С. Основные закономерности интродукции травянистых растений местной флоры в Центральной Якутии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2000. Вып. 179. С. 3–8.
27. Вяткин А.И. Онтогенез видов *Hemerocallis* в условиях Новосибирска // Бюллетень Главного ботанического сада. 2001. Вып. 182. С. 116–121.
28. Иванова Н.С. Онтогенез *Hemerocallis minor* в условиях интродукции в Центральной Якутии // Труды Томского государственного университета. Сер. биологическая : Ботанические сады. Проблемы интродукции / отв. ред. М.Н. Баландин. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2010. Т. 274. С. 184–185.

Поступила в редакцию 30.11.2016 г.; повторно 25.03.2017 г.; принята 26.04.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Борисова Саргылана Захаровна – канд. биол. наук, доцент, директор Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова (Россия, 677000, г. Якутск, ул. Белинского, 58).
E-mail: borisova_sz@mail.ru
Данилова Надежда Софроновна – д-р биол. наук, профессор, в.н.с. Якутского ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (Россия, 677980, г. Якутск, пр. Ленина, 41).
E-mail: dan51@mail.ru

For citation: Borisova SZ, Nadezhda S. Danilova NS Ecological and biological characteristics of *Hemerocallis minor* (Hemerocallidaceae) species, rare for Yakutia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:44-57. doi: 10.17223/19988591/39/3
In Russian, English Summary

Sargylana Z. Borisova[1], Nadezhda S. Danilova[1, 2]

[1] MK Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation
[2] Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

Ecological and biological characteristics of *Hemerocallis minor* (Hemerocallidaceae) species, rare for Yakutia

Changes in natural ecosystems affected not only the central regions of Russia, but also the regions where extractive industry is developed. The vegetative communities of Central and South Yakutia are experiencing great strain, but especially in the valley of the Lena river. Many species of rare plants are represented by peripheral populations

in the territory of Yakutia. Programs for the conservation and restoration of biological diversity should take into account the genetic diversity of such isolated populations. *Hemerocallis minor* is an Asian species that is common in southern Siberia. The northern boundary of the range of this species passes in the valley of the middle reaches of the Lena river (63º NS). Populations of *H. minor* are at a great distance from other populations in Siberia and they are extremely rare in Yakutia. All known habitats of the species are not protected by the Specially Protected Natural Areas networks. The aim of the research was to study the peripheral populations of *H. minor*, their phytocoenosis, ontogeny, age structure and density of the coenopopulations, as well as the introduction possibilities of the species.

The study was conducted in its natural habitats in Olyekminsky District of Southwest Yakutia. We investigated two locations of coenopopulations of *H. minor*. We examined the abundance, density and ratio of individuals of different age groups in the population to reveal the structure of H. *minor* population. *H. minor* ontogeny is incomplete and includes 3 periods: latent, regenerative and generative. The postgenerative period is not expressed. Ontogeny occurs faster in culture conditions. The main part of individuals reaches the generative period in the third year of life. The first location is a floodplain meadow near Abaga village. The meadow is used for traditional land use. The vegetation is composed of a dense herbaceous layer of tall forbs and graminoids. Species include 37 phanerogams plants. The population of *H. minor* occupies 1120 m^2. The second population of this species is found in pebbly shore of the Lena river near the mouth of the Bol'shoy Sintyah river. The area of this population is small, only 10 m^2. Except *H. minor*, other species do not grow here. In each location, we recorded and classified all individuals into life cycle stage: juvenile, immature, vegetative and flowering individuals. The total number of flowering adults - 17 and vegetative - 50 individuals in the first population. The ratio of age state shows that the process of renewing is not annual and is mainly limited by human activities. The proportion of young plants (juvenile, immature, vegetative individuals) in the second population was higher than in the first. The total number of flowering adults - 13, vegetative - 13, immature - 32, and juvenile - 4 individuals.

Thus, the studied populations of H. minor are normal and incomplete. Both populations are young according to the criterion of the absolute maximum. The results of the classification of "Delta-omega" indicate that the first population is close to maturing. The second population is very young and the proportion of young individuals will grow in the absence of limiting factors. This population can stay young for quite a long time. In nature, the populations themselves are renewed by seeds only, which is often impossible due to anthropogenic impact. These results demonstrate the paucity and vulnerability of this coenopopulations. *H. minor* responds well to the conditions of culture. Plants annually and abundantly bear fruit, forming a numerous viable self-sowing, the conditions of culture contribute to the increase in the morphological characteristics of the species. The introductory populations of *H. minor* can serve as a reserve fund for possible reintroduction activities for restoring the number of disturbed natural coenopopulations of this rare species.

The article contains 1 Figure, 2 Tables, 28 References.

Key words: *Hemerocallis minor*; peripheral population, coenopopulation structure; ontogeny; plant introduction.

Funding: This work was supported by the Budget Project VI.52.1.8 (No AAAA-A17-117020110056-0).

References

1. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Bardunov NV and Novikov VS, editors. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian

2. Zlobin YuA. Rare plant species: Floristic, phytocoenotic, and population approach. *Biology Bulletin Reviews*. 2011;72(6):422-435. In Russian, English Summary
3. Ivanter EV. Revising the ecological concept of peripheral populations. Russ J Ecol. 2017;48:81-85. doi: 10.1134/S1067413617010076
4. Jankowska-Wroblewska S, Meyza K, Sztupecka E, Kubera L, Burczyk J. Clonal structure and high genetic diversity at peripheral populations of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. *iForest. Biogeosciences and Forestry*. 2016;9:892-900. doi: 10.3832/ifor1885-009
5. Levy E, Byrne M, Coates DJ, Macdonald BM, McArthur S, van Leeuwen S. Contrasting influences of geographic range and distribution of populations on patterns of genetic diversity in two sympatric Pilbara Acacias. *PLoS ONE*. 2016;11(10):e0163995. doi: 10.1371/journal.pone.0163995
6. Szczecińska M, Sramko G, Wołosz K, Sawicki J. Genetic diversity and population structure of the rare and endangered plant species *Pulsatilla patens* (L.) Mill in East Central Europe. *PLoS ONE*. 2016;11(3):e0151730. doi: 10.1371/journal.pone.0151730
7. Baisheva EZ, Mirkin BM, Naumova LG, Martynenko VB, Shirokikh PS. Biological diversity of ecosystems: Approaches to investigation and protection. *Biology Bulletin Reviews*. 2015;5:138-147. doi: 10.1134/S2079086415020036
8. Skvortsov AK. Okhrana redkikh vidov *in situ* i *ex situ*, problemy i vzaimootnosheniya dvukh strategiy okhrany [Conservation of rare species *in situ* and *ex situ*, problems and relationships between the two protection strategies]. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1991;162:3-6. In Russian
9. Amelchenco VP, Agafonova GI, Kataeva TN. The results of the introduction of the grass rare plants of the Tomsk region in the Siberian Botanical garden TSU. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2008;1(2):5-12. In Russian
10. Gorbunov YuN, Shvetsov AN, Shatko VG. The role of botanical gardens of russiain preserve the gene pool of rare and endangered plants. *Byulleten' Glavnogo botanocheskogo sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2015;2(201):94-103. In Russian, English Summary
11. *Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). T. 1: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov* [The Red Data Book of the Sakha Republic (Yakutia). Vol. 1: Rare and endangered species of plants and fungi]. Isaev AP, editor. Yakutsk: NIPK «Sakhapoligrafizdat» Publ.; 2000. 256 p. In Russian
12. *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rasteniy i gribov* [The Red Data Book of Krasnoyarsk region: rare and endangered species of plants and fungi]. Stepanov NV, editor. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2012. 576 p. In Russian
13. *Krasnaya kniga Novosibirskoy oblasti: Zhivotnye, rasteniya i griby* [The Red Data Book of Novosibirsk region: Animals, Plants and Fungi]. Yudkin VA and Shaulo DN, editors. Novosibirsk: Arta Publ.; 2008. 528 p. In Russian
14. *Krasnaya kniga Chitinskoy oblasti i Aginskogo Buryatskogo avtonomnogo okruga: Rasteniya* [The Red Data Book of Chita Region and the Agin Buryat Autonomous Okrug: Plants]. Ostrovskiy AP, editor. Chita: Stil' Publ.; 2002. 280 p. In Russian
15. Danilova NS, Borisova SZ, Ivanova NS. Dekorativnye rasteniya Yakutii: Atlas-opredelitel' [Ornamental plants of Yakutia: Atlas determinant]. Moscow: «Fiton+» Publ.; 2012. 248 p. In Russian
16. Ugarov GS, Gordeeva OA, Ostroukhova IYu, Povedskaya LI, Kershengol'ts LM. Krasodnev zheltyy v Tsentral'noy Yakutii [Yellow day-lily in Central Yakutia]. In: *Okhrana prirody Yakutii*. Sbornik nauchnykh trudov [Nature protection in Yakutia. Proceedings]. Andreev VN, Shcherbakov IP, editors. Yakutsk: YaF SO AN SSSR Publ.; 1979. pp. 30-31. In Russian
17. Denisova LV, Nikitina SV, Zaugol'nova LB. Programma i metodika nablyudeniy za tsenopopulyatsiyami vidov rasteniy Krasnoy knigi SSSR [The program and methodology of

observing cenopopulations of plant species of the Red Data Book of the USSR]. Moscow: VNII prirody Publ.; 1986. 34 p. In Russian
18. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnih travyanistyh rasteniy v lugovyh tsenozah [Vital cycle of perennial grasses in the meadow coenosis]. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanika*. 1950;6:7-204. In Russian
19. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskih volnovyh protsessov [Age spectrum of phytocoenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2(134):7-34. In Russian
20. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 217 p. In Russian
21. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIN «Lanar» Publ.; 1995. 224 p. In Russian
22. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On assessing the parameters of plant population age structure]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede*. Sbornik nauchnykh materialov II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara [Life of populations in a heterogeneous environment. Proc. of the II All-Russian Population Seminar]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
23. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5. doi: 10.1023/A:1009536128912
24. Golubev VN. Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi [Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe]. *Trydi Tsentral'nochernozemnogo zapovednika imeni VV Alekhina* [Proceedings of the VV Alekhin Central Chernozem Reserve]. Voronezh: Voronezh State University Publ.; 1962; Vol. 7. 602 p. In Russian
25. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nyh soobchestv [Methods for studying plant phenology and plant communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ., 1974. 156 p. In Russian
26. Danilova NS. The basic regulations of indigenous plant species introduction in Central Yakutia. *Byulleten' Glavnogo botanocheskogo sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2000;179:3-8. In Russian
27. Vyatkin AI. Hemerocallis species ontogeny in Novosibirsk. *Byulleten' Glavnogo botanocheskogo sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2001;182:116-121. In Russian
28. Ivanova NS. Ontogeny of *Hemerocallis minor* in the introduction in Central Yakutia. *Trudy Tomskogo gosuniversiteta. Seriya biologicheskaya: Botanicheskie sady. Problemy introduktsii* [Proceedings of Tomsk State University. Biological series: Botanical gardens. The problems of introduction]. Balandin MN, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2010;274:184-185. In Russian

Received 30 November 2016; Revised 25 March 2017;
Accepted 26 April 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Borisova Sargylana Z, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Botanical Garden, MK Ammosov North-Eastern Federal University, 58 Belinsky Str., Yakutsk 677000, Russian Federation.
E-mail: borisova_sz@mail.ru
Danilova Nadezhda S, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher, Yakut Botanic Garden, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 41 Lenina Pr., Yakutsk 677980, Russian Federation.
E-mail: dan51@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 58–72

УДК 630.18+630.165.6
doi: 10.17223/19988591/39/4

А.В. Климов[1], Б.В. Прошкин[2]

[1] *Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Россия*
[2] *Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия*

Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P.* × *jrtyschensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации

Проведены исследования фенетической дифференциации популяций в зоне гибридизации P. nigra, P. laurifolia и P. × jrtyschensis. На основе анализа изменчивости качественных признаков побега и листа, отвечающих критериям «фена», в одновидовых и гибридных популяциях тополя в бассейне р. Томи выявлены характерные морфотипы для P. nigra, P. laurifolia и P. × jrtyschensis в количестве 2, 3 и 3 соответственно. В изученных популяциях родительских видов и гибридов присутствуют все выделенные морфотипы в разном соотношении, но всегда преобладает один. Выявлен не типичный для P. nigra морфотип с опушением черешка и основания листовой пластинки, возникший, вероятно, вследствие интрогрессии. Установлено, что среди гибридов во всех изученных популяциях преобладают особи с промежуточными качественными признаками листа. С учетом дифференциации побегов кроны гибриды уклоняются к P. laurifolia. Морфотипы упростят идентификацию чистых видов и гибридов и отбор ценных форм в зоне естественной гибридизации.

Ключевые слова: *тополь; гибридизация; гибридные зоны; фены; морфотипы.*

Введение

Природные гибридные зоны древесных растений представляют значительный интерес для исследования эволюционных процессов и служат базой для селекции при отборе хозяйственно ценных форм. В роде *Populus* межвидовая гибридизация широко распространена в настоящее время [1, 2] и, вероятно, сыграла значительную роль в его эволюции [3–5]. Процессы гибридизации и интрогрессии у тополей отличаются при скрещивании видов внутри и между секциями [6]. Скрещивание видов тополя внутри секций протекает симметрично и успешнее в силу их родства. Гибридизация между видами, относящимися к различным секциям, как правило, либо невозможна, либо приводит к образованию маложизнеспособного потомства [7]. Исключение составляют виды секции *Aigeiros* и *Tacamahaca,* которые относительно свободно скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции [2, 8, 9].

Populus nigra (*Aigeiros*) и *P. laurifolia* (*Tacamahaca*) образуют гибридные зоны в поймах рек и притоков Енисея, Абакана и Томи [10], а также в бассейне Черного Иртыша в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая [11, 12].

Populus × *jrtyschensis* – естественный гибрид осокоря и тополя лавролистного, распространенный в местах наложения ареалов родительских видов в Алтае-Саянской горной стране. Он отличается большой изменчивостью листьев и является ценным для селекции [13]. В Китае тополь иртышский был введен в культуру и широко выращивается посредством черенков, взятых из диких популяций, из-за его быстрого роста, прямых стволов и других превосходящих признаков по сравнению с родительскими видами [12]. В России изучение и отбор форм этого вида находятся на начальном этапе [14]. Исследования фенетической дифференциации популяций видов *Populus* ранее не проводились. Поскольку полиморфизм природных популяций служит исходной базой для селекции лесных древесных пород, то целью настоящего исследования явилось изучение изменчивости качественных признаков и выделение на их основе морфотипов у *P. nigra, P. laurifolia* и *P.* × *jrtyschensis* в бассейне р. Томи.

Материалы и методики исследования

Томь является правым притоком р. Оби (устье: высота 68 м; 56°50'00" с. ш.; 84°29'20" в. д.). Она берет начало на юге Кузнецкого Алатау в районе его сочленения с Абаканским хребтом (исток: высота 903 м; 53°39'05" с. ш.; 89°45'50" в. д.). Бассейн реки располагается на границе Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны, в умеренных широтах. Для верхнего и среднего течения р. Томи характерна пойменная многорукавность. Река ветвится, образуя острова, занятые топольниками.

В бассейне р. Томи *P.* × *jrtyschensis* не образует больших чистых насаждений, гибриды отмечены единично или небольшими клонами в составе смешанных насаждений родительских видов [10]. Однако на отдельных участках они встречаются стабильно и в значительном количестве. В ходе полевых исследований 2015–2016 гг. авторы выявили три такие популяции.

Исследования проведены с использованием сравнительно-морфологического метода. На каждой особи изучен комплекс качественных признаков: форма поверхности удлиненных побегов, типы укороченных побегов кроны, опушение укороченного побега, черешка листа, нижней стороны и края листовой пластинки, на основании которых проводили выделение морфотипов.

Качественные признаки отбирали таким образом, чтобы они отвечали критериям «фена»: 1) выявление дискретных признаков и свойств на основе анализа литературных данных и изучения изменчивости в природных популяциях; 2) дополнительный анализ выявленных качественных при-

знаков на «делимость» для идентификации «элементарных» признаков на большом массиве особей; 3) отбор среди обнаруженных качественных альтернативных элементарных признаков таких, которые не зависят от онтогенетических и экологических факторов; 4) отбраковка среди выявленных высоконаследуемых качественных признаков таких, которые неоднозначно диагностируются разными исследователями [15, 16]. Для этого проведено специальное скрупулезное изучение большой коллекции гербарных образцов листьев 180 особей *P. nigra*, 180 – *P. laurifolia* и 72 – *P.* × *jrtyschensis*, отобранных в 15 популяциях (табл. 1). В каждой из них и для общего объема выборки была оценена частота встречаемости (p) морфотипов по формуле [17]:

$$p = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где n – количество особей с выраженным морфотипом; N – объем выборки.

Оценку фенотипического разнообразия популяций проводили, используя индекс Животовского [17].

Таблица 1 [Table 1]

Исследованные популяции тополя
[Studied poplar populations]

Название популяции [Name of the population]	Условные обозначения [Symbols]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев [Number of trees]		
			P. nigra	*P. laurifolia*	*P.* × *jrtyschensis*
Студеный Плес [Studenyy Ples]	SP	53°66'15"N, 88°33'50"E	–	30	–
Вороний [Voroniy]	Vo	53°66'10"N, 88°29'52"E	–	30	–
Чистенький [Chistenkiy]	Ch	53°66'19"N, 88°28'56"E	–	30	–
Майзас [Maysas]	Ma	53°37'24"N, 88°12'48"E	30	30	39
Кийзак [Kiyzak]	Ki	53°72'27"N, 87°94'58"E	30	–	–
Швейник [Shveynik]	Sh	53°48'34"N, 87°28'42"E	30	–	–
Новокузнецк [Novokuznetsk]	No	53°49'04"N, 87°07'23"E	30	–	23
Казанково [Kazankovo]	Ka	53°99'08"N, 87°29'44"E	30	–	–
Ерунаково [Yerunakovo]	Ye	54°09'32"N, 87°47'45"E	30	–	–
Верхняя Терсь [Verkhnyaya Ters]	VT	54°13'00"N, 87°39'48"E	–	30	10
Средняя Маганакова [Srednyaya Maganakova]	SM	54°19'33"N, 87°58'57"E	–	30	–
Итого [Total]			180	180	72

Результаты исследования и обсуждение

Поскольку в природных условиях гибриды не могут успешно конкурировать с родительскими видами, возникновение гибридных популяций в бассейне р. Томи, на наш взгляд, приурочено к нарушенным местообитаниям. На этих участках *P. nigra* и *P. laurifolia* не имеют преимуществ перед *P.* × *jrtyschensis*. В исследованном районе они могут иметь как природное, так и антропогенное происхождение. Первые возникают в пойме как следствие катастрофических нарушений, связанных с динамикой русловых процессов. В отдельные годы снежно-ледовые паводки приводят к значительным разрушениям почвенно-растительного покрова на отдельных участках поймы, что способствует возникновению природных гибридных популяций. Проведенные нами исследования позволили выявить только два таких участка в окр. пос. Майзас (р. Томь) и пос. Осиновое Плесо (р. Верхняя Терсь).

Гибриды в пойме р. Томи часто образуют скопления на участках со значительной антропогенной нагрузкой [10]. К такой «антропогенной» гибридной популяции относится Новокузнецкая.

Морфотипы

Форма поверхности удлиненных побегов. Ранее мы отмечали, что у гибридов, подобно тополю лавролистному, выражена ребристость, которая в их нижней части постепенно исчезает, и они приобретают цилиндрическую форму [10]. Однако в ходе полевых исследований 2016 г. были выявлены особи, у которых, несмотря на «гибридную» форму листовой пластинки, все побеги были либо исключительно цилиндрические, либо исключительно ребристые.

Типы укороченных побегов кроны. У всех исследованных особей *P.* × *jrtyschensis* даже при внешней схожести листовой пластинки с *P. nigra* всегда выражены дискобласты – укороченные розеточные побеги, характерные для *P. laurifolia*.

Опушение укороченного побега. P. nigra имеет голые лептобласты. У *P. laurifolia* наблюдается три их типа: голые укороченные побеги, редко опушенные длинными волосками и густо опушенные короткими волосками. У *P.* × *jrtyschensis* также три типа: голые, редко опушенные волосками разной длины и густо опушенные короткими волосками.

Опушение черешка листа. У *P. nigra* встречаются два типа опушений: черешок полностью голый и черешок редко опушен длинными отстоящими волосками в верхней части и основании листовой пластинки. У *P. laurifolia* – три типа опушения: редкое короткими волосками, редкое изогнутыми длинными волосками, густое короткими волосками, абсолютно голых черешков нет. У *P.* × *jrtyschensis* также встречаются три типа опушения: черешок полностью голый, покрыт редко короткими и длинными волосками и густо короткими волосками.

Опушение нижней стороны и края листовой пластинки. У *P. nigra* на листовой пластинке опушение отсутствует. У *P. laurifolia* наблюдается три его типа: голые, редко опушены длинными волосками по жилкам и краю, густо опушены короткими волосками по жилкам и краю. *P.* × *jrtyschensis* имеет два типа опушения: голые и редко опушенные по жилкам волосками разной длины.

Несмотря на варьирование характера опушения и длины трихом у видов и гибридов, все они являются кроющими, одноклеточными, простыми волосками. Исследованные качественные признаки встречаются только в определенных сочетаниях, которые образуют ряд морфотипов (табл. 2): два у *P. nigra* и по три у *P. laurifolia* и *P.* × *jrtyschensis*. Для оценки их встречаемости было использовано по шесть популяций чистых видов (выборка деревьев n = 360) и три гибридные (n = 72). В изученных популяциях присутствуют все выделенные морфотипы, их соотношения отличаются, но, как правило, преобладает какой-то один.

Почти во всех популяциях тополя черного доминировал 1 ТЧ (голые побеги и листья), исключением явились Майзаская и Новокузнецкая (табл. 2; рис. 1). В первой преобладали особи с опушенными черешками, во второй они лишь незначительно уступали 1 ТЧ. В целом частота встречаемости выделенных морфотипов в общей выборке деревьев (n = 180): 1 ТЧ – 80,5%, 2 ТЧ – 19,5%.

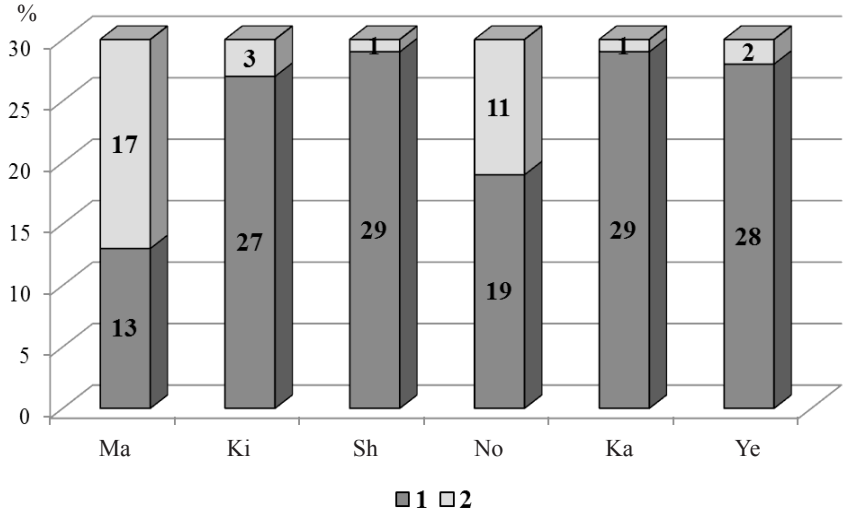


Рис. 1. Распределение морфотипов *P. nigra* в популяциях, шт.
[**Fig. 1.** Distribution of *P. nigra* morphotypes in populations, pieces]

Таблица 2 [Table 2]

Морфотипы по качественным признакам *Populus nigra, P. laurifolia* и *P.* × *jrtyschensis* в бассейне р. Томи
[Morphotypes according to qualitative characteristics of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P.* × *jrtyschensis* in the Tom river basin]

Вид [Species]	Качественные признаки [Qualitative characteristics]					Морфотип* [Morphotype]
	Форма поверхности удлиненных побегов [Surface shape of elongated shoots]	Типы укороченных побегов кроны [Types of short shoots of the crown]	Опушение укороченного побега [Pubescence of the shortened shoot]	Опушение черешка листа [Pubescence of the petiole]	Опушение нижней стороны и края листовой пластинки [Pubescence of the underside and the edge of the leaf blade]	
P. nigra	По всей длине цилиндрические [Along the entire length cylindrical]	Лептобласты [Leptoblasts]	Голый [Naked]	Голый [naked]	Голые [Naked]	1Pn
				Редкое длинными отстоящими волосками в верхней части и основании листовой пластинки [Rare with long, spaced hairs in the upper part and the base of the leaf blade]		2Pn
P. laurifolia	По всей длине ребристые [Along the entire length of the shoot ribbed]	Лептобласты и дискобласты [Leptoblasts and brachyblasts]	Голый [Naked]	Редкое короткими волосками [Rare with short hairs]	Голые [naked]	1Pl
			Редкое длинными волосками [Rare with long hairs]	Редкое изогнутыми длинными волосками [Rare with curved long hairs]	Редкое длинными волосками по жилкам и краю [Rare with long hairs along the veins and the edge]	2Pl
			Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое короткими волосками по жилкам и краю [Dense with short hairs along the veins and the edge]	3Pl

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид [Species]	Качественные признаки [Qualitative characteristics]					Морфотип* [Morphotype]
	Форма поверхности удлиненных побегов [Surface shape of elongated shoots]	Типы укороченных побегов кроны [Types of short shoots of the crown]	Опушение укороченного побега [Pubescence of the shortened shoot]	Опушение черешка листа [Pubescence of the petiole]	Опушение нижней стороны и края листовой пластинки [Pubescence of the underside and the edge of the leaf blade]	
P. × *jrtyschensis*	По всей длине цилиндрические [Along the entire length cylindrical]	Лептобласты и дискобласты [Leptoblasts and brachyblasts]	Голый [Naked]	Голый [Naked]	Голые [Naked]	1P×j
	На 1/2–1/3 ребристые, в нижней части цилиндрические [1/2–1/3 ribbed, in the lower part cylindrical]		Редкое короткими и длинными волосками [Rare with short and long hairs]	Редкое короткими и длинными волосками [Rare with short and long hairs]	Редкое по жилкам короткими и длинными волосками [Rare with short and long hairs along the veins]	2P×j
	По всей длине ребристые [Along the entire length of the shoot ribbed]		Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое короткими волосками [Dense with short hairs]		3P×j

* Pn – *Populus nigra*, Pl – *P. laurifolia*, *P×j* – *P.* × *jrtyschensis*.

Для типичного *P. nigra* нехарактерно опушение листьев и побегов на большей части ареала [18], только на Балканском полуострове встречается описанный как подвид *P. nigra* subsp. *caudina* [19, 20], который характеризуется отчетливо опушенными побегами, листьями и соцветиями. В настоящее время его считают ксероморфным экотипом, приуроченным к средиземноморскому типу климата [21]. Однако обнаруженные нами формы в бассейне Томи, безусловно, не являются экотипами и сильно отличаются характером опушения от *P. nigra* subsp. *caudina*. Они преобладают или встречаются в значительном количестве в смешанных насаждениях с большим количеством гибридов. Возникновение этого морфотипа, на наш взгляд, является следствием интрогрессии. Это подтверждается исследованиями *P.* × *jrtyschensis*, проведенными Jiang et al. [12] в бассейне Черного Иртыша, где бóльшая часть изученных гибридов (87%) оказалась F_1, 9% – беккроссами. Оценка миграции генов показала преобладание в направлении от *P. laurifolia* к *P. nigra*.

Популяции *P. laurifolia* четко распались на две группы (см. табл. 2; рис. 2): в первой преобладает морфотип 2 ТЛ с опушением из редких длинных волосков, во второй – 1 ТЛ с голыми укороченными побегами и листьями и редким опушением черешка короткими волосками. Морфотип 3 ТЛ в значительном количестве отмечен только в популяции Средняя Маганакова. Частота встречаемости морфотипов в общей выборке деревьев (n = 180): 1 ТЛ – 43,4%, 2 ТЛ – 41,6% и 3 ТЛ – 15,0%.

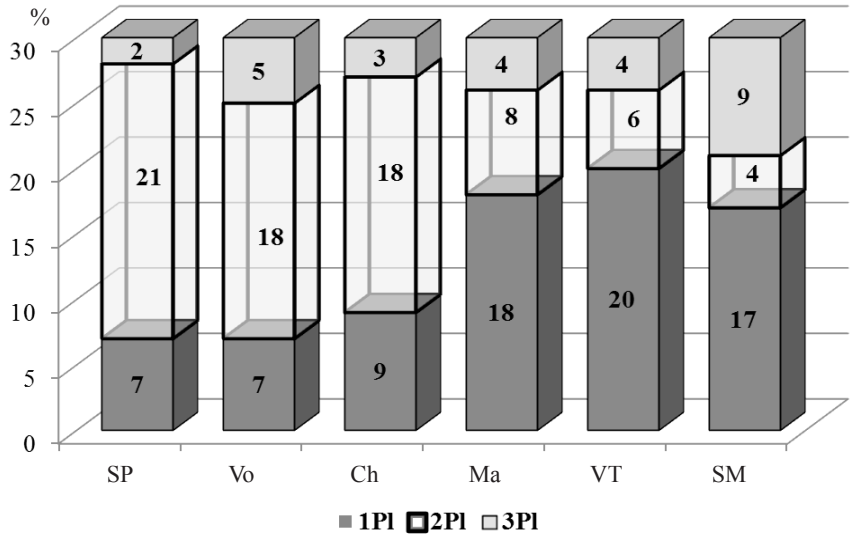


Рис. 2. Распределение морфотипов *P. laurifolia* в популяциях, шт.
[**Fig. 2.** Distribution of *P. laurifolia* morphotypes in populations, pieces]

В изученных популяциях гибридов преобладал морфотип 2 ТИ с промежуточными качественными признаками (см. табл. 2; рис. 3). Частота встречаемости в общей выборке (n = 72): 1 ТИ – 12,5%, 2 ТИ – 65,3% и 3 ТИ – 22,2%.

В процентном соотношении распределение особей в общих выборках по такому признаку, как опушение, явно демонстрирует уклонение гибридов в сторону *P. laurifolia* (рис. 4).

По значению индекса Животовского все изученные популяции чистых видов характеризуются средним уровнем изменчивости ($1 < \mu < 3$) (рис. 5).

Следует отметить, что морфотипы, выделенные по качественным признакам, не отличаются по морфометрическим признакам листа. В каждом из них встречаются, например, как крупнолистные, так и мелколистные формы.

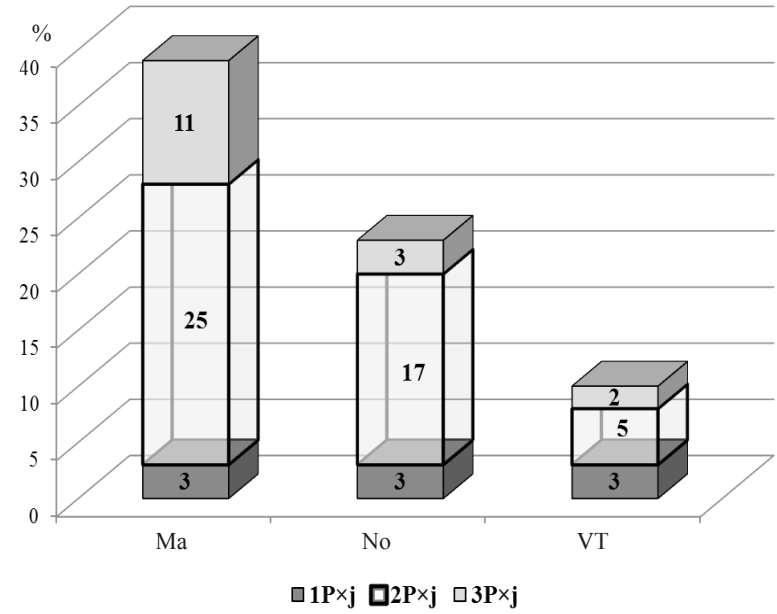


Рис. 3. Распределение морфотипов *P.* × *jrtyschensis* в популяциях, шт.
[**Fig. 3.** Distribution of *P.* × *jrtyschensis* morphotypes in populations, pieces]

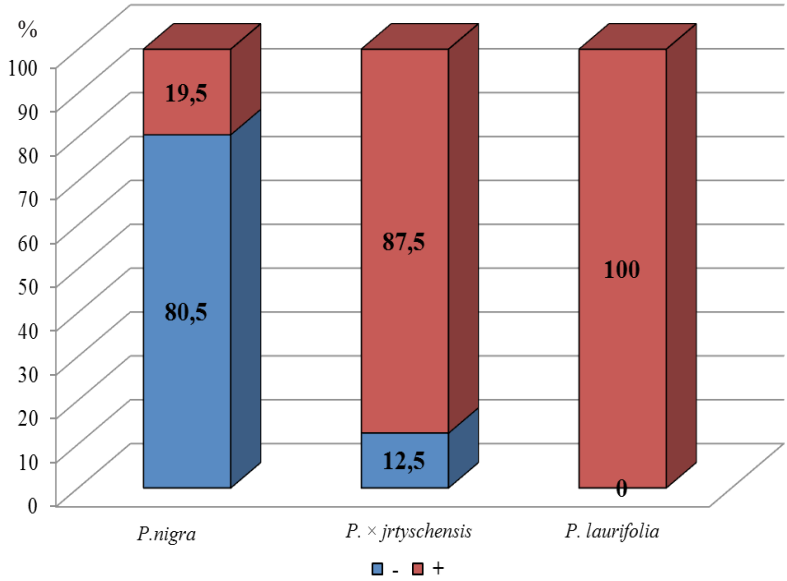


Рис. 4. Распределение признака «опушение» в общих выборках: – нет, + да
[**Fig. 4.** Distribution of the characteristic "pubescence" in general samples: - no, + yes]

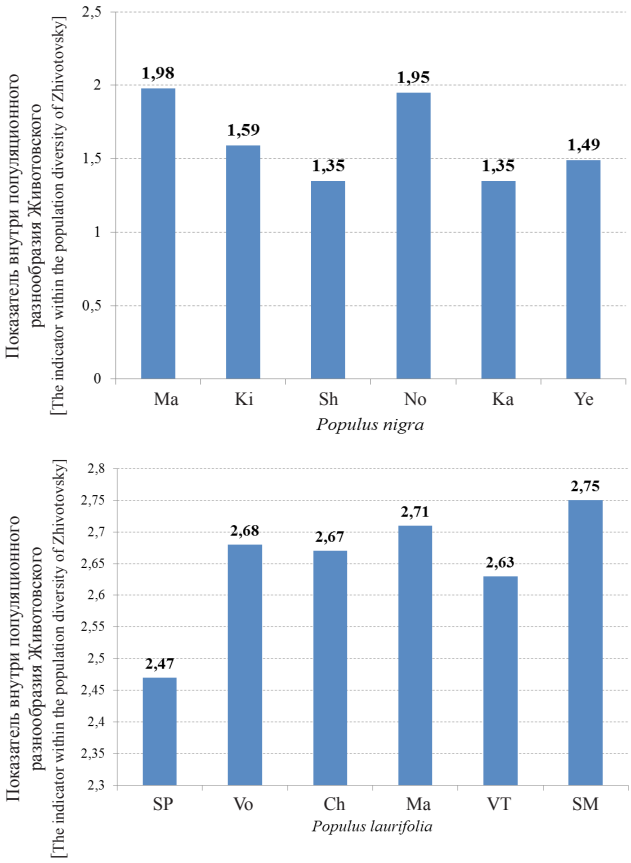


Рис. 5. Фенотипическое разнообразие популяций по морфотипам
[**Fig. 5.** Phenotypic diversity of populations according to morphotypes]

Заключение

На основе анализа изменчивости качественных признаков удлиненных и укороченных побегов и листа, отвечающих критериям «фена», в одновидовых и гибридных популяциях тополя в бассейне р. Томи выявлены характерные морфотипы для *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P.* × *jrtyschensis* в количестве 2, 3 и 3 соответственно. Установлено, что во всех изученных популяциях присутствуют все выделенные морфотипы, их соотношения отличаются, но, как правило, преобладает какой-то один. Выдвинуто предположение, что выявленный нетипичный для *P. nigra* морфотип с опушенным черешком и основанием листовой пластинки возник вследствие интрогрессии. *P.* × *jrtyschensis* на исследованной территории образует популяции, приуроченные к нарушенным местообитаниям, возникновение которых связано с природными и антропогенными факторами. В целом при анализе всего гибридного комплекса прослеживается асимметрия в сторону тополя лавролистного.

Авторы благодарят сотрудников Западно-Сибирского отделения Института леса СО РАН (филиал ФИЦ КНЦ СО РАН), д-ру с.-х. наук В.В. Тараканову и канд. биол. наук Г.С. Тарану, принявших участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

Литература

1. Eckenwalder J.E. Systematics and evolution in Populus // Biology of Populus and its implications for management and conservation / eds. by R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley. NRC Research Press, National Research Council of Canada. 1996. Ch. 1. PP. 7–32.
2. Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations // Annals of Forest Science. 2005. № 62. PP. 601–613.
3. Wang Z.S., Du S.H., Dayanandan S., Wang D.S., Zeng Y.F., Zhang J.G. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of Populus (Salicaceae) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments // PLoS ONE. 2014. Vol. 9: e103645. doi: 10.1371/journal.pone.0103645
4. Du S.H., Wang Z.S., Ingvarsson P.K., Wang D.S., Wang J.H., Wu Z.Q. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related Populus (Salicaceae) species // Molecular Ecology. 2015. № 24. PP. 4994–5005.
5. Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J. Phylogenetic and Taxonomic Status Analyses of the Abaso Section from Multiple Nuclear Genes and Plastid Fragments Reveal New Insights into the North America Origin of Populus (Salicaceae) // Frontier Plant Science. 2017. doi: 10.3389/fpls.2016.02022
6. Floate K.D. Extent and patterns of hybridization among the three species of Populus that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada // Canadian Journal of Botany. 2004. Vol. 82. PP. 253–264.
7. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario // The Forestry Chronicle. 1975. № 51. PP. 240–242.
8. Бессчетнов П.П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Труды института экологии растений и животных (УНЦ АН СССР). 1975. Вып. 91. С. 3–9.
9. Isebrands J.G., Richardson J. Poplars and willows: trees for society and the environment / ed. by J.G. Isebrands and J. Richardson. Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, 2014. PP. 30–39.
10. Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 55–62.
11. Cheng-fu F., Shi-dong Z., Skvortsov A. Salicaceae // Flora of China. 1999. № 4. P. 139–274.
12. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar Populus × jrtyschensis from two distantly related species // BMC Plant Biology. 2016. 16:89. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
13. Yang C.Y., Shen K.M., Mao Z.M. Populus L. Flora Xinjianggensis Tomus 1, vol. 2. Urumqi : Technology & Hygiene Publishing House, 1992. PP. 122–158.
14. Климов А.В., Прошкин Б.В., Тараканов В.В. Гибриды сибирских тополей: перспективы исследований // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 4-го Международного совещания, 24–29 августа. Барнаул, 2015. С. 85–86.

15. Видякин А.И. Методические основы выделения фенов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.) // Новые научные методики и информационные технологии. Сыктывкар : Коми научный центр УрО РАН, 2010. Вып. 65. 28 с.
16. Тараканов В.В., Кальченко Л.И. Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. Новосибирск : Гео, 2015. 107 с.
17. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
18. Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Kurbalija Novičić Z. Variability of European Black Poplar (Populus nigra) in the Danube Basin. Novi Sad : Vojvodinašume, 2014. 128 p.
19. Janjic N. Prilog poznavanju svojti crne topole (P. nigra L.) u Bosni i Hercegovini // Glasnik Zemaljskog muzeja BiH u Sarajevu. 1984. PP. 255–278.
20. Ballian D., Kajba D., Idzojtic M. Morphological diversity of hairy European black poplar (Populus nigra subsp. caudina) // Bulletin Faculty of Forestry. 2006. № 5. PP. 13–22.
21. Kajba D., Ballian D., Idžojtić M. Leaf Morphology Variation of Populus nigra L. in Natural Populations along the Rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina // South-east European Forestry. 2015. № 6. PP. 39–51.

Поступила в редакцию 21.04.2017 г.; повторно 24.07.2017 г.;
Принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Климов Андрей Владимирович – канд. биол. наук, директор научно-образовательного центра «Учебный ботанический сад» Новокузнецкого института (филиала) Кемеровского государственного университета (Россия, 654041, г. Новокузнецк, ул. Циолковского, 23).
E-mail: populus0709@mail.ru
Прошкин Борис Владимирович – аспирант Новосибирского государственного аграрного университета (Россия, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160).
E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

For citation: Klimov AVl, Proshkin BVl. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P.* × *jrtyschensis* Ch. Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:58-72. doi: 10.17223/19988591/39/4 In Russian, English Summary

Klimov Andrey Vl[1], Proshkin Boris Vl[2]

[1] *Novokuznetsk Branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russian Federation*
[2] *Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russian Federation*

Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P.* × *jrtyschensis* Ch. Y. Yang. in the zone of natural hybridization

Natural interspecific hybridization provides extensive opportunities for the selection of valuable forms and serves as a base for the selection of forest tree species. The purpose of this study was to investigate the polymorphism of qualitative characteristics and the isolation, on their basis, of morphotypes in *P. nigra*, *P. laurifolia* and their spontaneous hybrid *P.* × *jrtyschensis*. The knowledge of morphotypes will simplify identification of pure species and hybrids and selection of valuable forms in the zone of natural hybridization of the Tom River basin.

The Tom is the right tributary of the Ob river (estuary: height 68 m, coordinates: 56°50'00"N; 84°29'20"E). It originates in the south of the Kuznetsk Alatau in the area of

its articulation with the Abakan ridge (source: height 903 m, 53°39'05"N; 89°45'50"E). The river basin is located on the border of the West Siberian Plain and the Altai-Sayan mountainous country, in temperate latitudes. For the upper and middle reaches of the Tom River, the flood plain multi-face is typical. The river branches, forming islands occupied by poplar forests.

Morphotypic diversity was studied in 432 individuals from 15 populations of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P.* × *jrtyschensis*. Populations of *P.* × *jrtyschensis* in the Tom River basin are confined to disturbed habitats, whose occurrence is associated with the dynamics of channel processes, or with human economic activity in the floodplain. We carried out these studies using a comparative morphological method. Each complex studied the set of qualitative characteristics: the shape of the surface of elongated shoots, the types of truncated shoots of the crown, the pubescence of the shortened shoot, the leaf petiole, the underside and the edge of the leaf blade, on the basis of which the morphotypes were isolated. Qualitative characteristics were selected in such a way that they met the criteria of "fen": 1) discreteness - alternative; 2) genetic conditioning.

Study of the shape of the surface of elongated shoots of the examined species showed that in *P. nigra* they are always cylindrical, and *P. laurifolia* is ribbed. In hybrids, there are shoots typical of parent species, but the intermediate ones with ribbing in the upper part predominate, which disappears down to the base. All the *P.* × *jrtyschensis* specimens studied, even with the external similarity of *P. nigra* leaf blade, always show shortened rosette shoots characteristic of *P. laurifolia*. In parent species and hybrids, the nature of pubescence and trichome length varies, although the latter are always hiding, unicellular, simple hairs. In general, the pubescence is not typical of *P. nigra*. However, in populations of the Tom River in the foci of hybridization, individuals with developed pubescence are found. In *P. laurifolia* shoots and leaves are of different pubescence degree. Among the individuals of *P.* × *jrtyschensis*, plants with developed pubescence also predominate. The studied qualitative characteristics of shoots and leaves are only found in certain combinations, which form a series of morphotypes. Morphotypes for *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P.* × *jrtyschensis* in 2, 3 and 3, respectively, were detected in single-species and hybrid populations. They are found in all studied populations, in different ratios, but one morphotype always prevails. In *P.* × *jrtyschensis* populations, most individuals have intermediate qualitative characteristics of the leaf. Given the differentiation of shoots, an asymmetry towards *P. laurifolia* is observed for the crowns of hybrids. The presence of a morphotype not typical of *P. nigra* with pubescent petiole and the base of the leaf blade is explained by introgression.

The article contains 5 Figures, 2 Tables, 21 References.

Key words: poplar; hybridization; hybrid zones; fens, morphotypes.

Acknowledgments: The authors are grateful to the staff of the West Siberian Branch of Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Branch of the Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center", Russia) VV Tarakanova, Dr. Sci. (Biol.), and GS Taran, Cand. Sci. (Biol.), who participated in field research and discussion of the results.

References

1. Eckenwalder JE. Systematics and evolution in *Populus*. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation.* Stettler R, Bradshaw HJr, Heilman P and T Hinckley, editors. Canada, Ontario, Ottawa: NRC Research Press; 1996. pp. 7-32.
2. Vanden Broeck A, Villar M, Van Bockstaele E, Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*. 2005;62:601-613. doi: 10.1051/forest:2005072

3. Wang ZS, Du SH, Dayanandan S, Wang DS, Zeng YF, Zhang JG. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments. *PloS ONE* 9:e103645. 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0103645
4. Du SH, Wang ZS, Ingvarsson PK, Wang DS, Wang JH, Wu ZQ. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related *Populus* (Salicaceae) species. *Molecular Ecology.* 2015;24:4994-5005. doi: 10.1111/mec.13368
5. Liu X, Wang Z, Shao W, Ye Z, Zhang J. Phylogenetic and taxonomic status analyses of the *Abaso* section from multiple nuclear genes and plastid fragments reveal new insights into the North America origin of *Populus* (Salicaceae). *Front. Plant Sci.* 2017;7:2022. doi: 10.3389/fpls.2016.02022
6. Floate KD. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany.* 2004;82:253-264. doi: org/10.1139/b03-135
7. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario. *The Forestry Chronicle.* 1975;51:240-242. doi: org/10.5558/tfc51240-6
8. Besschetnov PP. Rol' introgressivnoy gibridizatsii v obrazovanii novykh vidov topoley [The role of introgressive hybridization in the formation of new species of poplars]. *Trudy instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh* (UNTs AN SSSR) [*Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology of the USSR Academy of Sciences*]. 1975;91:3-9. In Russian
9. Isebrands JG, Richardson J. In: *Poplars and willows: trees for society and the environment*. Isebrands JG and Richardson J, editors. Rome, Italy: Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Viale delle Terme di Caracalla; 2014. 699 p. Available at: http://www.fao.org/3/a-i2670e.pdf
10. Klimov AV, Proshkin BV. Morphological identification of *Populus nigra* × *P. laurifolia* natural hybrids in the flood-plain of Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2016;5:55-62. In Russian, English Summary. doi: 10.15372/SJFS20160506
11. Cheng-fu F, Shi-dong Z, Skvortsov A. Salicaceae. *Flora of China*. 1999;4:139-274.
12. Jiang D, Feng J, Dong M, Wu G, Mao K, Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species. *BMC Plant Biology*. 2016;16:89. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
13. Yang CY, Shen KM, Mao ZM. *Populus* L. In: *Flora Xinjianggensis* Tomus 1, vol. 2. Yang CY, editor. Urumqi: Technology & Hygiene Publ. House; 1992:122-158.
14. Klimov AV, Proshkin BV, Tarakanov VV. Gibridy sibirskikh topoley: perspektivy issledovaniy [Hybrids of Siberian poplars: Research prospects]. In: *Conservation of Forest Genetic Resources in Siberia*. Proc. of the 4th Int. Conf. (Barnaul, Russia, 24-29 August 2015]. Barnaul: IP Dvoryadkin BV "Boris i K" Publ.; 2015. pp. 85-86. In Russian
15. Vidyakin AI. Metodicheskie osnovy vydeleniya fenov lesnykh drevesnykh rasteniy (na primere sosny obyknovennoy *Pinus sylvestris* L.) [Methodological bases for the isolation of forest tree fens *(Pinus sylvestris* L.)]. In: *Novye nauchnye metodiki i informatsionnye tekhnologii* [New scientific methods and information technologies]. Syktyvkar: Komi Science Centre of the UD RAS; 2010;65:1-28. In Russian
16. Tarakanov VV, Kal'chenko LI. Feneticheskiy analiz klonovykh i estestvennykh populyatsiy sosny v Altayskom krae. [Phenetic analysis of planned and natural pine populations in Altai Krai]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2015. 107 p. In Russian
17. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population Biometrics]. Moskow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
18. Šiler B, Skorić M, Mišić D, Kovačević B, Jelić M, Patenković A, Kurbalija Novičić Z. Variability of European Black Poplar (*Populus nigra*) in the Danube Basin. Tomović Z and Vasić I, editors. Petrovaradin: Vojvodina šume; 2014 128. p. Available at: http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf

19. Janjic N. Prilog poznavanju svojti crne topole (*P. nigra* L.) u Bosni i Hercegovini. *Glasnik Zemaljskog muzeja BiH u Sarajevu = The Herald of the National Museum of Bosnia and Herzegovina*. 1984:255-278. In Bosnian
20. Ballian D, Kajba D, Idzojtic M. Morphological diversity of hairy European black poplar (*Populus nigra* subsp. caudina). *Bulletin Faculty of Forestry*, *University of Banja Luka.* 2006;5:13-22. URL: http://glasnik-sfbl.rs.ba/glasnik_pdf/Glasnik_5/Glasnik_5_2_13-22.pdf
21. Kajba D, Ballian D, Idžojtić M. Leaf morphology variation of *Populus nigra* L. in natural populations along the rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina. *South-east European Forestry.* 2015;6(1):39-51. doi: http://dx.doi.org/10.15177/seefor.15-06

Received 21 April 2017; Revised 24 July 2017;
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Klimov Andrey Vl, Cand. Sci. (Biol.), Director of Education Center "Botanical Garden", Novokuznetsk Branch of Kemerovo State University, 23 Tsiolkovsky Ave., 654041 Novokuznetsk, Russian Federation.
E-mail: populus0709@mail.ru
Proshkin Boris Vl, PhD Student, Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolubov Ave., 630039 Novosibirsk, Russian Federation.
E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 73–85

УДК 581.52:582.572.225
doi: 10.17223/19988591/39/5

О.А. Кононова[1], А.И. Кононов[2]

[1] Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина, Институт естественных наук, г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия
[2] Вологодский государственный университет, Педагогический институт, г. Вологда, Россия

Виталитетная структура ценопопуляций *Allium angulosum* L. (Alliaceae) в пойме верхнего течения р. Северная Двина (Вологодская область)

Изучена виталитетная структура двух ценопопуляций Allium angulosum L., редкого вида, занесенного в Красную книгу Вологодской области. Установлено, что в разных сообществах поймы верхнего течения р. Северная Двина ценопопуляции данного вида, характеризующиеся сходными показателями численности, плотности и генеративности, существенно различаются виталитетными спектрами. Значения индексов виталитета Q и IVC для ценопопуляции, расположенной в прибрежной части поймы, свидетельствуют о существовании в ней более благоприятных условий для роста и развития растений. В этой ценопопуляции особи высшего и промежуточного классов виталитета составляют в совокупности 83%. Ценопопуляция, расположенная в центральной части поймы, на 77% состоит из особей низшего класса виталитета. Здесь менее благоприятные условия для вида. Разный уровень жизненности особей в этих ценопопуляциях обусловлен межвидовой конкуренцией, влияющей на условия среды (освещение и др.). Следствием ее является разный уровень семенной продуктивности особей и качества семян, формируемых растениями в этих условиях. В ценопопуляции с преобладанием особей высшего и промежуточного классов виталитета растения образуют в 1,5 раза больше семян. Их семена обладают более высокой энергией прорастания и всхожестью, что способствует увеличению роли семенного размножения в самоподдержании этой ценопопуляции.

Ключевые слова: *Allium angulosum L.; редкий вид; ценопопуляция; виталитет; Вологодская область.*

Введение

Сохранение биологического разнообразия всех уровней является одной из основных задач современной биологии [1]. Важную роль в выявлении устойчивости экосистем играют редкие виды, занесенные в Красные книги различного ранга. Они являются наиболее уязвимыми компонентами биоценозов и в первую очередь исчезают при их нарушениях [2]. Детальное

исследование биологии этих видов и особенностей их популяционной организации в ценозах разного типа позволяет решить проблему их сохранения и рационального использования, а также оценить степень устойчивости экосистем в целом [3–4]. В связи с этим комплексное исследование ценопопуляций редких видов, включающее оценку их общего жизненного состояния (виталитета), является актуальной задачей [5, 6]. Известно, что крупные особи обладают большим репродуктивным потенциалом и, как правило, вносят больший вклад в самоподдержание ценопопуляции [7–10].

Целью настоящего исследования является оценка виталитета ценопопуляций *Allium angulosum* L. в сообществах пойменного луга бассейна верхнего течения р. Северная Двина (северо-восточная часть Вологодской области).

Материалы и методики исследования

Род *Allium* L. насчитывает около 800 видов, распространенных почти по всему Северному полушарию, главным образом в странах Средиземноморья, в Малой и Средней Азии [11].

A. angulosum – лук угловатый – вид с бореальным евросибирским ареалом, произрастающий в Средней Европе, европейской части России, юге Западной Сибири и в северной части Казахстана [12–15]. Данный вид находится под охраной более чем в 10 регионах России [16]. В Красную книгу Вологодской области он включен как вид, требующий биологического контроля на ее территории [17–18]. Это вид, обладающий хозяйственно-ценными свойствами, имеющий неясный характер распространения в пределах области и приуроченный к местообитаниям, быстро сокращающим свои площади на ее территории.

A. angulosum – многолетнее луковично-короткокорневищное растение с моноцентрической биоморфой [19].

Это ценное декоративное и пищевое растение. Его широко применяют для озеленения клумб [20], листья и луковицы в свежем виде используют в качестве приправы [21].

В Вологодской области *A. angulosum* изредка встречается в 16 районах, произрастает преимущественно в сообществах пойменных лугов низкого уровня и по берегам водоемов [22, 23]. Согласно шкалам Г. Элленберга [24] он относится к гелиофитам (заселяет хорошо освещенные участки (L = 8)), предпочитает влажные, но не мокрые почвы (F = 8) со слабощелочной и слабокислой реакцией среды (R = 8), способен расти на бедных азотом почвах (N = 2).

Маршрутные исследования с целью обнаружения ценопопуляций (ЦП) вида проведены в июле 2015 г. в пойме верхнего течения р. Северная Двина в пределах Шемогодского сельского поселения Великоустюгского муниципального района Вологодской области (60°45' с. ш., 46°25' в. д. – 60°50' с. ш., 46°30' в. д.).

Описания луговых сообществ в местах обитания вида выполнены с использованием методики Ю.Н. Нешатаева [25]. Оценка условий произрастания в них проведена на основе среднего балла экологических параметров местообитаний ($L_{\text{сообщества}}$) с учетом обилия (проективного покрытия) представленных в них видов, вычисленного по формуле [24]:

$$L_{\text{сообщества}} = \frac{L_1 \cdot S_1 + L_2 \cdot S_2 + \ldots + L_n \cdot S_n}{S_1 + S_2 + \ldots + S_n},$$

где S_i – покрытие в баллах для i-го вида; L_i – значение (балл) экологического фактора для i-го вида ($i = 1,\ldots, n$), n – число видов.

В пределах каждой ЦП заложены пробные площадки размером 0,25 м^2 в количестве 30 штук регулярным или случайно-регулярным способом, на которых согласно общепринятым методикам выполняли учет особей для определения плотности и численности ЦП [26, 27]. В качестве счетной единицы приняты однопобеговые особи семенного происхождения (генеты) и части генет (раметы) – побеги вегетативного происхождения [28, 29].

Оценка виталитета ЦП проведена с использованием метода определения критерия Q Ю.А. Злобина [30] и метода определения коэффициента IVC А.Р. Ишбирдина и М.М. Ишмуратовой [31]. При вычислении показателя Q проведена двухмерная ранжировка 30 генеративных побегов из каждой ЦП на три класса виталитета (a – с высоким, b – средним, c – низким виталитетом) на основе их дифференциации по таким биометрическим параметрам, как высота побега и количество цветков в соцветии, между которыми отмечена положительная корреляция. Индекс виталитета Q определен по формуле:

$$Q = 1/2\,(a + b),$$

где a – доля особей высшего класса виталитета; b – доля особей среднего класса виталитета.

По значению индекса Q определена степень благоприятности условий произрастания вида. Соотношения $½(a + b) > c$ и $½(a + b) \approx c$ свидетельствуют о благоприятных условиях произрастания; $½(a + b) < c$ – о неблагоприятных условиях произрастания.

Коэффициент виталитета IVC вычислен методом взвешивания средних значений на основе четырех признаков, характеризующих мощность вегетативной и генеративной сферы растения (высота побега, число цветков, число плодов и семян в них), согласно формуле

$$\text{IVC} = \frac{\sum_{i=1}^{N} \frac{\bar{x}_i}{\ddot{x}_i}}{N},$$

где $\bar{x}_i$ – среднее значение i-го признака для данной ЦП; $\ddot{x}_i$ – среднее значение i-го признака для всех ЦП; N – число признаков.

Наибольшее значение индекса IVC отвечает наилучшему состоянию ЦП, что позволяет ранжировать их по уровню благоприятности условий.

Проведено проращивание свежих семян *A. angulosum*, собранных в начале августа 2016 г. Эксперимент по проращиванию проведен в августе–сен-

тябре 2016 г. в лабораторных условиях. Семена проращивали в чашках Петри при комнатной температуре, на свету, использовали дождевую воду. Для характеристики процесса прорастания семян выбраны показатели: лаг-время – время в днях между началом эксперимента и началом прорастания; конечное прорастание – процент проросших семян в конце эксперимента [32] (этот термин соответствует в отечественной литературе термину «лабораторная всхожесть») [33]; период прорастания – количество дней, в течение которых семена прорастают [32]; энергия прорастания – процент проросших семян на определенный, условно принятый день (в нашем случае десятые сутки) [33].

Для измерения морфометрических показателей использована линейка (ГОСТ 17435–72). Статистическая обработка материала проведена с применением стандартного пакета MS Excel '03. Для выявления пределов варьирования биометрических признаков определяли среднее арифметическое и ошибку среднего арифметического [34]. Определение координат проведено навигатором Garmin nüvi 1310 (США).

Результаты исследования и обсуждение

В ходе проведенного маршрутного исследования выявлены две ЦП *A. angulosum* и три местонахождения с единичными экземплярами лука. Первая ЦП (ЦП1) расположена на прибрежной части поймы правого берега р. Северная Двина, в 9,5 км северо-восточнее слияния рек Сухона и Юг (60°47'50" с. ш., 46°26'20" в. д.). ЦП1 имеет длину 5 м и ширину 4 м. В ней насчитывается 311 побегов. Общее проективное покрытие сообщества 100%, кустарники занимают 15% площади. Средняя (максимальная) высота травостоя (см) – 51 (97). Количество видов на 100 м^2 – 38, доминирует *Galium boreale* L., содоминирует *Rumex acetosa* L. Имеет место умеренная рекреационная нагрузка в виде вытаптывания (рядом находится место для купания).

Вторая ЦП (ЦП2) находится на расстоянии 5 км от ЦП1, в центральной части поймы р. Северная Двина на берегу ее правого притока – р. Шемогса, на 14,5 км северо-восточнее слияния рек Сухона и Юг (60°50'37" с. ш., 46°29'35" в. д.). ЦП2 имеет длину 15 м и ширину 2 м. В ЦП2 насчитывается 298 побегов. Общее проективное покрытие сообщества 100%, кустарники занимают 15% площади. Средняя (максимальная) высота травостоя (см) – 60 (112). Количество видов на 100 м^2 – 46, доминируют *Galium boreale* L. и *Equisetum pratense* Ehrh. Количество общих видов в данных сообществах – 24. ЦП2 испытывает периодическое вытаптывание (место посещается рыбаками).

Проведенные по спискам видов, представленных в фитоценозах, расчеты показали, что абиотические условия в местах нахождения ЦП во многом сходны, наблюдаются лишь незначительные отличия во влажности (табл. 1). Однако биотические условия в сообществах различаются достаточно сильно: их видовой состав не совпадает более чем на треть (37% видов (14 растений), произрастающих в первом ценозе, не встречаются во втором сообще-

стве, и 48% видов (22 растения), произрастающих во втором сообществе, не встречаются в первом). Высота травостоя в первом ценозе в сравнении со вторым ниже на 9–15 см.

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика условий местообитаний *Allium angulosum* L. по шкалам Г. Элленберга (1991)
[Characteristics of *Allium angulosum* L. habitat conditions on H. Ellenberg's scale (1991)]

Названия шкал [Names of the scales]	Среднее значение экологического фактора [Mean value of the ecological factor]	
	ЦП1 [Coenopopulation 1]	ЦП2 [Coenopopulation 2]
Шкала освещенности (L) [The scale of lighting (L)]	7,76	7,86
Шкала влажности (F) [The scale of humidity (F)]	4,28	5,74
Шкала кислотности (R) [The scale of acidity (R)]	7,29	7,72
Шкала богатства почвы минеральным азотом (N) [The scale of mineral nitrogen presence in soil(N)]	4,82	4.88

Примечание. Максимальные значения экологических факторов: L = 9, F = 12, R = 9, N = 9; значения для *A. angulosum*: L = 8, F = 8, R = 8, N = 4.
[*Note*: The maximum values of ecological factors: L = 9, F = 12, R = 9, N = 9; the values for *A. angulosum*: L = 8, F = 8, R = 8, N = 4].

Известно, что эколого-ценотическая обстановка в первую очередь влияет на виталитет (жизненное состояние) особей, так как он наиболее чувствителен к воздействию неблагоприятного фактора [35]. Снижение уровня жизненности особей является своеобразной адаптацией, которую можно рассматривать как защитный механизм преодоления конкуренции и поддержания численности в условиях повышенной напряженности внутривидовых [36] и межвидовых отношений [37], что подтверждено в ходе исследования виталитетной структуры данных ЦП *A. angulosum*. Установлено, что в разных ценотических условиях ЦП вида, характеризующиеся сходными показателями численности, плотности и генеративности (табл. 2), существенно отличаются виталитетными спектрами (табл. 3). ЦП1 подвержена более слабой межвидовой конкуренции, она имеет высокий уровень представленности особей высшего и промежуточного классов виталитета, которые в совокупности составляют 83%. ЦП2, расположенная в условиях более жёсткой межвидовой конкуренции в сообществе, включающем 46 видов травянистых растений со средней (максимальной) высотой травостоя 60 (112) см, на 77% состоит из особей низшего класса виталитета. Высокий уровень представленности ослабленных особей в ЦП2 связан с тем, что в её условиях ввиду конкуренции с другими видами растений для *A. angulosum* хуже условия освещения и, возможно, увлажнения и температурного режима. В данной ЦП менее благоприятные условия для развития генеративных особей, наблюдается их более быстрое старение, сопровождающееся усилением партикуля-

ции и снижением жизненности на фоне угнетения ростовых процессов. Это подтверждает оценка жизненности этих ЦП по индексу виталитета *Q* [30] и коэффициенту виталитета IVC [31].

Таблица 2 [Table 2]

Демографические характеристики *Allium angulosum* L.
[Demographic characteristics of *Allium angulosum* L.]

Показатели [Parameters]	ЦП1 [Coenopopulation 1]	ЦП2 [Coenopopulation 2]
Площадь ЦП, м^2 [The coenopopulation area, m^2]	20	30
Численность побегов, экз. [The number of shoots, ind.]	311	298
Плотность ЦП, экз./м^2 [The coenopopulation density, ind./m^2]	16	10
Плотность генеративных побегов, экз./м^2 [The density of generative shoots, ind./m^2]	8	5
Плотность вегетативных побегов, экз./м^2 [The density of vegetative shoots, ind./m^2]	7	6
Коэффициент генеративности, % [The coefficient of generativity, %]	52	41

Она свидетельствует о том, что особи в ЦП1 произрастают в значительно более благоприятных условиях, чем особи в ЦП2, так как индекс виталитета *Q* для ЦП1 в 2,5 раза больше доли особей низшего класса виталитета в ней, в то время как этот показатель для ЦП2 в 7 раз меньше доли особей низшего класса виталитета (см. табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Характеристика виталитетной структуры ценопопуляций *Allium angulosum* L.
[Characteristics of the vitality structure of *Allium angulosum* L. coenopopulations]

Показатели виталитетной структуры [The parameters of vitality structure]	ЦП1 [Coenopopulation 1]	ЦП2 [Coenopopulation 2]
Доля особей высшего класса виталитета (*a*), % [The proportion of individuals of the highest class of vitality (*a*), %]	26,67	3,30
Доля особей среднего класса виталитета (*b*), % [The proportion of individuals of the intermediate class of vitality (*b*), %]	56,67	20,00
Доля особей низшего класса виталитета (*c*), % [The proportion of individuals of the lower class of vitality (*c*), %]	16,67	76,70
Индекс виталитета (качества) ЦП *Q* [The index of coenopopulation vitality (quality) *Q*]	41,67	11,65
Индекс виталитета ЦП IVC [The index of coenopopulation vitality IVC]	1,12	0,88

Индекс IVC для ЦП1 больше, чем для ЦП2, что свидетельствует о на-

личии в ней лучших условий для формирования таких признаков, как высота побега, число цветков в соцветии, число плодов и семян. Эти тезисы подтверждаются средними значениями биоморфологических характеристик растений из этих ЦП (табл. 4).

Таблица 4 [Table 4]

Биоморфологические характеристики *Allium angulosum* L.
[Biomorphological characteristics of *Allium angulosum* L.]

Показатели [Parameters]	ЦП1 [Coenopopulation 1]	ЦП2 [Coenopopulation 2]
Высота генеративной особи ($x \pm m_x$), см [The height of generative individuals ($x \pm m_x$), cm]	45,7±4,9	44,8±3,5
Количество цветков в соцветии ($x \pm m_x$), шт. [The number of flowers per inflorescence ($x \pm m_x$), items.]	55,0±12,0	32,4±8,2
Завязывание плодов ($x \pm m_x$), % [Formation of fetuses ($x \pm m_x$), %]	65,6±10,3	63,3±12,8
Семенификация ($x \pm m_x$), % [Formation of seeds ($x \pm m_x$), %]	71,7±12,7	48,3±13,1
Вес 1000 сухих семян, г [The weight of 1000 dry seeds, grams]	1,23±0,14	1,1±0,06

Примечание. x – среднее значение, m_x – среднее отклонение.
[*Note*. x - mean value ± deviation].

Генеративные побеги в ЦП1 образуют больше цветков, плодов и семян, чем побеги в ЦП2, их семена более полновесные, что положительно влияет на процесс прорастания. В ходе эксперимента по проращиванию семян установлено, что семена из ЦП1 имеют более высокую энергию прорастания, их лабораторная всхожесть в 2 раза выше, чем семян из ЦП2 (табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

Основные показатели прорастания семян *Allium angulosum* L.
[Principal germination parameters of *Allium angulosum* L. seeds]

№ ЦП [No Coenopopulation]	Лаг-время, сут [Lag-time, days] ($x \pm m_x$)	Период прорастания, сут [Germination period, days] ($x \pm m_x$)	Энергия прорастания, % [Germination energy, %] ($x \pm m_x$)	Лабораторная всхожесть, % [Laboratory germination, %]
ЦП1 [Coenopopulation 1]	4,0±2,0	9,0±2,7	17,3±9,8	33,3±11,5
ЦП2 [Coenopopulation 2]	6,3±2,2	4,0±1,3	12,0±2,7	17,3±4,4

Примечание. x – среднее значение, m_x – среднее отклонение.
[*Note*. x - mean value ± deviation].

Выводы

В ходе исследований виталитетной структуры ЦП *A. angulosum* в условиях Вологодской области получены следующие результаты:

1) в сообществах пойменного луга в бассейне верхнего течения р. Северная Двина при слабом антропогенном воздействии *A. angulosum* образует

разрозненные ЦП площадью 20–30 м^2 с плотностью 10–16 побегов/м^2 и степенью генеративности 40–50%;

2) ЦП имеют разную виталитетную структуру: в условиях низкой напряженности конкурентных отношений особи высшего и промежуточного классов виталитета составляют в совокупности 83%, при высокой напряженности конкурентных отношений ЦП на 77% состоит из особей низшего класса виталитета;

3) главная причина разного уровня жизненности особей в этих ЦП – межвидовая конкуренция, влияющая на условия среды обитания (освещение и др.). Следствием ее является разный уровень семенной продуктивности особей и качества семян, формируемых в этих условиях. Семена растений в ЦП с преобладанием особей с высоким и средним уровнем жизненности обладают более высокой энергией прорастания и всхожестью, что способствует увеличению роли семенного размножения в самоподдержании этой ЦП.

Литература

1. Савиных Н.П., Шишкина Н.И. Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 2 (34). С. 69–86.
2. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 184 с.
3. Дорошенко К.В. Возможности использования параметров популяций растений для оценки состояния экосистем // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : сб. материалов X Всероссийского популяционного семинара. Ижевск, 2008. С. 251–254.
4. Чадаева В.А. Биоиндикационное значение и роль видов рода *Allium* L. (Alliaceae) в поддержании устойчивости экосистем // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 2. С. 68–73.
5. Елизарьева О.А., Мулдашев А.А., Маслова Н.В., Галеева А.Х. Оценка жизненного состояния ценопопуляций *Astragalus kareliniamus* M. Pop. (Fabaceae) в Башкирском Зауралье // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий : материалы Всероссийской конференции с международным участием (Екатеринбург, 28 мая – 1 июня 2012 г.) / отв. ред. В.А. Мухин. Екатеринбург : Гощицкий, 2012. С. 153–155.
6. Мулдашев А.А., Елизарьева О.А., Маслова Н.В., Галеева А.Х. Оценка жизненности популяций *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) в республике Башкортостан // Вестник Оренбургского государственного университета. 2014. № 6 (167). С. 36–40.
7. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester : Whiley and Sons, 1979. 222 p.
8. Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual review of ecology and systematics. 1974. Vol. 5. PP. 419–463.
9. Soldrig O.T., Mewell S.Y., Kincaid D.T. The population biology of the genus *Viola*. The Demography of *V. sororia* // Journal of Ecology. 1980. № 2. PP. 521–546.
10. Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х. Анализ стратегий выживания видов рода *Allium* L. российской части Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, № 4. С. 104–118. doi: 10.18470/1992-1098-2016-1-104-118
11. Stearn W.T. How many species of *Allium* are known? // Kew Magazine. 1992. Vol. 9. PP. 180–182.

12. Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende chorologie der Zentraleuropaisachen Flora. Jena : Magnus Poser, 1964. Bd. 1. 583 s.
13. Флора европейской части СССР./ отв. ред. А.А. Федоров. Л. : Наука, 1979. Т. IV. С. 261.
14. Stearn W.T. *Allium* L., *Nectaroscordum* Lindley // Flora Europaea. Vol. 5 / eds by T.G. Tutin et al. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1980. PP. 49–69.
15. Ковтонюк Н.К., Баркалов В.Ю., Фризен Н.В. Конспект семейства Alliaceae Borkh. – Луковые флоры Азиатской части России // Turczaninowia. 2009. Т. 12, вып. 3. С. 31–39.
16. Плантариум. Определитель растений on-line. URL: http://www.plantarium.ru/page/view/item/1879.html (дата обращения: 20.07.2016).
17. Суслова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Ширяева О.С., Левашов А.Н. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2013. Т. VII, № 3. С. 93–104.
18. Об учреждении Красной книги Вологодской области : Постановление правительства Вологодской области от 24.02.2015 № 125. URL: http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony_i_postanovleniya/postanovleniya_pravitelstva / 393552 (дата обращения: 03.04.2015).
19. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. : Наука, 1987. 207 с.
20. Кокорева В.А. Луки декоративные. М. : Армада-пресс. 2001. 32 с.
21. Черепнин В.Л. Пищевые растения Сибири. Новосибирск : Наука, 1987. С. 74–75.
22. Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1993. Т. 77, вып. 3. 264 с.
23. Кононов А.И. Современное состояние изученности луков (*Allium* L.) в Вологодской области : материалы IX Межрегиональной научной конференции аспирантов и молодых ученых (24–25 ноября 2015 г). Вологда : ВоГУ, 2015. Ч. 1. С. 280–284.
24. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scriptageobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.
25. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л. : Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
26. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
27. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
28. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М. : Наука, 1976. С. 72–80.
29. Harper J.L. Population biology of plants. London : Acad. press, 1977. 892 p.
30. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
31. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова, М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : сб. материалов VII Всероссийского популяционного семинара (16–21 февр. 2004 г.). Сыктывкар. 2004. Ч. 2. С. 113–120.
32. Shipley B., Parent M. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate // Functional Ecology. 1991. Vol. 5. № 1. P. 111–118.
33. Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М. : Наука, 1981. 112 с.
34. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.

35. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : АН РБ, 2012. С. 102.
36. Стецук Н.П. К вопросу об оценке состояния ценопопуляций орхидных Южного Приуралья // Особь и популяция – стратегии жизни : материалы IX Всероссийского популяционного семинара (Уфа, 2–6 октября 2006 г.). Уфа : Вилли Окслер, 2006. Ч. 2. С. 361–365.
37. Кононова О.А. Оценка виталитетной структуры природных ценопопуляций *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области // Перспективы науки. 2014. Т. 63, № 12. С.7–12.

Поступила в редакцию 09.10.2016 г.; повторно 14.03.2017 г.; принята 26.05.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Кононова Ольга Анатольевна – соискатель ученой степени канд. биол. наук каф. биологии Института естественных наук Сыктывкарского государственного университета имени Питирима Сорокина (Россия, 167001, Республика Коми, г. Сыктывкар, пр. Октябрьский, 55); учитель биологии и английского языка, МБОУ «Аристовская основная общеобразовательная школа» (Россия, 162386, Вологодская область, Великоустюгский район, д. Аристово).
E-mail: olga-aristovo@inbox.ru
Кононов Анатолий Иванович – студент IV курса естественно-географического факультета (специальность: 06.03.01 (биология), профиль: биоэкология) Педагогического института Вологодского государственного университета (Россия, 162000, г. Вологда, пр. Победы, д. 37).
E-mail: tolya-kononov@mail.ru

For citation: Kononova OA, Kononov AI. Vitality structure of *Allium angulosum* L. (Alliaceae) coenopopulations in the floodplain of the upper reaches of the Severnaya Dvina River (Vologda region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:73-85. doi: 10.17223/19988591/39/5 In Russian, English Summary

Olga A. Kononova[1], Anatoliy I. Kononov[2]

[1] Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation
[2] Vologda State University, Pedagogical Institute, Vologda, Russian Federation

Vitality structure of *Allium angulosum* L. (Alliaceae) coenopopulations in the floodplain of the upper reaches of the Severnaya Dvina River (Vologda region)

A comprehensive research of rare and endangered species plays an important role in the conservation of biological diversity. They are the most vulnerable components of biocenosis. An important part of their comprehensive research is the assessment of the coenopopulation vitality. Vitality of individuals is the most sensitive to adverse factors. The investigation of *Allium angulosum* L. is an acute task. It is a rare species included in the Red Data Book of Vologda region. It needs biological control in its territory. The aim of this work was to assess the vitality of *A. angulosum* coenopopulations in the communities of the floodplain of the upper reaches of the Severnaya Dvina river (North-Eastern part of Vologda region).

During the search routes, we discovered two *A. angulosum* coenopopulations. One of them is located on the right bank of the Severnaya Dvina river (60°47'50"N, 46°26'20"E). Another coenopopulation is located on the right bank of the Shemogsa river (60°50'37"N, 46°29'35"E). We described the communities in the locations of the coenopopulations using the method of YuN Neshataev (1987). We estimated ecological conditions of habitats using H. Ellenberg's scales (1991), on the basis of the projective cover of the species found in the communities. We investigated the number and density of the coenopopulations using traditional methods (Rabotnov, 1950; Zhukova, 1995).The cenopopulation vitality structure

was investigated using the method of calculating the IVC index (Ishbirdin, Ishmuratova, 2004) and the method of calculating the Q index (Zlobin, 2009).

The areas of *A. angulosum* coenopopulations are about 20-30 square meters. They have similar demographic structure. Their number is about 300 shoots and their density is 10-16 shoots per one square meter, the coefficient of generativity is from 40 to 50%. They are located in communities characterized by different biotic conditions. The values of the IVC indexes of these coenopopulations indicate that the conditions for this species are more favorable in the community, where the first coenopopulation is located (See Table 2). In this coenopopulation the individuals of the higher and intermediate class vitality constitute 83%. The Q index of the vitality of this coenopopulation is greater than the proportion of the individuals of the lower class vitality in it (See Table 2). It shows favorable conditions for the growth of the species in this community. In another coenopopulation the individuals of lower-class vitality constitute 77%. The Q index of the vitality of this coenopopulation is 7 times less than the proportion of individuals of the lower class vitality in it (See Table 2). This indicates unfavorable conditions for the growth of the species in this community. The main reason for different level of individual vitality in these populations is interspecific competition influencing the conditions of the environment (lighting and other). The consequence of it is a different level of seed productivity of individuals and the quality of seeds they produce in these conditions (See Table 4). In the first coenopopulation *A. angulosum* seeds have higher germination and germination energy than its seeds in the second coenopopulation (See Table 5). It increases the role of seed reproduction in the self-maintenance of this coenopopulation.

The article contains 5 Tables, 37 References.

Key words: *Allium angulosum* L.; rare species; coenopopulation; vitality; Vologda region.

References

1. Savinykh NP, Shishkina NI. *Centaurea sumensis* Kalen. biomorphology from the perspective of species protection. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2016;2(34):69-86. doi: 10.17223/19988591/34/5 In Russian, English Summary
2. Magurran E. Ecological diversity and its measurement. Translated from English by NV Matveeva. Chernov YI, editor. Moscow: Mir Publ.; 1992. 161 p. In Russian
3. Doroshenko KV. Vozmozhnosti ispol'zovaniya parametrov populyatsiy rasteniy dlya otsenki sostoyaniya ekosistem [Possibilities of using the parameters of plant populations for assessing the state of ecosystems]. In: *Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya populyatsionnoy biologii* [Current state and ways of development of population biology. Proc. of the X All-Russian Population Seminar (Izhevsk, Russia, 17-22 November, 2008)]. Izhevsk: Izhevsk Publ.; 2008. pp. 251-254. In Russian
4. Chadaeva VA. Bioindicative significance and the role of *Allium* L. species (Alliaceae) in maintaining of ecosystems stability. *Botanicheskiy vestnik Severnogo Kavkaza = Botanical Bulletin of the North Caucasus*. 2016;2:68-73. In Russian, English Summary
5. Elizaryeva OA, Muldashev AA, Maslova NV, Galeeva AKh. Otsenka zhiznennogo sostoyaniya tsenopopulyatsiy *Astragalus kareliniamus* M. Pop. (Fabaceae) v Bashkirskom Zaural'e [Assessment of the life condition of *Astragalus kareliniamus* M. Pop. (Fabaceae) cenopopulations in the Bashkir Trans-Urals]. In: *Biologicheskoe raznoobrazie rastitel'nogo mira Urala i sopredel'nykh territoriy* [Biological diversity of the plant world of the Urals and adjacent territories. Proc. of the All-Russian Conf. with Int. Participation (Yekaterinburg, Russia, 28 May-1 June, 2012)]. Mukhin VA, editor. Yekaterinburg: Goshchitskiy Publ.; 2012. pp. 153-155. In Russian
6. Muldashev AA, Elizaryeva OA, Maslova NV, Galeeva AKh. Vitality structure of populations *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) of Bashkortostan republic. *Vestnik*

Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Orenburg State University 2014;6(167):36-40. In Russian
7. Grime JP. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Whiley and Sons Publ.; 1979. 222 p.
8. Harper JL, White J. The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*. 1974;5:419-463. doi: 10.1146/annurev.es.05.110174.002223
9. Soldrig OT, Mewell SY, Kincaid DT. The population biology of the genus *Viola*. The Demography of *V. sororia*. *Journal of Ecology*. 1980;2:521-546. doi: 10.1111/j.1558-5646.1981.tb04977.x
10. Chadaeva VA, Shkhagapsoev SKh. Analysis of survival strategies of species *Allium* L. in the Russian Caucasus. *South of Russia: Ecology, development*. 2016;11(4):104-118. doi: 10.18470/1992-1098-2016-1-104-118 In Russian
11. Stearn WT. How many species of *Allium* are known? *Kew Magazine*. 1992;9:180-182.
12. Meusel H, Jager E, Weinert E. Vergleichende chorologie der Zentraleuropaisachen Flora. Jena: Magnus Poser Publ.; 1964. Bd. 1. 583 p.
13. *Flora evropeyskoy chasti SSSR.* Tom IV [Flora of the European part of the USSR. Vol. IV]. Fedorov AA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1979. 261 p. In Russian
14. Stearn WT. *Allium* L., *Nectaroscordum* Lindley. Flora Europaea. Tutin TG et al. editors. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1980. pp. 49-69.
15. Kovtonyuk NK, Barkalov VJu, Friesen NV. Synopsis of the family Alliaceae Borkh. (Onions) of Asian part of Russia. *Turczaninowia*. 2009;12(3-4):31-39 p. In Russian
16. Plantarium. Determinant of plants on-line. *Allium angulosum* L. [Electronic resource]. Available at: http://www.plantarium.ru/page/view/item/1879.html (accessed 20.07.2016).
17. Suslova TA, Czhobadze AB, Philippov DA , Shiryaeva OS, Levashov AN. The second edition of Red Data Book of the Vologda region: Revisions in lists of protected and biological control required species of plants and fungi. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy = Phytodiversity of Eastern Europe*. 2013;7(3):93-104. In Russian
18. Decree of the Government of Vologda Region No. 125 of 24.02.2015 "On the Establishment of the Red Book of Vologda Region" [Electronic resource]. Available at: http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony_i_postanovleniya/postanovleniya_pravitelstva / 393552 (accessed 03.04.2015).
19. Smirnova OV. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov [Structure of the grass cover of broad-leaved forests]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 207 p. In Russian
20. Kokoreva VA. Luki dekorativnye [Decorative onions]. Moscow: Armada-Press Publ.; 2001. 32 p. In Russian
21. Cherepnin VL. Pishchevye rasteniya Sibiri [Food plants of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 74-75. In Russian
22. Orlova NI. Konspekt flory Vologodskoy oblasti. Vysshie rasteniya [The Conspectus of Vologda Region's Flora (Higher Plants)]. In: *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytateley* [Proc. of the St. Petersburg Society of Naturalists]. 1993;77(3):1-264. In Russian
23. Kononov AI. Sovremennoe sostoyanie izuchennosti lukov (*Allium* L.) v Vologodskoy oblasti [Current state of the study of onions (*Allium* L.) in Vologda region]. In: *Materialy IX mezhregional'noy nauchnoy konferentsii aspirantov i molodykh uchenykh* [Proc. of the IX Interreg. Sci. Conf. of Graduate Students and Young Scientists (Vologda, Russia, 24-25 November, 2015)]. Vologda: Vologda State University Publ.; 2015. Vol. 1. pp. 280-284. In Russian
24. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. 1991;18:9-166. In German
25. Neshataev YuN. Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods for analyzing geobotanical materials]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1987. 192 p. In Russian
26. Rabotnov TA. Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseley fitotsenologii [Questions of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology]. *Problemy*

botaniki [*Problems of Botany*]. 1950;1:465-483. In Russian
27. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 223 p. In Russian
28. Smirnova OV. Ob"em schetnoy edinitsy pri izuchenii tsenopopulyatsiy rasteniy razlichnykh biomorf [The volume of a countable unit in the study of cenopopulations of plants of different biomorphs]. In: *Tsenopopulyatsii rasteniy: Osnovnye ponyatiya i struktura* [Plants coenopopulations: Basic concepts and structure]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 72-80. In Russian
29. Harper JL. Population biology of plants. London: Acad. Press; 1977. 892 p.
30. Zlobin YuA. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population Ecology of Plants: Current state, growing points]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2009. 263 p. In Russian
31. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. Adaptivnyy morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rasteniy [Adaptive morphogenesis and ecological and cenotic life strategies of herbaceous plants]. In: *Metody populyatsionnoy biologii.* [Methods of population biology. Proc. of the VII All-Russian Population Seminar (Syktyvkar, Russia, 16-21 February, 2004)]. Syktyvkar: Syktyvkar State University Publ.; 2004. Pt. 2. pp. 113-120. In Russian
32. Shipley B, Parent M. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate. *Functional Ecology*. 1991;5(1):111-118. doi: 10.2307/2389561
33. Poptsov AV, Nekrasov VI, Ivanova IA. Ocherki po semenovedeniyu [Essays on seed production]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. p. 112. In Russian
34. Lakin GF. Biometriya: Uchebnoe posobie dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov [Biometrics: Textbook for Biological specialities of Universities]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
35. Mirkin BM, Naumova LG. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti [Current state of the main concepts of vegetation science]. Ufa: ANRB, Gilem Publ.; 2012. 488 p. In Russian
36. Stetsuk NP. K voprosu ob otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsiy orkhidnykh Yuzhnogo Priural'ya [On assessing the condition of orchid cenopopulations in the Southern Cisurals]. In: *Osob'i populyatsiya – strategii zhizni* [Individual and population as life strategies. Proc. of the IX All-Russian Population Seminar (Ufa, Russia, 2-6 October, 2006)]. Ufa: Villi Oksler Publ.; 2006. Pt. 2. pp. 361-365. In Russian
37. Kononova OA. The estimation of vital structure of gentiana *Cruciata* L. of natural cenopopulations in the Vologda region. *Perspektivy nauki = Science Prospects*. 2014;63(12):7-12. In Russian

Received 09 October 2016; Revised 14 March 2017;
Accepted 26 May 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Kononova Olga A, Applicant for the Cand. Sci. (Biol.) degree, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Syktyvkar State University, 55 Oktyabr'skiy Prospect, Syktyvkar 167001, Komi Republic, Russian Federation; Biology and English teacher, Aristovskaya school, 14 Tsentral'naya Str., Aristovo 162386, Velikiy Ustyug district, Vologda region, Russian Federation.
E-mail: olga-aristovo@inbox.ru
Kononov Anatoliy I, Student, Faculty of Natural Sciences and Geography, Pedagogical Institute, Vologda State University, 37 Pobeda Pr., Vologda 162000, Russian Federation.
E-mail: tolya-kononov@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 86–106

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.5:595.2:622.012 (571.17)
doi: 10.17223/19988591/39/6

Н.И. Еремеева, С.Л. Лузянин

Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Россия

Структура населения герпетобионтных членистоногих при зарастании отвалов угольной промышленности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты
№ 13-04-98029 (р_сибирь_а) и № 16-44-420211 (р_а)

Проведены исследования структуры населения мезогерпетобионтных членистоногих на рекультивируемых породных отвалах Краснобродского и Кедровского угольных разрезов (лесостепная и лесная зоны Кемеровской области). Установлено, что на ранних этапах сукцессии формирование сообществ напочвенной мезофауны членистоногих идет за счет основных групп, слагающих население локальных экосистем: Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta-Entognatha и Insecta-Ectognatha. На 10–15-летних отвалах наблюдается рост динамической плотности мезогерпетобионтов за счет доминантной группы Insecta-Ectognatha. На 15–20-летних отвалах отмечены рост и максимальные значения численных показателей Arachnida, превышающие данные контрольного участка. На 25–30-летних отвалах динамическая плотность мезогерпетобионтных членистоногих снижается в 1,7–2,6 раза, не достигая значений контрольной зоны.

Ключевые слова: *мезофауна; отвалы угольных разрезов; первичная сукцессия.*

Введение

Угольная промышленность является источником комплексного негативного воздействия на окружающую среду. В результате производственной деятельности на поверхность выносятся огромные количества вскрышных пород, которые постепенно складируются, образуя отвалы. Образовавшиеся начальные экосистемы техногенных ландшафтов могут служить хорошей модельной площадкой для изучения многих теоретических и прикладных проблем экологии. В частности, данные территории перспективно рассматривать в качестве моделей для определения скорости и направления восстановительных сукцессий.

Первичная сукцессия начинается сразу же с момента вынесения техногенных элювиев вскрышных пород на поверхность. Первыми техногенно

трансформированные ландшафты заселяют микроорганизмы, затем – сосудистые растения, и одновременно вместе с ними формируется животное население, в том числе и различных групп членистоногих.

Неотъемлемым компонентом естественных и техногенных экосистем являются мезогерпетобионты – членистоногие средних размерных характеристик, которые обитают на поверхности почвы и в подстилке, в пограничной зоне [1]. Представители герпетобия в большом количестве встречаются в ценозах разной степени нарушенности, в том числе антропогенных, быстро реагируют на изменения экологической обстановки. Кроме того, разнообразие и обилие представителей данной группы беспозвоночных – диагностические признаки физического свойства, гидротермических режимов и направления почвообразовательного процесса. В связи с этим изучение данной группы беспозвоночных является важным звеном экологического мониторинга изменений и состояния природных и нарушенных деятельностью человека экосистем.

Исследования отдельных групп мезогерпетобия породных отвалов угольной промышленности проводятся достаточно давно. Часть работ посвящена изучению населения жужелиц [2–10], пауков [11–14], муравьев [15–18]. Немногочисленны работы с анализом общей структуры мезогерпетобия породных отвалов [19–22]. В то же время в представленных работах слабо изучен временной аспект восстановления мезогерпетобия, а таксономическая часть носит лишь фрагментарный характер.

Цель данной работы заключается в изучении разнообразия, обилия и сукцессионных изменений комплексов мезогерпетобионтных членистоногих отвалов угольной промышленности, которые находятся на разных этапах восстановления.

Материалы и методики исследования

Исследования провелены в мае–августе 2013–2016 гг. в Кемеровской области на отвалах Краснобродского и Кедровского угольных разрезов. Кедровский угольный разрез расположен в 25 км к северу от областного центра – г. Кемерово, в лесной зоне на границе северной лесостепи Кузнецкой котловины и северо-западной подтайги Кузнецкого Алатау. Краснобродский угольный разрез находится в лесостепной зоне центральной части Кузнецкой котловины.

Объект исследования – герпетобионтные членистоногие – обитатели поверхности почвы и подстилки, имеющие средние размерные характеристики (мезогерпетобий).

На каждом разрезе выбраны модельные участки на отвалах разного возраста. В качестве контроля изучены характерные биотопы в районе исследования, расположенные в непосредственной близости от отвала. Модельные участки Кедровского разреза кратко обозначены **Ked**, Краснобродского разреза – **Krb**:

Ked-1 (55°30'39"N, 86°04'00"E – координаты расположения участка; 7–10 лет – длительность существования биоценоза): вершина отвала, на котором проведены технический и биологический (посадка сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и эспарцета песчаного *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.) этапы рекультивации, наблюдаются начальные стадии формирования луговых сообществ; в большом числе имеются отдельные участки каменистых россыпей площадью до 3 м^2 из разного формата отвальной породы, полностью лишенные растительности. Проективное покрытие до 50%, на каменистых участках – ниже 10%. Отсутствует задернованность. В травостое преобладают *Onobrychis arenaria*, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg., донник лекарственный *Melilotus officinalis* (L.) Pall., полынь шелковистая *Artemisia sericea* Web. ex Stechm., горлюха ястребинковая *Picris hieracioides* L.

Ked-2 (55°30'31"N, 86°04'13"E; 10–15 лет): на уступе террасы отвала. Проведены технический и биологический этапы рекультивации. На данном участке сформировался разнотравно-злаковый луг, идет процесс формирования древесного яруса. Задернованность местами составляет более 50%. Проективное покрытие 70–90%. Древесные растения, не образуя сомкнутого покрова, составляют до 5% и фрагментарно расположены в пределах площадки. Древесный ярус представлен березой повислой *Betula pendula* Roth, ивой козьей *Salix caprea* L., облепихой крушиновидной *Hippophae rhamnoides* L. В травянистом ярусе преобладают бодяк щетинистый *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski, люцерна серповидная *Medicago falcata* L., *Taraxacum officinale*.

Ked-3 (55°51'39"N, 86°06'17"E; 15–20 лет): вершина отвала, на котором проведены техническая и биологическая рекультивация. Хорошо развит разнотравно-злаковый луг, с доминированием ежи сборной *Dactylis glomerata* L., *Taraxacum officinale*, василька шероховатого *Centaurea scabiosa* L. В то же время имеется древесно-кустарниковая растительность, представленная *Hippophae rhamnoides*, рябиной сибирской *Sorbus sibirica* Hedl. и *Betula pendula*. Задернованность 20–40%. Проективное покрытие 90–100%.

Ked-4 (55°30'44"N, 86°03'30"E; 25–30 лет): рекультивируемый участок (техническая и биологическая рекультивация), расположенный на террасе 30-летнего отвала, на котором сформировался разнотравно-бобово-злаковый луг с включением древесно-кустарниковой растительности. Задернованность составляет более 70%. Проективное покрытие 80–100%, площадь древесно-кустарниковой растительности 30–35%. В травостое доминируют *Onobrychis arenaria*, *Melilotus officinalis* и представители рода мятлик *Poa* L.

Ked-5 (55°55'72"N, 86°16'72"E) – контроль. Представляет собой участок разреженного осиново-пихтового леса с небольшой примесью *Betula pendula* и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. Большую площадь (около 80%) участка занимают поляны, занятые лесным высокотравьем. Проек-

тивное покрытие составляет 95–100%. Доминируют многолетние двудольные травянистые мезогигрофиты (борец северный *Aconitum septentrionale* Koelle, купырь лесной *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., иван-чай узколистный *Chamerion angustifolium* (L.) Holub), почва не задернована.

Krb-1 (54°15'56"N, 86°53’01"E; 7–10 лет): расположен на платообразно выровненной вершине отвала, на котором проведена техническая и биологическая рекультивация. На участке представлены травянистые сообщества (луга в начальных стадиях формирования), а также отдельные экз.емпляры древесных (тополь бальзамический *Populus balsamifera* L.) и кустарниковых (*Hippophae rhamnoides*, *Salix caprea*) растений, не сформировавших к настоящему времени отдельного яруса. Часть поверхности (до 20%) полностью лишена растительности и занята каменистыми россыпями из мелкого формата отвальной породы. Задернованность отсутствует. Проективное покрытие от 20 до 45%, на отдельных открытых каменистых участках – ниже 10%. В травяном покрове преобладают *Artemisia sericea*, марь остистая *Chenopodium aristatum* L., молочай лозный *Euphorbia virgate* Waldst. et Kit.

Krb-2 (54°10'17"N, 86°25'18"E; 10–15 лет): расположен на платообразно выровненной вершине отвала, где проведена техническая рекультивация. На данном участке сформировался разнотравный луг с доминированием *Dactylis glomerata*, *Centaurea scabiosa*, *Medicago falcata*, *Chamerion angustifolium*. Проективное покрытие 50–70%. Площадь древесно-кустарниковой растительности 10–15%.

Krb-3 (54°15'66"N, 86°53'12"E; 15–20 лет): расположен на уступе террасы отвала, где осуществлена техническая и биологическая рекультивация. На данном участке формируется березовый лес (доминирует *Betula pendula*). Задернованность составляет 20–30%. Проективное покрытие 50–60%. В травяном ярусе преобладают вейник наземный *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Cirsium setosum*, земляника зеленая *Fragaria viridis* Duch., донник белый *Melilotus albus* Medik.

Krb-4 (54°10'15"N, 86°25'05"E; 25–30 лет) – выровненная площадка 30-летнего отвала. Хорошо развиты луговые сообщества, представленные участками разнотравно-бобово-злаковых и разнотравно-злаковых лугов. В травостое преобладают мятлик луговой *Poa pratensis* L., *Melilotus officinalis*, чина луговая *Lathyrus pratensis* L., *Centaurea scabiosa*. Проективное покрытие 60–80%. Задернованность 30–40%. Древесные и кустарниковые растения расположены фрагментарно и представлены *Pinus sylvestris*, *Sorbus sibirica* и черемухой уединенной *Padus avium* Mill.

Krb-5 (54°14'72"N, 86°49'27"E) – контрольный участок, берёзовый колок с открытыми полянами (15% площади участка), которые заняты разнотравными луговыми сообществами с преобладанием в травостое вейника тростникового *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Calamagrostis epigeios*, вейника тупочешуйного *Calamagrostis obtusata* Trin. и клопогона вонючего *Cimicifuga foetida* L. Проективное покрытие 95–100%. Почва задернована.

Сомкнутость крон древесного яруса составляет 20–30%, доминирует *Betula pendula*, изредка представлены осина *Populus tremula* L. и *Salix caprea*.

Сбор материала проводили стандартным методом – почвенными ловушками (пластиковые стаканчики объемом 200 мл, диаметр горлышка 70 мм). На каждом участке вкапывали по 10 ловушек, которые осматривали каждые 7–10 дней. В качестве фиксатора использовали 10%-ный раствор уксусной кислоты.

Динамическую плотность членистоногих выражали в количестве экз. емпляров на 10 ловушко-суток (экз./10 лов.-сут). Всего обработано более 950 проб, учтено свыше 12 тыс. особей.

При характеристике мезогерпетобия модельных участков использованы полученные структурные и численные показатели отдельных групп членистоногих, корреляционный анализ (корреляция Спирмена) [23].

Статистическая обработка данных проведена с использованием программ Excel и StatSoft STATISTICA 6.0. Данные представлены в виде среднего арифметического значения со стандартной ошибкой, диаграмм и модели статистически значимых корреляционных связей.

Результаты исследования и обсуждение

В ходе восстановительной сукцессии на породных отвалах формируется гетерогенное население мезогерпетобионтных членистоногих. Так, детальный анализ таксономической структуры показал, что мезогерпетобионтные комплексы включают представителей шести классов членистоногих: Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta-Entognatha и Insecta-Ectognatha (табл. 1–2). Доминируют на всех участках исследования представители класса Insecta-Ectognatha, на которые приходится от 75,0 (Кедровский разрез) до 84,2% (Краснобродский разрез) от общих сборов мезогерпетобионтов на отвалах. В контрольных зонах эти показатели составляют 78,0 и 76,3% соответственно.

Паукообразные (Arachnida) являются второй по численности группой герпетобия (рис. 1). На отвалах Кедровского угольного разреза динамическая плотность населения паукообразных в среднем составляла 13,5 экз./10 лов.-сут, что в 3,2 раза меньше, чем насекомых, а в контроле – в 6,8 раз. На Краснобродском угольном разрезе плотность населения Arachnida на отвалах достигала в среднем 11,4 экз./10 лов.-сут, что в 6,4 раза меньше плотности населения насекомых. В контрольной зоне плотность населения паукообразных и насекомых различалась в 6 раз.

Доля паукообразных в общей структуре мезогерпетобия на отвалах Кедровского угольного разреза (23,3%) превысила данные контроля (11,8%), а на Краснобродском разрезе получены противоположные данные (13,2 и 14,3% соответственно). Средняя динамическая плотность паукообразных на отвалах Кедровского угольного разреза составила 13,5 экз./10 лов.-сут, на Краснобродском – 11,4, в контрольных зонах – 10,4 и 16,0 соответственно.

Паукообразные появляются на отвалах угольных разрезов уже на начальных этапах сукцессии; на 7–10-летних отвалах их динамическая плотность достигает 8,9–14,1 экз./10 лов.-сут. В последующие годы наблюдается дальнейший рост численности Arachnida, достигающий на обоих угольных разрезах максимальных значений (17,9–19,0 экз./10 лов.-сут) на отвалах возрастом 15–20 лет, превосходящих значения контрольной зоны. При последующих процессах восстановительной сукцессии плотность населения паукообразных на отвалах снижается и не достигает численных показателей контрольной зоны (рис. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Таксономический состав и динамическая плотность мезогерпетобия на отвалах Кедровского угольного разреза и в контрольной зоне, экз./10 лов.-сут
[Taxonomic structure and dynamic density of mesoherpetobium on dumps of the Kedrovsky coal mine and in the control zone, specimens/10 trap days] (Mean±SE)

Группа [Group]	Отвалы [Dumps]				Контроль [Control]
	Ked-1 (55°30'39"N, 86°04'00"E)	Ked-2 (55°30'31"N, 86°04'13"E)	Ked-3 (55°51'39"N, 86°06'17"E)	Ked-4 (55°30'44"N, 86°03'30"E)	Ked-5 (55°55'72"N, 86°16'72"E)
Crustacea	0,02±0,01	–	0,01±0,001	0,74±0,20	0,04±0,02
Arachnida	14,09±1,45	14,39±3,11	17,86±2,58	7,73±1,33	10,36±0,87
Chilopoda	0,86±0,12	0,88±0,29	0,07±0,02	0,10±0,06	4,55±0,61
Diplopoda	–	–	–	0,01±0,001	1,94±0,39
Insecta-Entognatha	0,72±0,25	0,06±0,04	0,27±0,08	0,01±0,001	2,39±0,34
Insecta-Ectognatha	41,76±2,27	57,71±8,70	38,78±2,98	35,66±3,91	68,28±4,71
Всего членистоногих [Total number of arthropods]	57,48±3,15	73,04±10,60	56,99±4,75	44,23±4,97	87,57±5,58

Таблица 2 [Table 2]

Таксономический состав и динамическая плотность мезогерпетобия на отвалах Краснобродского угольного разреза и в контрольной зоне, экз./10 лов.-сут
[Taxonomic structure and dynamic density of mesoherpetobium on dumps of the Krasnobrodsky coal mine and in the control zone, specimens/10 trap days] (Mean±SE)

Группа [Group]	Отвалы [Dumps]				Контроль [Control]
	Krb-1 (54°15'56"N, 86°53'01"E)	Krb-2 (54°10'17"N, 86°25'18"E)	Krb-3 (54°15'66"N, 86°53'12"E)	Krb-4 (54°10'15"N, 86°25'05"E)	Krb-5 (54°14'72"N, 86°49'27"E)
Crustacea	2,85±0,46	–	3,82±0,89	0,01±0,01	0,01±0,01
Arachnida	8,94±1,74	9,98±1,07	18,99±2,68	7,52±1,13	16,01±1,34
Chilopoda	0,08±0,04	0,03±0,02	0,14±0,05	0,01±0,01	2,56±0,32
Diplopoda	0,02±0,01	0,01±0,01	0,02±0,01	–	3,41±0,37
Insecta-Entognatha	0,13±0,05	1,09±0,47	0,38±0,09	0,34±0,23	5,13±1,05
Insecta-Ectognatha	36,14±3,12	150,80±19,36	49,36±4,77	54,43±6,21	84,52±8,57
Всего членистоногих [Total number of arthropods]	48,16±3,73	161,90±19,45	71,31±5,82	62,09±6,77	111,79±9,66

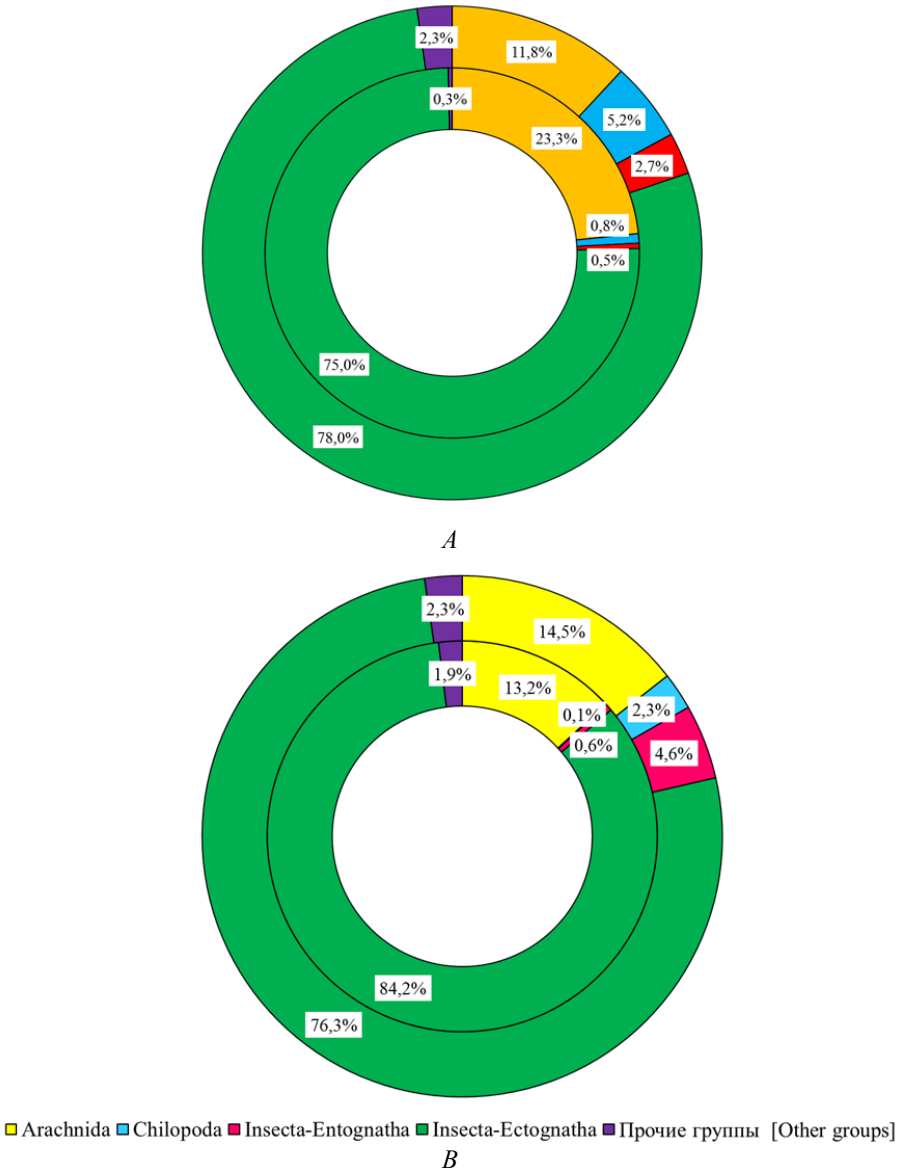


Рис. 1. Соотношение основных таксономических групп мезогерпетобионтных членистоногих на отвалах Кедровского (*A*) и Краснобродского (*B*) разрезов (внутренний круг) и в контрольной зоне (наружный круг) по численности, %
[**Fig. 1.** The ratio of the main taxonomic groups of mesoherpetobiont arthropods on dumps of the Kedrovsky (*A*) and the Krasnobrodsky (*B*) coal mines (inner circle) and control zone (outer circle) in number, %]

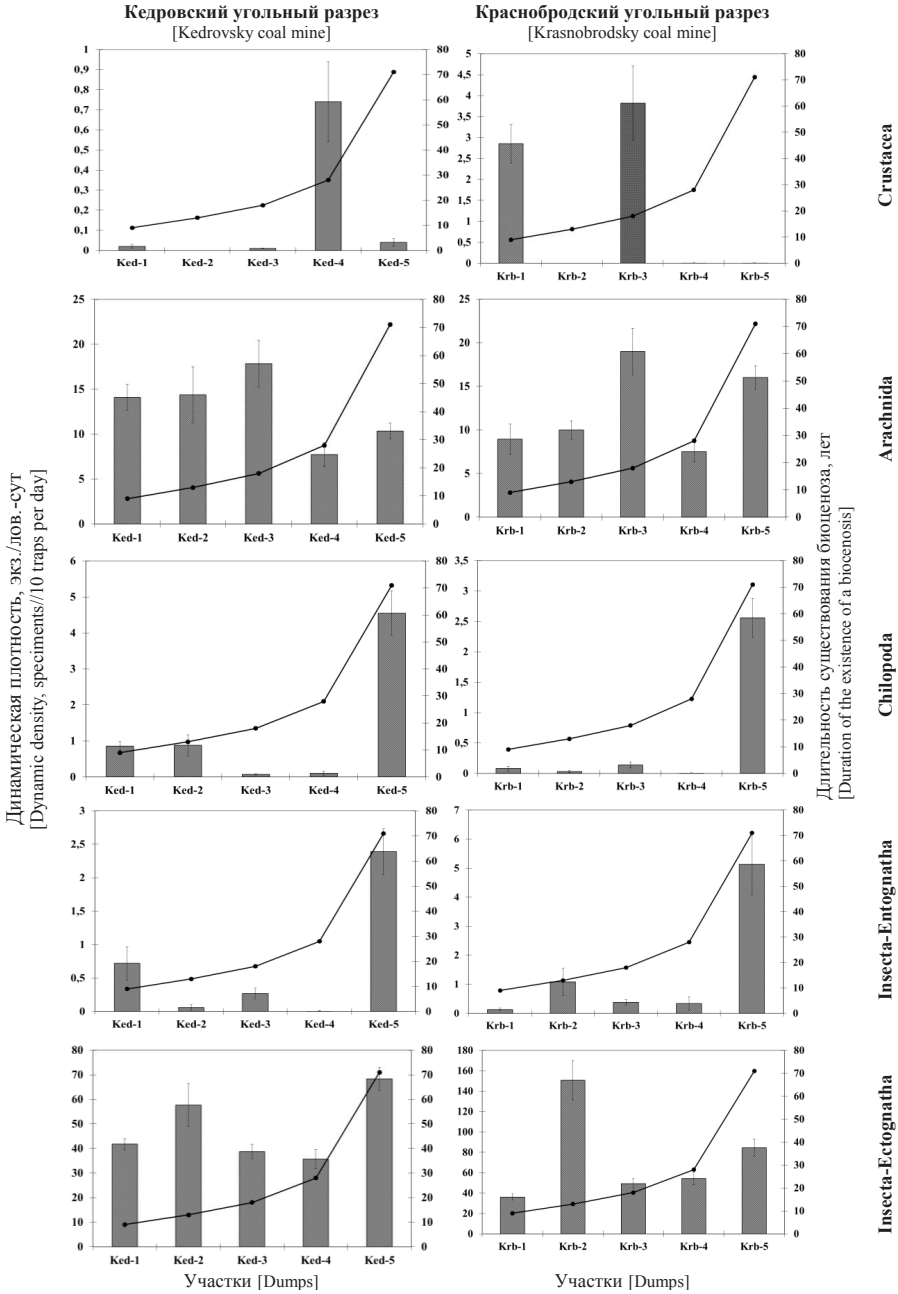


Рис. 2. Изменение динамической плотности членистоногих основных групп мезогерпетобия на отвалах угольных разрезов во временном аспекте. Столбцы – динамическая плотность группы членистоногих, точки – длительность существования биоценоза, линии на столбцах – планка погрешности, отображающая стандартное отклонение

[Fig. 2. The change in the dynamic density of the main groups of mesoherpetobium on dumps of coal mines in the temporal aspect. Columns - The dynamic density of a group of arthropods, Points - Duration of the existence of a biocenosis, Lines on the columns - Standard deviation bars**]**

Паукообразные представлены отрядами пауки (Aranei), сенокосцы (Opiliones), акариформные клещи (Acariformes). Преобладают зоофаги-хищники – отряд Aranei (в среднем 96,1% от общих сборов паукообразных на отвалах и 72,9 – в контрольной зоне). Выявленные изменения динамической плотности Arachnida в процессе восстановительной сукцессии на отвалах угольных разрезов в основном связаны с этой группой.

На отвалах Кедровского разреза на представителей отряда Aranei приходится в среднем 94,8% от общих сборов паукообразных, на Краснобродском разрезе – 97,6%. В контрольных зонах эти показатели составляют 74,8 и 71,6% соответственно. Особенно многочисленны пауки сем. Lycosidae (32,5% от общих сборов всех пауков на отвалах и 42,1% – в контроле).

Для отряда Acariformes не выявлено существенных различий на техногенных и контрольных участках Кедровского угольного разреза (в среднем 0,68 экз./10 лов.-сут – на отвалах, 0,72 – в контроле), но на Краснобродском разрезе динамическая плотность акариформных клещей ниже по сравнению с контролем в 2,1 раза (0,17 и 0,36 экз./10 лов.-сут соответственно). Доля представителей этого отряда в мезогерпетобионтных комплексах значительно колебалась и составила на отвалах Кедровского разреза 3,9–8,5% от всех паукообразных, Краснобродского разреза – 0,2–2,4%, в контрольных зонах – 7,0 и 22,5% соответственно.

Максимальная динамическая плотность Acariformes зафиксирована на отвалах обоих разрезов возрастом 15–20 лет. Для отряда Opiliones отмечена статистически значимо более низкая доля в структуре герпетобия отвалов (0,02–0,48% от общих сборов паукообразных) по сравнению с контрольной зоной (5,87–18,24%).

На надкласс Многоножки (Myriopoda) приходилось 0,1–0,8% от всех сборов герпетобия на отвалах и 5,3–7,4% – в контроле. На исследованных территориях обнаружены многоножки двух классов: губоногие (Chilopoda) и двупарноногие (Diplopoda). Губоногие многоножки представлены отрядом костянки (Lithobiomorpha), а двупарноногие – кивсяки (Juliformia). Из них на отвалах угольных разрезов преобладают представители Chilopoda. Двупарноногие многоножки встречаются единично. Появление многоножек связано с начальными стадиями формирования луговых сообществ на отвалах угольных разрезов, но на участках разной длительности существования они демонстрируют статистически значимую более низкую динамическую плотность (в среднем 0,48 экз./10 лов.-сут на Кедровском разрезе, 0,08 – на Краснобродском разрезе) по сравнению с контрольной зоной (6,49 и 5,97 экз./10 лов.-сут соответственно).

Кроме Diplopoda к наиболее малочисленному компоненту мезогерпетобия отнесены сухопутные представители ракообразных – мокрицы (Isopoda, Oniscidea). Обе эти группы предпочитают влажные условия обитания, поэтому неслучайно их динамическая плотность и доля в составе герпетобия имеют низкие значения в ксероморфных условиях отвалов угольных раз-

резов. Появление мокриц на отвалах наблюдается на ранних стадиях восстановительной сукцессии. Максимальные значения динамической плотности мокриц отмечены на Кедровском угольном разрезе на самом «старом» из исследованных отвалов возрастом 25–30 лет (0,74 экз./10 лов.-сут), а на Краснобродском разрезе – на 15–20 летнем отвале (3,82), что значительно ниже значений, полученных для контрольных зон, – 0,04 и 0,01 экз./10 лов.-сут соответственно (см. рис. 2).

Доминантная группа герпетобия – насекомые – представлена пятью отрядами двух классов (табл. 3, 4). Преобладают открыточелюстные насекомые Insecta-Ectognatha, на которых приходится 99,4% сборов всех насекомых на обоих отвалах и 94,3–96,6% – в контрольных зонах. Скрыточелюстные насекомые (в частности, Collembola) редко попадали в почвенные ловушки. Эта группа наиболее многочислена в контрольной зоне, где ее динамическая плотность в 2,3–2,6 раз выше по сравнению со средними показателями на отвалах.

Таблица 3 [Table 3]

Динамическая плотность насекомых различных отрядов на отвалах Кедровского угольного разреза и в контрольной зоне, экз./10 лов.-сут [Dynamic density of insects of various orders on dumps of the Kedrovsky coal mine and in the control zone, specimens/10 trap days] (Mean±SE)

Группа [Group]	Отвалы [Dumps]				Контроль [Control]
	Ked-1	Ked-2	Ked-3	Ked-4	Ked-5
Heteroptera	5,45±0,80	3,46±0,45	1,41±0,25	0,64±0,18	0,28±0,07
Coleoptera	15,53±0,81	12,01±1,68	12,11±0,88	5,18±0,91	55,04±3,90
Hymenoptera	20,82±1,54	42,24±7,57	25,27±2,69	29,54±3,37	12,93±1,35
Dermaptera	0,02±0,01	–	–	0,29±0,17	0,04±0,03
Collembola	0,72±0,25	0,06±0,04	0,27±0,08	0,01±0,001	2,39±0,34
Всего насекомых [Total number of insects]	42,55±2,26	57,77±8,70	39,06±3,00	35,66±3,91	70,68±4,79

Таблица 4 [Table 4]

Динамическая плотность насекомых различных отрядов на отвалах Краснобродского угольного разреза и в контрольной зоне, экз./10 лов.-сут [Dynamic density of insects of various orders on dumps of the Krasnobrodsky coal mine and in the control zone, specimens/10 trap days] (Mean±SE)

Группа [Group]	Отвалы [Dumps]				Контроль [Control]
	Krb-1	Krb-2	Krb-3	Krb-4	Krb-5
Heteroptera	0,79±0,13	2,55±0,36	0,57±0,10	1,13±0,23	0,22±0,05
Coleoptera	15,22±2,64	17,56±2,36	16,17±1,34	11,80±1,49	32,22±2,89
Hymenoptera	19,96±1,75	130,69±19,51	31,20±4,07	41,06±5,62	51,81±6,81
Dermaptera	0,17±0,07	–	–	–	0,01±0,01
Collembola	0,13±0,05	1,09±0,47	0,38±0,09	0,34±0,23	5,13±1,05
Всего насекомых [Total number of insects]	36,27±3,12	151,88±19,35	48,32±4,45	54,57±6,24	89,81±8,70

Наибольшие численные показатели скрыточелюстных насекомых Insecta-Entognatha на отвалах Кедровского угольного разреза отмечены на ранних сукцессионных стадиях возрастом 7–10 лет (0,72 экз./10 лов.-сут), а на Краснобродском – на 10–15-летних отвалах (рис. 2). В последующие годы динамическая плотность коллембол снижается и на отвалах возрастом 25–30 лет составляет 0,01–0,34 экз../10 лов.-сут на разных разрезах, что статистически значимо ниже показателей, полученных для контроля (2,39–5,13 экз./10 лов.-сут).

Исследование изменений динамической плотности открыточелюстных насекомых Insecta-Ectognatha показало, что наибольший подъем численности (до 57,7–150,8 экз./10 лов.-сут на разных угольных разрезах) этой доминантной группы насекомых наблюдается на обоих угольных разрезах на сравнительно молодых отвалах возрастом 10–15 лет. В последующие годы динамическая плотность населения снижается до 35,7–54,4 экз./10 лов.-сут и не достигает значений контрольной зоны (68,3–84,5).

На всех участках исследований преобладают насекомые отрядов Жесткокрылые (Coleoptera) и Перепончатокрылые (Hymenoptera), на которых суммарно приходится от 93,6 до 97,6% общих сборов насекомых на отвалах разных угольных разрезов (99,4–99,6% – в контрольной зоне).

Таблица 5 [Table 5]

Некоторые показатели семейств мезогерпетобионтных жесткокрылых на отвалах угольных разрезов [Some parameters of the families of mesoherpetobiont coleoptera on dumps of coal mines] (Mean±SE)

Семейство [Family]	Кедровский разрез [Kedrovsky coal mine]		Краснобродский разрез [Krasnobrodsky coal mine]	
	экз./10 лов.-сут [specimens/ 10 trap days]	% от сборов жесткокрылых [Share]	экз./10 лов.-сут [specimens/ 10 trap days]	% от сборов жесткокрылых [Share]
Silphidae	0,03±0,01	0,24	0,15±0,03	1,01
Carabidae	9,00±0,45	71,66	7,09±0,56	47,55
Staphylinidae	2,90±0,19	23,09	3,71±0,32	24,88
Scarabaeidae	0,01±0,01	0,08	0,04±0,01	0,27
Dermestidae	0,03±0,01	0,24	0,43±0,07	2,88
Elateridae	0,12±0,03	0,95	2,20±0,88	14,76
Histeridae	0,05±0,02	0,39	0,02±0,01	0,13
Curculionidae	0,33±0,05	2,63	0,76±0,08	5,1
Tenebrionidae	0,03±0,01	0,24	0,35±0,07	2,35
Byrrhidae	0,06±0,02	0,48	0,16±0,03	1,07
Всего жесткокрылых [Total number of coleoptera]	13,02±0,54	100	15,40±1,09	100

Отряд перепончатокрылых представлен лишь одним семейством – муравьи (Formicidae). Всего на исследованных территориях обнаружено 17 видов Formicidae, принадлежащих 5 родам 2 подсемейств [18]. В районе расположения Краснобродского разреза отмечено 11 видов, Кедровского – 13 ви-

дов муравьев. Непосредственно на отвалах угольных разрезов обнаружено 14 видов (12 видов – на Кедровском разрезе и 9 – на Краснобродском), что составляет 82,4% от видового богатства муравьев в районах исследования.

Отряд жесткокрылых представлен 10 семействами (табл. 5): Silphidae (мертвоеды), Carabidae (жужелицы), Staphylinidae (коротконадкрылые жуки), Scarabaeidae (пластинчатоусые), Dermestidae (кожееды), Elateridae (щелкуны), Histeridae (карапузики), долгоносики Curculionidae (род *Otiorhynchus* Germ.), Tenebrionidae (чернотелки), Byrrhidae (пилюльщики).

Установлено, что среди жесткокрылых на отвалах обоих разрезов доминируют представители семейств Carabidae и Staphylinidae (63,3% от общих сборов жесткокрылых на Кедровском угольном разрезе, 90,7% – Краснобродском), известных как группы, быстро реагирующие на изменение экологической ситуации и доминирующие в нарушенных ценозах [24–26]; удобные объекты при изучении и прогнозировании состояния биоты техногенных экосистем.

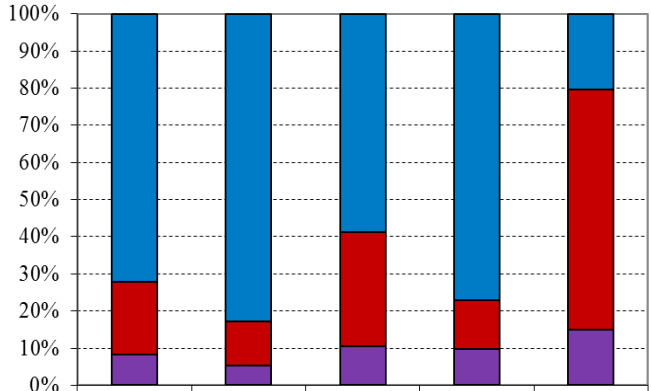
Исследования показали, что на большинстве исследованных отвалов обоих угольных разрезов самой многочисленной группой Coleoptera является семейство жужелиц Carabidae (рис. 3). На них приходится от 31,3 до 83,5% от числа жесткокрылых на разных отвалах. В то же время в контрольных зонах обоих разрезов представители семейства Carabidae уступают по численным показателям (9,5–11,3 экз./10 лов.-сут) семейства Staphylinidae (14,6–35,5 экз./10 лов.-сут).

Всего на участках исследования обнаружено 112 видов карабид 30 родов 18 триб 11 подсемейств. Учитывая впервые обнаруженные в ходе исследований виды жужелиц [10], а также виды, ранее отмеченные для Кузнецкой котловины, – 255 видов 59 родов [25, 27], видовое богатство жужелиц на исследованных территориях составило 42,2% от локального состава. На участках Краснобродского угольного разреза вместе с контролем зарегистрировано 86 видов карабид 28 родов 17 триб 11 подсемейств, из них на отвалах – 65 видов 21 рода 12 триб 8 подсемейств. В районе расположения Кедровского угольного разреза отмечено 76 видов жужелиц 22 родов 13 триб 8 подсемейств, при этом на отвалах – 54 вида 20 родов 12 триб 8 подсемейств.

Анализ суммарных численных показателей мезогерпетобия показал, что средняя динамическая плотность мезогерпетобионтов на отвалах угольных предприятий ниже по сравнению с контрольной зоной. Так, этот показатель на отвалах Кедровского угольного разреза составляет 57,9 экз./10 лов.-сут, а в контроле – 87,6, на Краснобродском разрезе – 85,9 и 111,8 экз./10 лов.-сут соответственно.

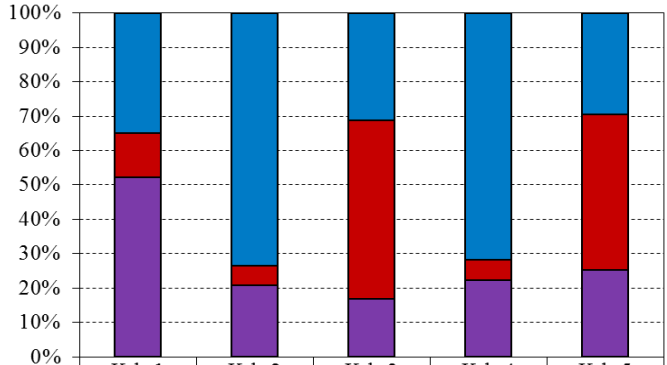
Наибольшего значения динамическая плотность мезогерпетобионтов достигает на обоих разрезах на сравнительно молодых отвалах возрастом 10–15 лет (73,0 экз./10 лов.-сут на Кедровском разрезе, и 161,9 – на Краснобродском). В последующем динамическая плотность снижается на 25–30-летних отвалах в 1,7 и 2,6 раза соответственно, не достигая значений контрольной зоны. Основное различие вносят открыточелюстные насекомые, наиболее

многочисленные на 10–15-летних отвалах (57,7 экз./10 лов.-сут – на Кедровском разрезе и 150,8 – на Краснобродском).



	Ked-1	Ked-2	Ked-3	Ked-4	Ked-5
Carabidae	11,22	10,03	7,13	3,99	11,25
Staphylinidae	3,04	1,43	3,72	0,68	35,52
Прочие семейства жесткокрылых [Other Coleoptera families]	1,27	0,64	1,26	0,51	8,27

A



	Krb-1	Krb-2	Krb-3	Krb-4	Krb-5
Carabidae	5,33	12,91	5,06	8,48	9,46
Staphylinidae	1,93	1,01	8,39	0,7	14,63
Прочие семейства жесткокрылых [Other Coleoptera families]	7,96	3,64	2,72	2,62	8,13

B

Рис. 3. Соотношение динамической плотности доминантных семейств жесткокрылых на отвалах Кедровского (А) и Краснобродского (В) угольных разрезов и в контрольной зоне, %. В таблице данных приведена динамическая плотность жесткокрылых, экз./10 лов.-сут

[**Fig. 3.** The ratio of the dynamic density of coleoptera dominant families on the Kedrovsky (A) and the Krasnobrodsky (B) coal mine and in the control zone, %. The data table shows the dynamic density of coleoptera, specimens/10 trap days]

Для выяснения зависимости динамической плотности основных групп мезогерпетобионтных членистоногих от длительности существования биоценоза проведен корреляционный анализ, результаты которого представлены в виде модели статистически значимых корреляций (рис. 4). Как видно из рис. 4, выявлены статистически значимые связи возраста биоценоза со всеми рассматриваемыми группами членистоногих. Положительные корреляции установлены с Arachnida, Myriapoda, Insecta-Entognatha и Insecta-Ectognatha. Отрицательная корреляционная связь выявлена лишь для мокриц (Crustacea), динамическая плотность которых на отдельных участках молодых отвалов в несколько раз превосходила данные, полученные для участков с более длительным существованием.

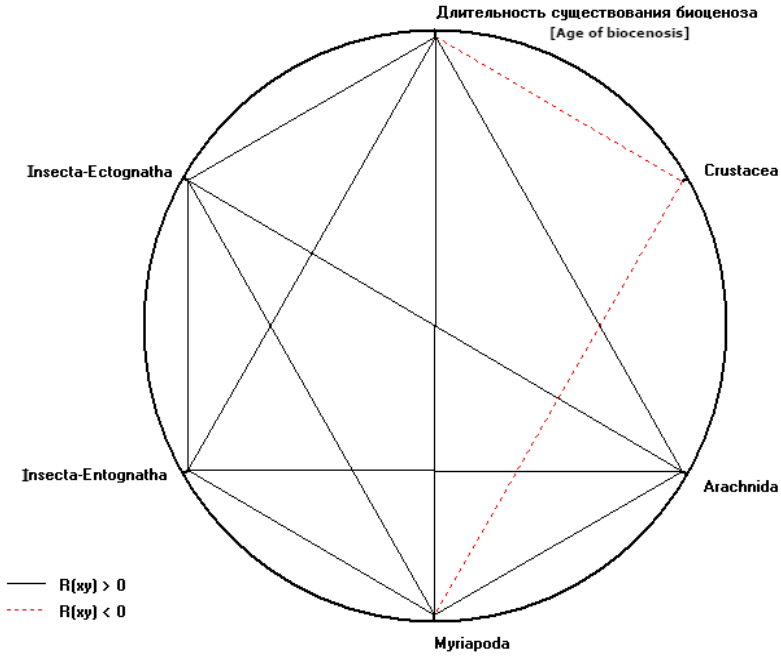


Рис. 4. Модель статистически значимых корреляционных связей динамической плотности мезогерпетобионтных членистоногих с возрастом биоценоза на отвалах угольных разрезов; — прямая корреляция; --- обратная корреляция
[**Fig. 4.** The model of reliable correlation of the dynamic density of mesoherpetobiont arthropods with the age of biocenosis on dumps of coal mines
— Positive correlation; --- Inverse correlation]

Наибольший статистически значимый коэффициент отмечен для Myriapoda (класс Chilopoda) (r – коэффициент корреляции = 0,40 при n = 865, p<0,05). Для этой группы выявлены низкие значения динамической плотности на разных по длительности существования отвалах, не достигающие

значения контрольной зоны даже на самых «старых» отвалах возрастом 25–30 лет. Средняя динамическая плотность многоножек в контрольной зоне возрастает в 13,5 (Кедровский угольный разрез) – 76,5 (Краснобродский угольный разрез) раз по сравнению с отвалами.

Коэффициенты корреляции для остальных групп членистоногих составили: для Arachnida $r = 0{,}15$ при $n = 865$, $p<0{,}05$; для Insecta-Entognatha $r = 0{,}28$, для Insecta-Ectognatha $r = 0{,}22$.

Заключение

Формирование общей структуры мезогерпетобия на исследованных породных отвалах Кедровского и Краснобродского угольных разрезов происходит уже на ранних этапах сукцессии (возрастом 7–10 лет) за счет основных групп членистоногих, слагающих население локальных экосистем: Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta-Entognatha и Insecta-Ectognatha. В ходе восстановительной сукцессии происходят дальнейшие изменения динамической плотности и соотношения групп герпетобионтных членистоногих: на отвалах возрастом 10–15 лет наблюдался значительный рост численности мезогерпетобионтов (до 73,0–161,9 экз./10 лов.-сут на отвалах разных разрезов) в основном за счет доминантной группы Insecta-Ectognatha. На 15–20-летних отвалах отмечены рост и максимальные значения численных показателей, превышающие данные контроля, второй по численности группы – Arachnida. В последующие годы (на отвалах возрастом 25–30 лет) общая динамическая плотность мезогерпетобия снижается в 1,7–2,6 раза, не достигая значений контрольной зоны. Продолжительность сукцессии на 25–30-летних отвалах недостаточна для формирования типичного для района исследований населения мезогерпетобионтов.

Литература

1. Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий зоологии, его структуре и объеме // Зоологический журнал. 1963. Т. 42, № 2. С. 161–183.
2. Мордкович В.Г., Кулагин О.В. Состав жужелиц и диагностика направления сукцессии техногенных экосистем Кузбасса // Известия СО АН СССР. Сер. биологическая. 1986. № 13/2. С. 86–92.
3. Vowinkel K. Besiedlung nordhessischer Salz-, Asche- und Braunkohlehalden durch Carabiden // Hessische Faunistische Briefe. 1988. № 4. P. 70–75.
4. Vogel J., Dunger W. Carabiden und Staphyliniden als Besiedler rekultivierter Tagebau-Halden in Ostdeutschland // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz. 1991. Vol. 65. PP. 1–31.
5. Мордкович В.Г. Зоологические сукцессии на молодых техногенных катенах и принцип пространственно-временных аналогов // Известия Академии наук. Серия Биология. 1994. № 3. С. 446–452.
6. Haag C., Depenbusch M. Carabiden auf forstlichen Rekultivierungsflachen des Rheinischen Braunkohlentagebaus: Besiedlung, Reproduktion und Sukzession // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. 1995. Vol. 9, № 4–6. PP. 727–731.

7. Zwiebel L., Epperlein K. Primary succession and composition of carabid populations on a coal mining waste disposal (Coleoptera: Carabidae) // XX International Congress of Entomology (Firenze, Italy, August 25–31. 1996) / ed. B. Baccetti, E. Temblay and A.Taglianti. Firenze, Italy : The Congress Publ., 1996. PP. 301.
8. Donly A. Ecological-faunistic characteristics of the communities of beetles (Coleoptera) at the coal-mine spoils // Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biologica. 2000. № 38. PP. 47–77.
9. Беспалов А.Н. Влияние различных направлений рекультивации на сообщества жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) техногенных экосистем отвалов угледобычи Кемеровской области // Евразиатский энтомологический журнал. 2014. Т. 13, вып. 5. С. 437–444.
10. Лузянин С.Л., Дудко Р.Ю., Беспалов А.Н., Еремеева Н.И. Биоразнообразие жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на отвалах угольных разрезов Кузбасса // Евразиатский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, вып. 5. С. 455–467.
11. Прокопенко Е.В. К фауне пауков (Aranei), обитающих на породных отвалах шахт Пролетарского района г. Донецка // Экология и фауна Юго-Восточной Украины : Сб. науч. тр. / отв. ред. Н.Н. Ярошенко. Донецк : ДонГУ, 1996. Вып. 1. С. 24–25.
12. Прокопенко Е.В. Пауки породного отвала шахты № 11 Куйбышевского района г. Донецка // Известия Харьковского энтомологического общества. 1997. Т. 5, вып. 1. С. 140–143.
13. Прокопенко Е.В. Особенности комплексов пауков (Aranei) на породных отвалах города Донецка // Известия Харьковского энтомологического общества. 1999. Т. 7, вып. 2. С. 71–77.
14. Прокопенко Е.В., Кульбачко Ю.Л. Особенности накопления тяжелых металлов представителями различных групп беспозвоночных подстилки на рекультивированных терриконах Донецкого горнодобывающего комплекса // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель : міжвузівський збірник наукових праць / гол. ред. А.П. Травлєєв. Дніпропетровськ : Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, 2002. Вип. 6(31). С. 120–124.
15. Брындин В.М. Распределение гнезд муравьев в сукцессионном ряду шахтных отвалов // Экология и география членистоногих Сибири : материалы 6-го совещания энтомологов Сибири. Новосибирск, 22–24 января 1985 г. / отв. ред. А.И. Черепанов. Новосибирск : Наука, 1987. С. 31–32.
16. Frouz J. Mravenci (Hymenoptera: Formicidae) na vysypce po tezbe hnedeho uhli a v jejim okoli na Sokolovsku // Sborník Oblastního muzea v Mostě. Řada přírodovědná / Zodpovědný redaktor Libuše Pokorná. Oblastní muzeum v Mostě, příspěvková organizace, Československé armády, 1996. № 18. PP. 45–51.
17. Ottonetti L., Tucci L., Santini G. Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in Central Italy: Potential for the use of Mediterranean Ants as indicators of restoration processes // Restoration Ecology. 2006. Vol. 14, № 1. PP. 60–66.
18. Блинова С.В., Корчагина М.Р., Еремеева Н.И., Лузянин С.Л. Формирование мирмекокомплексов на отвалах угольных разрезов // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. Т. 3, № 4 (64). С. 12–16.
19. Дмитриенко В.К. Изменение структуры сообществ мезофауны в грунтах промышленных отвалов, используемых для лесовыращивания // Проблемы почвенной зоологии : материалы докладов IX Всесоюзного совещания (ноябрь, 1987) / отв. ред. Б.Е. Курашвили. Тбилиси : Мецниереба, 1987. С. 86–87.
20. Киричок Л.С., Ильєнко М.М., Безкровна О.В. Структура угруповань мезофауни в захисно-декоративних насадженнях на териконах вугільних шахт Донбасу // Вестник зоологии. 2006. Т. 40, № 5. С 437–443.

21. Гуров А.В., Гурова Н.Н. Распределение комплексов герпетобионтных членистоногих в ряду отвалов Бородинского буроугольного разреза // Энтомологические исследования в Северной Азии : материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. Новосибирск (4–7 октября 2010 г.) / отв. ред. В.В. Глупов. Новосибирск: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 65–66.
22. Еремеева Н.И., Лузянин С.Л., Корчагина М.Р., Куропятник К.Н. Структурные изменения герпетобия на ранних стадиях рекультивации отвалов угольного разреза // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 6. URL: https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=16239 (дата обращения: 20.03.2017).
23. Гайдышев И.П. Анализ и обработка баз данных. СПб. : Питер, 2002. 752 с.
24. Молодова Л.П. Структурные характеристики фауны жужелиц урбоценозов Гомеля // Проблемы почвенной зоологии : тезисы докладов 10 Всесоюзного совещания (октябрь 1991, Новосибирск) / отв. ред. В.Г. Мордкович. Новосибирск : Изд-во Западно-Сибирского лесоустроительного предприятия, 1991. С. 243.
25. Еремеева Н.И., Ефимов Д.А. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) естественных и урбанизированных территорий Кузнецкой котловины. Новосибирск : Наука, 2006. 107 с.
26. Бабенко А.С., Еремеева Н.И. Особенности населения жужелиц урбанизированных территорий в условиях сибирских городов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2007. № 1. С. 5–17.
27. Ефимов Д.А. Новые данные по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Кузнецко-Салаирской горной области // Евразиатский энтомологический журнал. 2013. Т. 12, вып. 4. С. 349–351.

Поступила в редакцию 10.04.2017 г.; повторно 07.06.2017 г.;
принята 25.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Сведения об авторах:
Еремеева Наталья Ивановна – д-р биол. наук, профессор кафедры экологии и природопользования, Институт биологии, экологии и природных ресурсов Кемеровского государственного университета (Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, 6).
E-mail: neremeeva@mail.ru
Лузянин Сергей Леонидович – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии и природопользования, Институт биологии, экологии и природных ресурсов Кемеровского государственного университета (Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, 6).
E-mail: bombuluz@ngs.ru

For citation: Eremeeva NI, Luzyanin SL. Structure of herpetobiont arthropod population in the overgrowth of coal industry dumps. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:86-106. doi: 10.17223/19988591/39/6 In Russian, English Summary

Natalya I. Eremeeva, Sergey L. Luzyanin

Kemerovo State University, Kemerovo, Russian Federation

Structure of herpetobiont arthropod population in the overgrowth of coal industry dumps

The research presents the results of studying complexes of mesoherpetobiont arthropods on dumps of the Krasnobrodsky and the Kedrovsky coal mines (forest-steppe and forest zones of Kemerovo region), which are at different stages of succession. We carried out our investigations in May-August 2013-2016. The Kedrovsky coal mine is

situated 25 km to the north of the regional center-Kemerovo, in the forest zone on the border with the northern forest steppe of the Kuznetsk depression and the north-western subtaiga of the Kuznetsk Alatau. The Krasnobrodsky coal mine is situated in the forest steppe zone of the central part of the Kuznetsk depression.

In each section, we chose 3 model sites on dumps of different age. As control, we studied characteristic biotopes around the research area located in close proximity to dumps. Model sites of the Kedrovsky section are briefly designated Ked, the Krasnobrodsky coal mine - Krb (See Table 1). To collect material, we used soil traps (plastic glasses of 200 ml, with a diameter of the neck 70 mm). At each site, there were 10 traps which were examined every 7-10 days. As a fixing solution, we used acetic acid (10%). The dynamic density of arthropods was expressed in specimens /10 trap days. In total, more than 950 samples were processed, taking into account over 12 000 specimens. When characterizing mezoherpetobium of arthropods of model sites, we used the obtained structural and numerical indicators of separate groups of arthropods, the correlation analysis (Spearman's correlation). Data are presented in the form of charts and the model of reliable correlation relationship.

We established that herpetobiont complexes include representatives of six classes of arthropods: Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta-Entognatha and Insecta-Ectognatha (See Tables 1-2). Representatives of the class Insecta-Ectognatha, whose proportion is from 75.0 (the Kedrovsky section) to 84.2% (the Krasnobrodsky section) of the total collection of mesoherpetobionts on dumps dominate at all research sites. Arachnida form the second largest herbetobium group (See Figure 1). Arachnida appear on dumps of coal mines already at the initial stages of succession; in the following years a further increase in the number of Arachnida is observed. The dominant herpetobium group - insects - is represented by five orders of two classes (See Tables 3-4). The Insecta-Ectognatha prevail, accounting for 99.4% of all insect collections on both dumps and 94.3-96.6% - in the control zones. At all research sites, insects of orders Coleoptera and Hymenoptera prevail, accounting for 93.6 to 97.6% of the total insect collection on dumps of different coal mines (99.4-99.6% - in the control zone). The group Hymenoptera is only represented by one family - Formicidae. In total, in the explored territories 17 species of Formicidae belonging to 5 genera of 2 subfamilies were revealed. The order of coleoptera is represented by 10 families (See Table 5). Among Coleoptera on dumps of both mines representatives of the Carabidae and Staphylinidae families dominate (63.3% of the total collection of coleoptera on the Kedrovsky coal mine, 90.7% - the Krasnobrodsky). In total, 112 species of ground-beetles of 30 genera, 18 tribes and 11 subfamilies were revealed. The correlation analysis has shown that reliable relationship of a biocenosis age with all considered arthropod groups are revealed at research sites. Positive correlations are established with Arachnida, Myriapoda, Insecta-Entognatha and Insecta-Ectognatha. Negative correlation is only revealed for wood lice (Crustacea) whose dynamic density at certain sites of young dumps was several times higher than the data obtained for the sites with longer existence (See Figure 4).

The article contains 4 Figures, 5 Tables, 27 References.

Key words: macrofauna; dumps of opencast coal mines; primary succession.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants No 13-04-98029 and 16-44-420211).

References

1. Arnoldi KV, Arnoldi LV. O biotsenoze kak odnom iz osnovnykh ponyatiy zoologii, ego strukture i ob'eme [On biocenosis as one of the basic concepts of zoology, its structure and volume]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 1963;42(2):161-183. In Russian

2. Mordkovich VG, Kulagin OV. Ground beetles variety and diagnostics of successional direction in the Kuzbass ecosystems as influenced by recultivation. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya Biologicheskie Nauki*. 1986;13/2:86-92. In Russian, English Summary
3. Vowinkel K. Besiedlung nordhessischer Salz-, Asche- und Braunkohlehalden durch Carabiden [Colonization of salt, ash and brown coal dumps by carabids]. *Hessische Faunistische Briefe*. 1988;4:70-75. In German, English Summary
4. Vogel J, Dunger W. Carabiden und Staphyliniden als Besiedler rekultivierter Tagebau-Halden in Ostdeutschland [The return of Carabidae and Staphylinidae to reclaimed surface coal mines in East Germany]. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Görlitz*. 1991;65:1-31. In German, English Summary
5. Mordkovich VG. Zoological successions on young technogenic catenas and the principle of spatial-temporal analogs. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya.* 1994;3:446-452. In Russian, English Summary
6. Haag C, Depenbusch M. Carabiden auf forstlichen Rekultivierungsflächen des rheinischen Braunkohlentagebaus: Besiedlung, Reproduktion und Sukzession [Ground beetles in the recultivation the woods in the territory of the Rhine deposit of brown coal: Colonization, reproduction and succession]. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie = Reports of the German Society for General and Applied Entomology*. 1995;9(4-6):727-731. In German, English Summary
7. Zwiebel L, Epperlein K. Primary succession and composition of carabid populations on a coal mining waste disposal (Coleoptera: Carabidae). In: *XX International Congress of Entomology* (Firenze, Italy, August 25-31, 1996). Baccetti B, Temblay E and Taglianti A, editors. Firenze, Italy: The Congress Publ.; 1996. p. 301.
8. Donly A. Ecological-faunistic characteristics of the communities of beetles (Coleoptera) at the coal-mine spoils. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biologica = Collected Reports of the Natural Science Faculty of the Palacký University Olomouc, Czech Republic. Biologica.* 2000;38:47-77.
9. Bespalov AN. Effect of the various ways of a recultivation on carabid communities of man-caused ecosystems of dumps of coal mining of the Kemerovo region. *Euroasian Entomological Journal*. 2014;13(5):437-444. In Russian
10. Luzyanin SL, Dudko RYu, Bespalov AN, Eremeeva NI. Biodiversity of carabids (Coleoptera, Carabidae) on coal mining dumps of Kuzbass Region, Kemerovskaya Oblast', Russia. *Euroasian Entomological Journal*. 2015;14(5):445-467. In Russian
11. Prokopenko EV. K faune paukov (Aranei), obitayushchikh na porodnykh otvalakh shakht Proletarskogo rayona g. Donetska [On the spider fauna (Aranei) inhabiting rock coal mine dumps in Proletarsk district of Donetsk City]. In: *Ekologiya i fauna Yugo-Vostochnoy Ukrainy*. Sbornik nauchnykh trudov [Ecology and fauna of South-East Ukraine. Proceedings]. Yaroshenko NN, editor. Donetsk: Donetsk State University Publ.; 1999;1:24-25. In Russian
12. Prokopenko EV. Pauki porodnogo otvala shakhty № 11 Kuybyshevskogo rayona g. Donetska [Spiders of the coal mine No 11 of the Kuibyshev district of the city of Donetsk]. *Izvestiya Har'kovskogo entomologicheskogo obshhestva = The Kharkov Entomological Society gazette*. 1997;5(1):140-143. In Russian
13. Prokopenko EV. Osobennosti kompleksov paukov (Aranei) na porodnykh otvalakh goroda Donetska [The specific features of the spiders communities (Aranei) on the spoil banks of the Donetsk coal mine]. *Izvestiya Har'kovskogo entomologicheskogo obshhestva = The Kharkov Entomological Society Gazette*. 1999;7(2):71-77. In Russian
14. Prokopenko EV, Kul'bachko YuL. Osobennosti nakopleniya tyazhelykh metallov predstavitelyami razlichnykh grupp bespozvonochnykh podstilki na rekul'tivirovannykh terrikonakh Donetskogo gornodobyvayushchego kompleksa [Characteristics of heavy metal accumulation by representatives of various forest floor invertebrate groups on

recultivated dumps of the Donetsk mining complex]. In: *Vopros stepnogo lesovedeniya i lesnoy rekul'tivatsii zemel'* [Issues of steppe forestry and forest reclamation of soils]. Travleev AP, editor. Dnipropetrovsk: Oles Honchar Dnipropetrovsk National University Publ.; 2002;6(31):120-124. In Russian

15. Bryndin VM. Raspredelenie gnezd murav'ev v sukcessionnom ryadu shahtnyh otvalov [Distribution of nests of ants in a successional number of mine dumps]. In: *Ekologiya i geografiya chlenistonogikh Sibiri* [Ecology and geography of the arthropoda of Siberia]. Cherepanov AI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 31-32. In Russian
16. Frouz J. Mravenci (Hymenoptera: Formicidae) na vysypce po tezbe hnedeho uhli a v jejim okoli na Sokolovsku [Ants living on dumps formed as a result of the extraction of brown coal in the vicinity of Sokolov]. *Sborník Oblastního muzea v Mostě, řada přírodovědná*. 1996;18:45-51. In Czech, English Summary
17. Ottonetti L, Tucci L, Santini G. Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in Central Italy: Potential for the use of mediterranean ants as indicators of restoration processes. *Restoration Ecology*. 2006;14:60-66. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00105.x
18. Blinova SV, Kortchagina MR, Eremeeva NI, Luzyanin SL. Formation of ants assemblages on coal mine dumps. *Bulletin of Kemerovo State University*. 2015;4-3(64):12-16. In Russian
19. Dmitrienko VK. Izmenenie struktury soobshchestv mezofauny v gruntakh promyshlennykh otvalov, ispol'zuemykh dlya lesovyrashchivaniya [Change of mesofauna community structure in soils of industrial dumps used for forest growing]. In: *Problemy pochvennoy zoologii*. Materialy dokladov IX Vsesoyuznogo soveshchaniya [Problems of Soil Zoology. Proc. of the IX-th All-Union Conf. (November, 1987)]. Kurashvili BE, editor. Tbilisi: Metsniereba Publ.; 1987. pp. 86-87. In Russian
20. Kirichok LS, Illenko MM, Bezkrovna OV. The structure of mesofauna community in protective-decorative plantations on mine-coal dumps of the Donetsk basin]. *Vestnik Zoologii*. 2006;40(5):437-443. In Ukrainian
21. Gurov AV, Gurova NN. Raspredelenie gnezd murav'ev v suktsessionnom ryadu shakhtnykh otvalov Borodinskogo burougol'nogo razreza [Distribution of herpetobiotic arthropod complexes on dumps of the Borodinsky coal strip mine]. In: *Entomologicheskie issledovaniya v Severnoy Azii*. Materialy VIII mezhregional'nogo soveshhaniya entomologov Sibiri i Dal'nego Vostoka s uchastiem zarubezhnyh uchenyh [Entomological studies in North Asia. Proc. of the VIII Interregional Meeting of Entomologists of Siberia and the Far East with Participation of Foreign Scientists (Novosibirsk, Russia, 4-7 October 2010)]. Glupov VV, editor. Novosibirsk: KMK. Sci. Press Ltd.; 2010. pp. 65-66. In Russian
22. Eremeeva NI, Luzyanin SL, Kortchagina MR, Kuropyatnik KN. The structural changes of herpetobionts at early stages of recultivation of dumps of coal mine. *Modern Problems of Science and Education*. 2014;6:1400. [Electronic resource]. Available at: https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=16239 (accessed 27.03.2017). In Russian
23. Gaidyshev IP. Analiz i obrabotka baz dannykh. Spetsial'nyy spravochnik [Analysis and processing of databases. Guidelines]. St. Petersburg: Piter Publ.; 2002. 752 p. In Russian
24. Molodova LP. Strukturnye kharakteristiki fauny zhuzhelic urbocenozov Gomelya [Structural characteristics of the fauna of ground beetles of Gomel urbocenosis]. In: *Problemy pochvennoj zoologii* [Problems of Soil Zoology. Proc. of the 10th All-Union Conf. (Novosibirsk, Russia, October, 1991)]. Mordkovich VG, editor. Novosibirsk: West Siberian Forestry Enterprise Publ.; 1991. pp. 243. In Russian
25. Eremeeva NI, Efimov DA. Zhuki-zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) yestestvennykh i urbanizirovannykh territoriy Kuznetskoy kotloviny [Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of natural and urban territories in the Kuznetsk Depression]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2006. 107 p. In Russian

26. Babenko AS, Eremeeva NI. The peculiarities of ground beetle's fauna on the territories of Siberian towns. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2007;1:5-17. In Russian
27. Efimov DA. To our knowledge of ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of Kuznetzk-Salair Mountain Area, Russia. *Euroasian Entomological Journal*. 2013;12(4):349-351. In Russian

Received 10 April 2017; Revised 07 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Eremeeva Natalya I, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Ecology and Management of Natural Resources, Institute of Biology, Ecology and Natural Resources, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo 650000, Russian Federation.
E-mail: neremeeva@mail.ru
Luzyanin Sergey L, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Ecology and Management of Natural Resources, Institute of Biology, Ecology and Natural Resources, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo 650000, Russian Federation.
E-mail: bombuluz@ngs.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 107–126

УДК 598.285 (571.17)
doi: 10.17223/19988591/39/7

А.В. Ковалевский[1], Я.А. Редькин[2], С.И. Гашков[3], В.Б. Ильяшенко[1]

[1] Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Россия
[2] Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия
[3] Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Распространение и характер пребывания трясогузок рода *Motacilla* на юго-востоке Западной Сибири (Кузнецко-Салаирская горная область)

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 14-50-00029
«Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

Представлены результаты исследований по распространению, характеру пребывания и срокам пролёта видов рода трясогузки Motacilla на территории Кузнецко-Салаирской горной области и бассейна р. Томь. Для видов, у которых отмечено несколько форм, приводятся данные о характере пребывания каждой из них. Благодаря своему пограничному положению между Западной и Центральной Сибирью здесь обитают виды, имеющие как западное, так и восточное происхождение. Установлено, что на территории Кузнецкой котловины встречаются несколько форм из групп «жёлтые трясогузки» и «желтоголовые трясогузки». В Кузнецко-Салаирской горной области гнездятся: светлоголовая жёлтая трясогузка M. flava beema и малая желтоголовая трясогузка M. werae werae; на пролёте отмечены берингийская жёлтая трясогузка M. tschutschensis plexa и восточная желтоголовая трясогузка M. citreola citreola, для последнего подвида высока вероятность гнездования в горах Кузнецкого Алатау, что, однако, требует доказательств на фактическом материале. Подтверждено существование зоны гибридизации между белой M. alba и маскированной M. personata трясогузками в долине среднего течения р. Томь.

Ключевые слова: *трясогузки; миграция; подвид; численность; Кемеровская область.*

Введение

В последних систематических сводках птиц некоторым подвидам или их группировкам присваивается статус самостоятельных видов, уточняются взаимоотношения между различными таксонами, что в свою очередь требует дополнительных исследований деталей распространения пересмотренных таксонов и их экологической специфики в регионах. Важным с научной точки зрения является уточнение видовой и подвидовой принадлежности

представителей группировок «жёлтых», «желтоголовых» и «белых» трясогузок, а также их взаимоотношений в местах совместного обитания [1–6].

Особенно остро эта проблема стоит на территориях, которые в силу географических особенностей сочетают в себе горные и равнинные участки имеют пограничное положение между разными физико-географическим регионами. Примером такого сочетания может служить Кузнецко-Салаирская горная область. Эта область входит в состав Алтае-Саянской горной страны, на севере и западе область граничит с Западно-Сибирской страной. В Кузнецко-Салаирской горной области можно выделить два типа рельефа. К горным территориям относятся Кузнецкий Алатау, Салаирский кряж, Горная Шория, Бийская грива; к равнинным – Томь-Колыванская равнина и Кузнецкая котловина [7], с севера к области, через переходный лесостепной район, примыкает Западно-Сибирская равнина. В орнитофауне Кузнецко-Салаирской горной области наблюдается совместное обитание многих видов птиц, имеющих западное и восточное происхождение [8–12]. Т.Н. Гагина [8] отмечает, что орнитофауна Кузнецко-Салаирской горной области характеризуется проникновением в высокогорные участки некоторых видов со стороны Западных Саян и Алтая и отсутствием типичных обитателей северной тайги и тундры. Примером такого проникновения являются трясогузки.

Целью настоящей работы явилось изучение особенностей распространения и характера пребывания видов рода Трясогузки *Motacilla* Linnaeus, 1758 в юго-восточной части Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

В основу нашего исследования положены результаты отловов трясогузок с 2008 по 2014 г. на биостанции КемГУ «Ажендарово», расположенной в долине среднего течения р. Томь (54° 45' с. ш.; 87° 02' в. д.). Всего за этот период отловлена 761 особь трясогузок (табл. 1), что составляет 1,1% от всех отловленных птиц на стационаре. Также использовались данные отлова трясогузок (1978−1995 гг.) на стационаре ТГУ «Манатка», расположенном в долине среднего течения р. Обь (57° 20' с. ш.; 83° 55' в. д.). Для оценки распространения белых и маскированных трясогузок привлекались архивные данные кольцевания с 1978 г., хранящиеся на кафедре биоразнообразия и биоресурсов Кемеровского государственного университета (г. Кемерово).

Для проведения оценки распространения форм использовались коллекционные фонды Зоологического музея Томского государственного университета (г. Томск) (65 экземпляров), кафедры биоразнообразия и биоресурсов Кемеровского государственного университета (39 экземпляров), а также материалы орнитологической коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (7 экземпляров).

Таблица 1 [Table 1]

Показатели отловов представителей рода Трясогузки *Motacilla* в долине среднего течения р. Томь (биостанция «Ажендарово», 2008–2014 гг.) [Parameters of capturings *Motacilla* representatives in the valley of the middle reaches of the Tom' river (Azhendarovo Biological Station, 2008-2014)]

Таксономическая группа [Taxonomic group]	Кол-во отловленных особей, шт. [Number of captured individuals, pcs.]	Доля, % [Share, %]
Motacilla flava beema	76	10
M. tschutschensis plexa		
M. citreola citreola	110	14
M. (citreola) werae werae		
M. cinerea meanope	86	11
M. alba dukhunensis	42	6
M. personata	447	59
Всего [Total]	761	100

Результаты исследования и обсуждение

Согласно разным таксономическим сводкам на территории Кузнецко-Салаирской горной области отмечают от 4 до 7 видов трясогузок [1–6].

Жёлтая трясогузка *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 и берингийская жёлтая трясогузка *Motacilla tschutschensis* J.F. Gmelin, 1789

Согласно спискам Е.А. Коблика с соавт. [1, 2], сводкам Дж.Ф. Клементса [4], а также Р. Ховарда и А. Мура [5], группе северо-восточных подвидов жёлтых трясогузок присвоен видовой статус берингийская жёлтая трясогузка *M. tschutschensis*. От Урала до Колымы севернее 60-й параллели гнездится подвид *M. tsch. plexa*, на юге Сибири она обычна и многочисленна на пролёте. Гнездовой ареал жёлтой трясогузки, представленной подвидом *M. f. beema*, включает Кузнецко-Салаирскую горную область [13, 14].

Согласно литературным данным, жёлтая трясогузка в широком смысле *M. flava* sensu lato – малочисленный вид, гнездящийся в Кузнецко-Салаирской горной области. В Кузнецкой котловине она спорадично распространена на открытых увлажнённых пространствах [15, 16]. В Кузнецком Алатау обычна на пролёте, редка на гнездовании [17–19]. Гнездится в Горной Шории [8, 20]. Обычный гнездящийся вид на Салаирском кряже [8, 21]. По северу – местами обычный гнездящийся вид [22]. Прилетает *M. flava* sensu lato в конце апреля – мае [17, 23].

Взрослые особи *M. f. beema* характеризуются светло-серой шапочкой и маской, разделённой чёткой и широкой белой бровью, самка окрашена, как самец, но бледнее. У молодых тёмная спина с чешуйчатым рисунком, осенние молодые обоих полов окрашены, как самки [13]. Взрослые *M. tsch. plexa* имеют тёмно-серую шапочку и ещё более тёмную маску, сливающую-

ся с шапкой, у многих самок шапочка и маска немного светлее, чем у самцов. У некоторых самок бывает выражена размытая светлая бровь. У летних молодых спина монотонно-бурая, без пестрин. Осенние молодые похожи на осенних жёлтых трясогузок, но имеют очень слабо выраженные светлые брови [14].

22 июня 2009 г. в аэропорту «Кемерово» сфотографирована жёлтая трясогузка, подходящая под описание формы *beema* (рис. 1).

Рис. 1. Взрослый самец *Motacilla flava beema.*
22.06.2009, аэропорт «Кемерово». Фото М.П. Лехнера
[**Fig. 1.** Adult male *Motacilla flava beema*,
22.06.2009, Kemerovo airport. Photo by MP Lehner]

В коллекции ЗМ МГУ имеется гнездовой самец этого подвида, отловленный 24 мая 1928 г. в окрестностях пос. Бачатский (Беловский район Кемеровской области, граница между Салаирским кряжем и Кузнецкой котловиной). На биостанции КемГУ «Ажендарово» за все годы отловлено 76 особей *M. flava* sensu lato, часть из которых сфотографированы. Здесь отлавливаются преимущественно молодые птицы (среди них нередки особи с широкими светлыми бровями, признак *beema*, рис. 2), которые регистрируются до конца июля. Значительно позднее, в сентябре, отловлены три молодых трясогузки в сформированном оперении и с невыраженной бровью (*M. tsch. plexa* (рис. 3, 4)).

На основании анализа тушек птиц, хранящихся в зоологических коллекциях МГУ, ТГУ и КемГУ, установлено, что на территории Кузнецко-Салаирской горной области и в бассейне р. Томь гнездится *M. f. beema*. По нашим данным, особи этого подвида прилетают в конце апреля – мае. Наиболее массовые перемещения *M. f. beema* обычно начинаются во второй декаде июля и соответствуют ювенильным миграциям гнездящихся популяций трясогузок. Пик пролёта приходится на третью декаду июля.

Рис. 2. Молодая *Motacilla flava beema*, линяющая из ювенильного в первый осенний наряд. 12.07.2009 биостанция «Ажендарово». Фото А.В. Ковалевского
[**Fig. 2.** Young *Motacilla flava beema* shedding from the juvenile into the first autumn attire 12.07.2009, Azhendarovo Biological Station. Photo by AV Kovalevsky]

Рис. 3. Молодая *Motacilla tschutschensis plexa* в первом осеннем наряде. 11.09.2009, биостанция «Ажендарово». Фото А.В. Ковалевского
[**Fig. 3.** Young *Motacilla tschutschensis plexa* in the first autumn plumage 11.09.2009, Azhendarovo Biological Station. Photo by AV Kovalevsky]

Рис. 4. Молодая *Motacilla tschutschensis plexa* в первом осеннем наряде. 12.09.2009, биостанция «Ажендарово». Фото А.В. Ковалевского
[**Fig. 4.** Young *Motacilla tschutschensis plexa* in the first autumn plumage 12.09.2009, Azhendarovo Biological Station. Photo by AV Kovalevsky.]

Пролёт *M. tsch. plexa* проходит несколько позже. Согласно датированным фотографиям, опубликованным на сайте «Птицы Сибири» [24], весенний пролёт транзитных птиц происходит во второй половине мая. В коллекции Зоологического музея МГУ имеется 3 экземпляра пролётных птиц этой формы из окрестностей г. Белово Кемеровской области, датированных 22 и 23 мая 1928 г. С конца августа регистрируется увеличение миграционной активности жёлтых трясогузок, что, скорее всего, связано с появлением на пролёте *M. tsch. plexa*.

Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* Pallas, 1776 и малая желтоголовая трясогузка *Motacilla werae* (Buturlin, 1907)

В систематических списках Е.А. Коблика и соавт. [1, 2] желтоголовая трясогузка предложена к разделению на два самостоятельных политипических вида: *M. citreola* и *M. (citreola) werae*. В зарубежных систематических сводках [3, 4, 25] форма *werae* традиционно рассматривается в качестве подвида *M. citreola*, однако аргументы в пользу видового уровня обособленности этих форм уже неоднократно приводились в ряде работ, основанных на изучении внешних морфологических признаков, анализе репродуктивных отношений в зонах пространственного контакта, а также результатах молекулярно-генетических исследований [26–30].

Малая желтоголовая трясогузка *M. werae werae*, представляющая собой сугубо равнинную форму, распространена на юге Западной Сибири [31]. В северной тайге и тундре Западной и Центральной Сибири обитает *M. citreola citreola* [32]. Самая крупная светлоокрашенная раса – *M. citreola quassatrix* – распространена на пространстве от оз. Зайсан и южного Алтая до северо-восточного Китая, проникая в пределы России на юге Алтая, в Туве и южном Забайкалье [1]. Подвидовая принадлежность трясогузок, гнездящихся в горах северной части Алтае-Саянской системы, требует уточнения, поскольку птицы этих регионов имеют столь же тёмную окраску, как и северные *M. citreola citreola,* при этом по размерным показателям приближаются к *M. citreola quassatrix* (Редькин Я. А., неопубликованные данные). Поскольку в районе исследований находки фенотипически чистых *quassatrix* практически исключены, ниже мы разделяем всех встреченных в районе исследования трясогузок только на номинативные формы *M. citreola* и *M. werae.*

В отличие от *M. citreola*, на боках *M. werae* во всех возрастных и сезонных нарядах тёмная окраска распространена минимально [31, 32]. Хорошим диагностическим признаком является длина крыла, что позволяет частично выделить *M. werae* из отловленных в предыдущие годы желтоголовых трясогузок. Длина крыла самцов желтоголовой трясогузки обычно >84,5 мм, самок – > 78,4 мм. Для малой желтоголовой трясогузки длина крыла самцов обычно < 85,0 мм, самок – < 80,3 мм (табл. 2). Дополнительным признаком для определения этих форм может служить длина цевки (табл. 3), что вкупе с длиной крыла позволяет идентифицировать видовую принадлежность трясогузок, отловленных в предыдущие годы, более точно.

В большинстве литературных источников предыдущих лет информация о находках желтоголовых трясогузок приводится без уточнения принадлежности их к той или иной форме. Для Кузнецко-Салаирской горной области *M. citreola* sensu lato указана как редкий, местами обычный гнездящийся вид. Спорадично гнездится в лесостепной и степной зонах Кузнецкой котловины [15, 34]. В Кузнецком Алатау обычна на пролёте и редка на гнездовании [17–19]. Сведений о гнездовании в Горной Шории нет. В предгорьях Са-

лаирского кряжа местами многочисленный вид [8, 21]. Редкий гнездящийся вид северо-запада Кемеровской области [22]. Гнездование *M. werae* указано А.П. Савченко и В.Л. Темеровой для восточного макросклона Кузнецкого Алатау [33]. Прилетает *M. citreola* sensu lato в апреле – первой декаде мая [18, 35].

Таблица 2 [Table 2]

Длина крыла (мм) желтоголовой *Motacilla citreola* и малой желтоголовой *Motacilla werae* трясогузок по измерениям Я.А. Редькина
[The length of the wing (mm) in *Motacilla citreola* and *Motacilla werae* according to YaA Redkin's measurements]

Подвид [Subspecies]	Самцы [Males]	Самки [Females]
M. citreola citreola	84,5–92,8 (n = 86)	78,4–89,6 (n = 45)
M. citreola quassatrix	86,3–96,0 (n = 63)	82,0–87,6 (n = 24)
M. (citreola) werae werae	76,3–85,0 (n = 66)	71,2–80,3 (n = 23)

Таблица 3 [Table 3]

Длина цевки (мм) желтоголовой *Motacilla citreola* и малой желтоголовой *Motacilla werae* трясогузок
[The length of the tarsometatarsus (Mm) in *Motacilla citreola* and *Motacilla werae*]

Подвид [Subspecies]	Длина цевки, мм [Length of the tarsometatarsus]	
	по измерениям А.П. Савченко [30] [According to AP Savchenko's measurements]	по измерениям Я.А. Редькина [According to YaA Redkin's measurements]
M. citreola citreola	23,8–25,4 (n = 5)	22,9–27,3 (n = 131)
M. (citreola) werae werae	21,7–24,6 (n = 10)	21,4–25,0 (n = 88)

В коллекции Зоологического музея МГУ (n = 3) имеются экземпляры самцов *M. werae,* добытые у пос. Бачатский (граница между Салаирским кряжем и Кузнецкой котловиной) 15 и 16 мая 1928 г., а также гнездящийся (судя по крупным размерам семенников) самец от 17 мая 2011 г. из окрестностей пос. Красный Яр (граница между Кузнецким Алатау и Западно-Сибирской равниной). Несомненно, пролётные (судя по сильной зажиренности шкурок) *M. citreola citreola* добыты (Зоологический музей МГУ, n = 3) в окрестностях г. Белово (Кузнецкая котловина) 26 мая 1928 г., а также в окрестностях пос. Бачатский 31 мая и 2 июня 1928 г. В зоологической коллекции ТГУ (n = 5) с территории бассейна р. Томь также имеются тушки, принадлежащие к обеим формам. К *M. werae* отнесено 4 коллекционных экземпляра, а один самец с длиной крыла 89 мм и выраженным серым цветом по бокам тела добыт 27 мая 1960 г. в окр. д. Чёрная речка Томского р-на (Западно-Сибирская равнина) и причислен к *M. citreola.*

На биостанции КемГУ «Ажендарово» за все годы отловлено 110 особей *M. citreola* sensu lato с длиной крыла 74–88 мм (n = 18, ad) и длиной цевки 23,5–26,7 мм (n = 4, ad), в числе которых, несомненно, присутствовали особи

обеих форм. До середины июля, т.е. начала периода осенних миграций, среди отловленных взрослых трясогузок на основании соотношения длины крыла и цевки можно выделить две особи (отловленные 25.05 и 12.07) с размерными характеристиками, свойственными малой желтоголовой трясогузке, и две особи (отловленные 02.06) – для желтоголовой трясогузки (рис. 5, 6).

Рис. 5. Взрослая самка *Motacilla (citreola) werae werae.* 25.05.2011, биостанция «Ажендарово». Фото А.В. Ковалевского [**Fig. 5.** Adult female *Motacilla (citreola) werae werae* 25.05.2011, Azhendarovo Biological Station. Photo by AV Kovalevsky]

Рис. 6. Взрослый самец *Motacilla citreola citreola.* 02.06.2014, биостанция «Ажендарово». Фото А.В. Ковалевского [**Fig. 6.** Adult male *Motacilla citreola citreola* 06.02.2014, Azhendarovo Biological Station. Photo by AV Kovalevsky]

В послегнездовое время пролёт *M. citreola* sensu lato наблюдается во второй декаде июля – второй декаде августа. На основании морфологической дифференциации видов (табл. 2, 3) нами была предпринята попытка частично «реконструировать» видовую принадлежность особей *M. citreola* sensu lato, отловленных и окольцованных в прежние годы. На основании этого можно заключить, что примерный период послелиночной миграции *M. citreola* приходится на август – начало сентября, а пролёт *M. werae* – на конец июля – первую половину августа. Стоит отметить, что если в долине средней (биостанция «Ажендарово») и нижней (г. Томск) Томи присутствие *M. citreola* зафиксировано единично, то в пойме среднего течения р. Обь (стационар «Манатка») в 55 км ниже устья Томи доля *M. citreola* в отловах мая–июня определяется на уровне 58% (n = 12).

Подводя итог вышесказанному, можно заключить, что в пределах равнинных районов обсуждаемой области гнездится *M. werae*, этот вид прилетает во второй декаде мая, а в места зимовок улетает раньше желтоголовой трясогузки (в конце июля – первой половине августа). *M. citreola* пролетает заметно позже: в последней декаде мая – начале июня, в обратном направле-

нии улетает преимущественно в течение августа – начале сентября. В равнинных частях обсуждаемого региона *M. citreola* не гнездится, а мигранты представлены, по-видимому, только особями северных популяций. Вместе с тем вполне ожидаемы гнездовые находки именно этого вида в горах Кузнецкого Алатау, однако данная точка зрения требует фактических подтверждений.

Горная трясогузка *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771

В Сибири представлена широко распространённым азиатским подвидом *M. c. melanope* [1; 36]. В равниной части Кузнецко-Салаирской горной области – редкий гнездящийся вид, многочисленный в горной части области. В Кузнецкой котловине спорадично гнездится повсеместно, от степи до тайги, чаще встречается в поймах рек у предгорий [16, 34]. В Кузнецком Алатау и Горной Шории – многочисленный, перелётный гнездящийся вид [17–19, 37–39]. На Салаирском кряже – гнездящийся вид [8, 21]. На севере области – редкий гнездящийся вид [22]. В места гнездования прилетает в третьей декаде апреля – начале мая [18, 23].

В сетевых отловах – редкий вид, за все годы отловлено 86 особей. В целом наиболее массовый пролёт к местам зимовок проходит в третьей декаде июля – первой декаде августа. Наиболее поздняя поимка отмечена 15 сентября 2008 г.

Белая трясогузка *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 и маскированная трясогузка *Motacilla personata* Gould, 1861

В фаунистических сводках Л.С. Степаняна [40] и Е.А. Коблика и соавт. [1, 2] этим таксонам присвоены видовые статусы, при этом Л.С. Степанян [41] указывает на незначительный уровень гибридизации этих видов в местах совместного обитания. Однако в работах Г.А. Семёнова и соавт. [42–44], посвящённых этому вопросу, отмечается, что, несмотря на различия в окраске и морфометрических параметрах, существует высокая степень их гибридизации. Для окончательного прояснения ситуации требуется исследование экологии этих форм и молекулярно-генетический анализ. В зарубежных систематических сводках Ф. Гилла, Д. Донскера и др. [3], Дж.Ф. Клементса [4], Р. Ховарда и А. Моора [5] маскированная трясогузка не выделяется в самостоятельный вид, а рассматривается в рамках подвида белой трясогузки. В «Справочнике птиц мира» [6] отмечается, что форма *personata* в местах интерградации скрещивается с рядом других форм, в том числе с обитающей в местах исследования *M. a. dukhunensis*, и поэтому не может быть рассмотрена в качестве «полноценного» вида. Однако Е.А. Коблик и В.Ю. Архипов [2] указывают, что с признанием факта более высокого уровня гибридизации в природе даже между «хорошими» видами критерий репродуктивной изоляции уже не является столь определяющим фактором при присвоении тем или иным формам видового статуса.

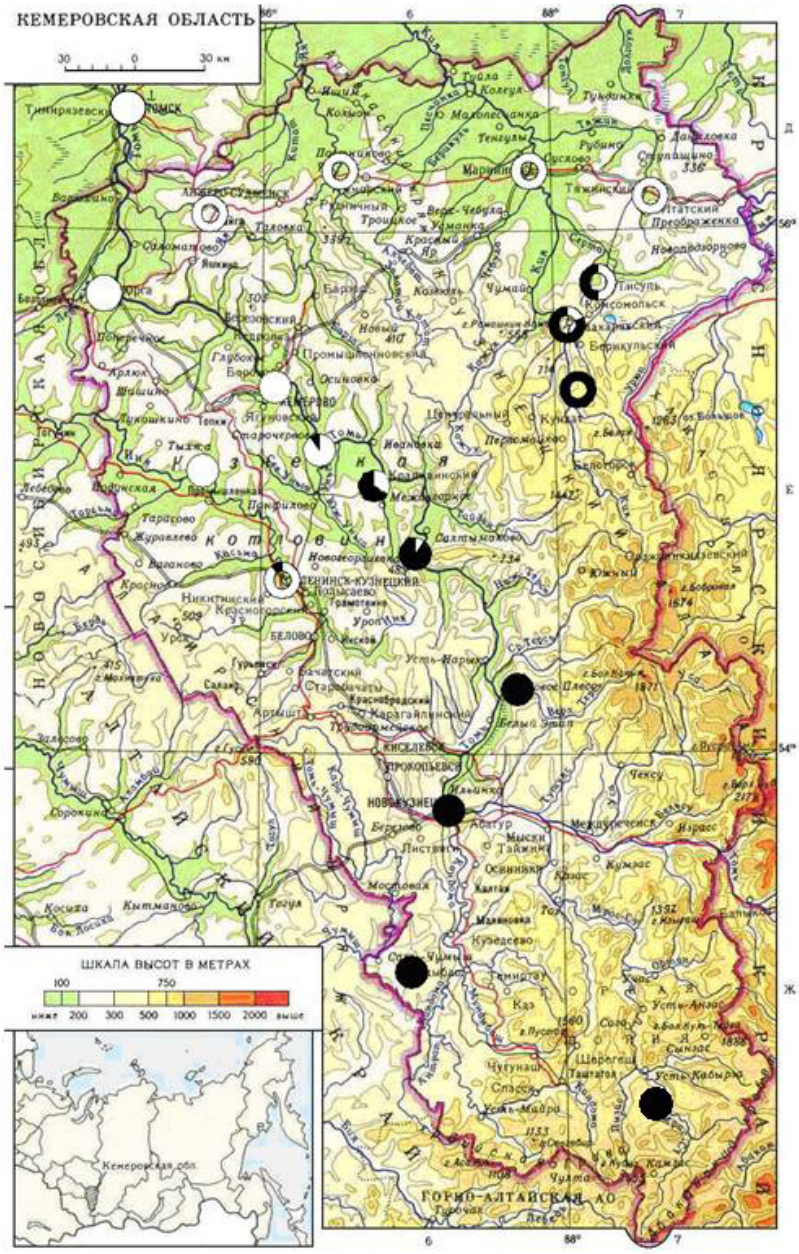


Рис. 8. Распределение белой *Motacilla alba* и маскированной *Motacilla personata* трясогузок в местах исследований, чёрный цвет – *Motacilla personata*, белый – *Motacilla alba*. Закрашенные круги – собственные данные, полые круги – литературные источники
[**Fig. 8.** The distribution of *Motacilla alba* and *Motacilla personata* at the study sites, Black color designates *Motacilla personata*, white - *Motacilla alba*. The shaded circles show our data, the hollow circles - data from literature]

В Кузнецко-Салаирской горной области проходит граница ареалов маскированной *M. personata* и белой *M. alba* трясогузок, при этом маскированная трясогузка обитает в горных провинциях, а белая – в равнинных (рис. 8). В долине Томи обитают обе формы, однако их распределение имеет существенные различия. Так, в городах Томск и Кемерово и их окрестностях *M. personata* встречается крайне редко. Южнее, на границе Кемеровского и Крапивинского районов, *M. personata* встречается постоянно, но соотношение видов по данным кольцевания и визуальным наблюдениям устойчиво 10:1 в пользу *M. alba*. При этом на протяжении всех лет наблюдений, начиная с 1999 г., здесь встречаются смешанные пары (Н.В. Скалон, личное сообщение) [45]. Ещё юго-восточнее, на биостанции «Ажендарово» (Крапивинский район), соотношение меняется на обратное в пользу *M. personata*, отмечаются также смешанные пары и гибридный молодняк (наши данные). Южнее, в Новокузнецком районе, *M. alba* встречается крайне редко (наши данные). Смешанные пары отмечались в окрестностях городов Кемерово, Новокузнецк, Полысаево, биостанции КемГУ «Ажендарово» [9, 42–44, 46, 47]. Таким образом, ширина зоны перекрытия между ареалами видов, в которой постоянно встречаются гибридные особи, составляет около 60 км, в более широкой зоне регистрации гибридов уже редкость.

Белая трясогузка прилетает на места гнездования в первой половине апреля. В окрестностях биостанции КемГУ «Ажендарово» белая трясогузка является редким гнездящимся видом. За все годы отловлено 42 особи. Из сетевых отловов исчезает к середине сентября.

Маскированная трясогузка – многочисленный гнездящийся вид по окраинам Кузнецкой котловины [16], в самой котловине – редкий гнездящийся вид [8]. Редкий гнездящийся вид в г. Кемерово и на севере Кемеровской области, восточнее (в Тисульском районе) маскированная трясогузка – обычный гнездящийся вид [16, 22, 48, 49]. В качестве многочисленного перелётного гнездящегося вида для Горной Шории указывается А.Ф. Белянкиным [39]. Гнездящийся вид на Салаирском кряже [8, 21]. У южных подножий Салаирского кряжа (Новокузнецкий район, Сары-Чумышский заказник) в 2008 г. нами обнаружены только маскированные трясогузки. Прилетает на места гнездования в первой декаде апреля, в горах обычно появляется в третьей декаде апреля [18, наши данные].

В окрестностях биостанции КемГУ «Ажендарово» маскированная трясогузка является обычным гнездящимся видом. За все годы отловлено 447 особей. Первые, ещё плохо летающие, с недоросшими маховыми перьями молодые птицы начинают встречаться уже во второй декаде июня. Нормально летающие ювенильные особи начинают ловиться с третьей декады июля. Массовые перемещения отмечают в третьей декаде июня – первой декаде июля и отражают послегнездовые кочёвки взрослых и молодых птиц, которые в третьей декаде июля переходят в массовый осенний отлёт. Наиболее поздняя регистрация маскированной трясогузки – 12 сентября 2007 г.

Выводы

1. Установлено, что в долине р. Томь встречаются два вида из группы «жёлтых» трясогузок. В гнездовой период здесь регистрируется светлоголовая жёлтая трясогузка *Motacilla flava beema*. Берингийская жёлтая трясогузка *Motacilla tschutschensis plexa* встречается только во время сезонных миграций.

2. В среднем течении р. Томь обнаружены две формы, относящиеся к группе «желтоголовых» трясогузок: собственно желтоголовая трясогузка *M. citreola citreola* и малая желтоголовая трясогузка *M. werae werae*. Весной *M. werae* прилетают значительно раньше – примерно в конце апреля – начале мая, тогда как прилёт *M. citreola* приходится на конец мая – начало июня. Сроки осеннего пролёта *M. citreola* примерно на 2 недели позже, чем *M. werae*. В гнездовой период в обсуждаемом регионе достоверно отмечена только *M. werae*.

3. Установлено, что в горных и предгорных районах Кузнецко-Салаирской горной области широко распространена маскированная трясогузка *M. personata*, а по Томь-Колыванской равнине, в центральной части Кузнецкой котловины и севернее − белая трясогузка *M. alba*. Между этими видами в местах совместного обитания отмечают частые случаи гибридизации. Ширина зоны перекрытия ареалов видов, в которой постоянно встречаются гибридные особи, составляет около 60 км.

Литература

1. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской федерации. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2006. 256 с.
2. Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. «Зоологические исследования», 14. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2014. 171 с.
3. Gill F, Donsker D (Eds). 2017. IOC World Bird List (v 7.1). doi: 10.14344/IOC.ML.7.1. URL: http://www.worldbirdnames.org/ioc-lists/master-list-2 (дата обращения: 12.01.2017).
4. Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L., Wood C.L. The Clements Checklists 6.9. URL: http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download (дата обращения: 12.12.2016).
5. Dickinson, E.C., and Christidis L. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4rd ed. UK, Eastbourne : Passerines, Aves Press, 2014. Vol. 2. 752 p.
6. Tyler S. White Wagtail (Motacilla alba). In: del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A. & de Juana E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. 2017. URL: http://www.hbw.com/about-hbw-alive (дата обращения: 04.06.2017).
7. Атлас Кемеровской области / сост. и подгот. к изд. Производственным объединением «Инженерная геодезия» Роскартографии в 1996 г. ; отв. ред. Н. М. Берёзова. Новосибирск, 1996. 32 с.
8. Гагина Т.Н. Птицы Салаиро-Кузнецкой горной страны (Кемеровская область) // Вопросы экологии и охраны природы. 1979. С. 5–18.
9. Ковалевский А.В., Ильяшенко В.Б. Материалы по осеннему пролёту мелких воробьинообразных птиц в долине среднего течения реки Томь // Материалы к

распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2010. Вып. 15. С. 75−87.
10. Ковалевский А.В., Ильяшенко В.Б., Скалон Н.В., Клюева А.А. Общая характеристика осенней миграции и привязанность к местам гнездования Воробьинообразных птиц *Passeriformes* в долине среднего течения р. Томь // Вестник Кемеровского государственного университета. 2014. № 2 (58), т. 2. С. 12−17.
11. Ковалевский А.В., Редькин Я.А., Ильяшенко В.Б., Скалон Н.В. Распространение видов семейства Сорокопутовые Laniidae в Кузнецко-Салаирской горной области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 76−90.
12. Ковалевский А. В. Миграция воробьинообразных птиц Кузнецкой котловины в летне-осенний период : дис. … канд. биол. наук. Томск : Национальный исследовательский Томский государственный университет, 2015. 211 с.
13. Редькин Я.А., Рябицев В.К. Жёлтая трясогузка *Motacilla flava* // Птицы Сибири : справочник-определитель. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. С. 264–267.
14. Редькин Я.А., Рябицев В.К. Берингийская жёлтая трясогузка *Motacilla tsvhutschensis* // Птицы Сибири : справочник-определитель. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. С. 268−269.
15. Белянкин А.Ф. К характеристике размещения и численности летней орнитофауны района строительства Крапивинского водохранилища на реке Томи // Проблемы экологии позвоночных Сибири. Кемерово, 1978. С. 88–94.
16. Белянкин А.Ф. Птицы равнинной части Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1999. С. 14–43.
17. Гагина Т.Н., Васильченко А.А. Орнитофауна заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск, 1996. С. 1–11.
18. Васильченко А.А. Птицы Кемеровской области. Кемерово : Кузбассвузиздат, 2004. 488 с.
19. Васильченко А.А. К орнитофауне Северо-Востока Кемеровской области // Материалы к распространению Птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2005. С. 45–103.
20. Ваничева Л.К. К орнитофауне Шорского национального парка // Вопросы орнитологии. Барнаул, 1995. С. 90–93.
21. Головина Н.М. Орнитофауна Журавлёвского водохранилища (озеро Ата-Анай, Кемеровская область) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2007. С. 39–64.
22. Белянкин А.Ф., Климова Н.В. Птицы Яшкинского района // Труды Кузбасской комплексной экспедиции. Т. 1: Беловский, Яшкинский, Таштагольский районы Кемеровской области / Ин-т угля и углехимии СО РАН. Кемерово, 2004. С. 311–333.
23. Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во ТГУ, 1977. 352 с.
24. Siberian Birdwatching Community. Motacillidae. URL: http://sibirds.ru/v2family.php?l=ru&p=42#39 (дата обращения: 12.01.2017).
25. Birdlife International. *Motacilla werae.* URL: http://www.birdlife.org/datazone/speciesfactsheet.php?id=31705 (дата обращения: 12.12.2016).
26. Редькин Я.А. Окраска ювенильного наряда различных подвидов желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* Pallas, 1776 // Русский орнитологический журнал. СПб., 2001. № 10 (133). С. 135–144.
27. Редькин Я.А. Новые данные о пространственных и репродуктивных отношениях некоторых близкородственных форм воробьинообразных Passeriformes в Туве // Бутурлинский сборник. Ульяновск, 2003. С. 201–206.

28. Цветков А.В., Редькин Я.А., Коблик Е.А. О распространении и биологии трясогузок в Туве // Русский орнитологический журнал. 2003. Экспресс-выпуск. № 12 (229). С. 768–787.
29. Pavlova A., Zink R.M., Drovetski S.V., Red'kin Ya.A., Rohwer S. Phylogeographic patterns in Motacilla flava and Motacilla citreola: species limits and population history // The Auk. 2003. № 120 (3). PP. 744–758.
30. Voelker G. Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited // The Condor 104. 2002. PP. 725–739.
31. Редькин Я.А., Рябицев В.К. Малая желтоголовая трясогузка *Motacilla (citreola) werae* // Птицы Сибири : справочник-определитель. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. С. 272.
32. Редькин Я.А., Рябицев В.К. Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* // Птицы Сибири : справочник-определитель. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. С. 271−272.
33. Савченко А.П., Темерова В.Л. О новых границах распространения форм желтоголовой трясогузки *(Motacilla citreola* Pall.) на территории Центральной Сибири // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 4. С. 75−80.
34. Белянкин А.Ф. Фауна птиц притомских сосновых боров (Кемеровская область) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Академкнига, 2000. С. 21–24.
35. Петункин Н.И., Ильяшенко В.Б., Кузичев И.Ю. Материалы по прилёту птиц в зелёной зоне г. Кемерово (1975–1979 гг.) // Вопросы экологии и охраны природы. Кемерово, 1979. С. 58–62.
36. Редькин Я.А., Рябицев В.К. Горная трясогузка *Motacilla cinerea* // Птицы Сибири. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. С. 272–273.
37. Белянкин А.Ф. К фауне птиц окрестностей кордона «Средняя Маганакова» заповедника «Кузнецкий Алатау» // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2006. С. 23−25.
38. Белянкин А.Ф. К фауне птиц окрестностей кордона «Безымянный» заповедника «Кузнецкий Алатау» // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2007. С. 25–27.
39. Белянкин А.Ф. Фаунистический список птиц Шорского национального парка // Шорский национальный природный парк: природа, люди, перспективы. Кемерово : Кузбасс, 2003. С. 63–80.
40. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.
41. Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авиафауне СССР. М. : Наука, 1983. 294 с.
42. Семёнов Г.А. Гибридизация белой (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) и маскированной (*M. (a.) personata,* Gould, 1861) трясогузок на юге Западной Сибири : дис. … канд. биол. наук. Новосибирск : Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, 2011. 106 с.
43. Семёнов Г.А., Юрлов А.К. О характеристике взаимоотношений между маскированной и белой трясогузками на юге Сибири // Орнитология. 2011. Вып. 36. С. 7–21.
44. Семёнов Г.А., Юрлов А.К., Хайдаров Д.Р. Гибридизация белой *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 и маскированной *M. (a.) personata* Gould, 1861 трясогузок на юге Сибири // Сибирский экологический журнал. Новосибирск, 2010. Т. XVII, № 5. С. 789–798.
45. Скалон Н.В. Фауна территории и охранных зон экомузея – заповедника «Тюльберский городок» // Аборигены и русские старожилы Притомья (Материалы научно-практической конференции). Кемерово : Кузбассвузиздат, 2002. С. 100–109.

46. Головина Н.М. Гнездящиеся птицы садов города Кемерово // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Академкнига, 2003. С. 84–87.
47. Головина Н.М. Птицы Кемеровской области, гнездящиеся в постройках человека // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2005. С. 107–111.
48. Рябицев В.К., Тарасов В.В. Заметки к орнитофауне равнинной части Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Екатеринбург, 1999. С. 182–183.
49. Рябицев В.К., Сесин А.В. Заметки к фауне птиц северо-востока Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2005. С. 236–241.

Поступила в редакцию 13.03.2017 г.; повторно 13.06.2017 г.;
принята 26.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Ковалевский Александр Викторович – канд. биол. наук, зав. лабораторией «Биологическая станция „Ажендарово"» Кемеровского государственного университета (Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, д. 6).
E-mail: passer125@yandex.ru
Редькин Ярослав Андреевич – канд. биол. наук, н.с. Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Россия, 125009, г. Москва, ул. Большая Никитская, д. 2).
E-mail: yardo@mail.ru
Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, зав. отделом учебной и просветительской работы Зоологического музея Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр-т Ленина, д. 36).
E-mail: parusmajorl@rambler.ru
Ильяшенко Вадим Борисович – канд. биол. наук, доцент кафедры биоразнообразия и биоресурсов Кемеровского государственного университета (Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, д. 6).
E-mail: vadilj@kemsu.ru

For citation: Kovalevskiy AV, Red'kin YaA, Gashkov SI, Ilyashenko VB. Distribution and nature of *Motacilla* species presence in the southeast of Western Siberia (the Kuznetsk-Salair mountain area). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:107-126. doi: 10.17223/19988591/39/7 In Russian, English Summary

Alexander V. Kovalevskiy[1], Yaroslav A. Red'kin[2], Sergey I. Gashkov[3], Vadim B. Ilyashenko[1]

[1] *Kemerovo State University, Kemerovo, Russian Federation*
[2] *MV Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*
[3] *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Distribution and nature of *Motacilla* species presence in the southeast of Western Siberia (the Kuznetsk-Salair mountain area)

In the latest systematic reports on birds, some subspecies or their groups are assigned the status of independent species, the relationships between various taxa are specified, which, in its turn, requires additional studies of the details of the reconsidered taxa distribution and their ecological specifics in regions. The aim of this work was to study the features of distribution and the peculiarities of *Motacilla Linnaeus*, 1758 species presence in the Kuznetsk-Salair mountain region and the lower reaches of the Tom River.

Our research is based on the results of catchings with the subsequent girdling from 2008 to 2014 at Azhendarovo Biological Research Station of Kemerovo State University located in the valley of the middle reaches of the Tom River (54°45'N; 87°02' E). We caught 761 *Motacilla* individuals during this period. To evaluate the distribution of forms, we used the collection funds of the Zoological Museum of Tomsk State University, the Department of Biodiversity and Bioresources of Kemerovo State University, and the Zoological Museum of Moscow State University, in total 111 specimens. No bird was harmed during this research. All counts were conducted according to Ethical Standards.

M. flava and M. tschutschensis. *M. flava beema* nests in the territory of the Kuznetsk-Salair mountain region and in the basin of the Tom River. Usually, the most massive movements of *M. flava beema* begin in the second decade of July and reflect juvenile migrations of the nesting wagtails. The peak of flight occurs in the third decade of July. The increase in migratory activity since the end of August is probably due to a small number of *M. tschutschensis plexa* in the flight. The spring flight of "transit" *M. tschutschensis plexa* happens in the second half of May. *M. flava beema* arrives at the end of April-May.

M. citreola and M. (citreola) werae. *M. werae werae* nests in the Kuznetsk-Salair mountain region, nesting of *M. citreola citreola* requires factual confirmation. *M. werae* migrates to places of winterings at the end of July - the first half of August, *M. citreola citreola* – in August or in the beginning of September. In spring, the first *M. werae* are noted in the second decade of May, and passing *M. citreola* are recorded in the last decade of May - in the beginning of June.

M. cinerea arrives in the third decade of April or in the beginning of May. The most massive flying to the places of winterings took place in the third decade of July - in the first decade of August. The most recent capture was registered on September 15, 2008. We did not reveal any significant differences in terms of departure of adult and young individuals.

M. alba and M. personata. A border between the habitats of *M. alba* and *M. personata* lies in the Kuznetsk-Salair mountain region. *M. alba* is common in plains, whereas *M. personata* is widespread in mountain and foothill territories. Both species, which actively hybridize with each other, live in the valley of the Tom river. The width of the zone, where hybrid individuals are constantly encountered, makes up about 60 km; in the zone up to 150 km the presence of hybrid individuals is already a relative rarity.

The article contains 3 Tables, 8 Figures, 49 References.

Key words: Wagtail; migration; subspecies; population; Kemerovo region.

Funding: This work was supported by the Russian Science Foundation "Scientific basis for establishing a national depository bank of living systems" (Grant No 14-50-00029).

References

1. Koblik EA, Red'kin YaA, Arkhipov VYu. CheckList of the birds of Russian Federation. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2006. 256 p. In Russian
2. Koblik EA, Arkhipov VYu. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2014. 171 p.
3. Gill F & D Donsker (Eds). 2017. IOC World Bird List (v 7.1). doi: 10.14344/IOC.ML.7.1. [Electronic resource]. Available at: http://www.worldbirdnames.org/ioc-lists/master-list-2. (accessed 12.01.2017).
4. Clements JF, Schulenberg TS, Iliff MJ, Roberson D, Fredericks TA, Sullivan BL, Wood CL. The Clements Checklists 6.9. [Electronic resource]. Available at: http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download

5. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th ed. Vol. 2. Passerines. Dickinson EC and Christidis L, editors. Eastbourne, UK: Aves Press Publ.; 2014. 752 p.
6. Tyler S. White Wagtail (Motacilla alba). In: *Handbook of the Birds of the World Alive.* del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA and de Juana E, editors. Barcelona: Lynx Edicions. 2017. [Electronic resource]. Available at: http://www.hbw.com/about-hbw-alive (accessed 04.06.2017).
7. *Atlas Kemerovskoy oblasti* [Atlas of Kemerovo oblast]. Berezova NM, editor. Novosibirsk: "Engineering geodesy" Roskartographia; 1996. 32 p. In Russian
8. Gagina TN. Ptitsy Salairo-Kuznetskoy gornoy strany (Kemerovskaya oblast') [Birds of the Salair-Kuznetsk mountain region (Kemerovo oblast)]. In: *Voprosy ekologii i okhrany prirody* [The issues of ecology and nature protection]. Kemerovo: Kemerovo State University Publ.; 1979. pp. 5-17.
9. Kovalevskiy AV, Ilyashenko VB. Materialy po osennemu prolyotu melkikh vorob'inoobraznykh ptits v doline srednego techeniya reki Tom' [Materials on autumn migration of small passerine birds in the valley of the middle reaches of the Tom river]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2010;15:75-87. In Russian
10. Kovalevskiy AV, Ilyashenko VB, Skalon NV, Klyuyeva AA. General description of autumn migration & attachment to the nesting place of Passeriformes passerine birds in the middle reaches of the Tom river. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Kemerovo State University*. 2014;2(58):12-17. In Russian
11. Kovalevskiy AV, Red'kin YA, Ilyashenko VB, Skalon NV. Distribution of Laniidae species in the Kuznetsk-Salair Mountain Region. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):76-90. doi: 10.17223/19988591/32/4 In Russian, English Summary
12. Kovalevskiy AV. *Migratsiya Vorob'inoobraznykh ptits Kuznetskoy kotloviny v letne-osenniy period* [The migration of passerine birds of the Kuznetsk Basin in the summer-autumn period. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2015. 211 p. In Russian
13. Red'kin YaA, Ryabitsev VK. *Motacilla flava.* In: *Birds of Siberia*. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. Vol. 2. pp. 264-267. In Russian
14. Red'kin YaA, Ryabitsev VK. *Motacilla tsvhutschensis*. In: *Birds of Siberia*. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. Vol. 2. pp. 268-269. In Russian
15. Belyankin AF. K kharakteristike razmeshcheniya i chislennosti letney ornytofauny rayona stroitel'stva Krapivinskogo vodokhranilishcha na reke Tomi [On characteristics of occurrence and abundance of summer avifauna of the construction area of the Krapivinsky reservoir on the Tom'river]. In: *Problemy ekologii pozvonochnykh Sibiri* [Problems of ecology of vertabrates in Siberia]. Kemerovo. 1978. pp. 88-94. In Russian
16. Belyankin AF. Ptitsy ravninnoy chasti Kemerovskoy oblasti [Birds the flat part of Kemerovo oblast]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia*. 1999;4:14-43. In Russian
17. Gagina TN, Vasilychenko AA. Ornitofauna zapovednika "Kuznetskiy Alatau" [The avifauna of the Kuznetsky Alatau Reserve]. In: *Biotsenoticheskie issledovaniya v zapovednike "Kuznetskiy Alatau"* [Biocenotic research in the Kuznetsky Alatau Nature Reserve]. Novosibirsk. 1996;2:1-11. In Russian
18. Vasilychenko AA. Ptitsy Kemerovskoy oblasti [Birds of Kemerovo oblast]. Kemerovo: Kuzbassvuzizdat Publ.; 2004. 488 p. In Russian
19. Vasilychenko AA. K ornitofaune severo-vostoka Kemerovskoy oblasti [Ornithofauna of the North-East of Kemerovo oblast]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i*

Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia. 2005;10:45-103. In Russian
20. Vanicheva LK. K ornitofaune Shorskogo natsional'nogo parka [On the avifauna of Shorsky National Park]. In: *Voprosy ornitologii* [Issues of ornithology. Proseedings]. Irisova NL, Petrov VYu and Ravkin YuS, editors. Barnaul. 1995;90-93. In Russian
21. Golovina NM. Ornitofauna Zhuravlyovskogo vodokhranilishcha (Ozero Ata-Anay, Kemerovskaya oblast') [Avifauna of Zhuravlevsky reservoir (Lake Ata-Anai, Kemerovo oblast)]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2007;12:39-64. In Russian
22. Belyankin AF, Klimova NV. Ptitsy Yashkinskogo rayona [Birds of Yashkinsky district]. In: *Trudy Kuzbasskoy kompleksnoy ekspeditsii. T. 1. Belovskiy, Yashkinskiy, Tashtagol'skiy rayony Kemerovskoy oblasti* [Proc. of the Kuzbass complex expedition. Vol. 1. Belovo, Yashkino, and Tashtagol districts, Kemerovo region]. Kemerovo: Institute of Coal and Coal Chemistry SB RAS; 2004. pp. 311-333. In Russian
23. Gyngazov AM, Milovidov SP. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoy ravniny [The avifauna of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk University. Publ.; 1977. 352 p. In Russian
24. Siberian Birdwatching Community. Motacillidae [Electronic resource]. Available at: http://sibirds.ru/v2family.php?l=ru&p=42#39 (accessed 12.01.2017).
25. Birdlife International. *Motacilla werae.* [Electronic resource]. Available at: http://www.birdlife.org/datazone/speciesfactsheet.php?id=31705 (accessed 10.10.2016).
26. Red'kin YaA. Yuvenile plumage coloration patterns in four races of the yellow-headed wagtail *Motacilla citreola* Pallas, 1776. *The Russian Journal of Ornithology*. 2001;10(133):135-144. In Russian
27. Red'kin YaA. Novye dannye o prostranstvennykh i reproduktivnykh otnosheniyakh nekotorykh blizkorodstvennykh form vorob'inoobraznykh Passeriformes v Tuve [New data on spatial and reproductive relationships of some closely related forms of *Passeriformes* in Tuva]. *Buturlinskiy sbornik = Buturlino collection*. 2003:201-206. In Russian
28. Tsvetkov AV, Red'kin YaA, Koblik EA. On distribution and biology of wagtails in Tuva. *The Russian Journal of Ornithology.* 2003;12(229):768-787. In Russian
29. Pavlova A, Zink RM., Drovetski SV, Red'kin YaA, Rohwer S. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history. *The Auk.* 2003;120(3):744-758.
30. Voelker G. Systematics and historical biogeography of wagtails: dispersal versus vicariance revisited. *The Condor.* 2002;104(4):725-739. doi: 10.1650/0010-5422(2002)104[0725:SAHBOW]2.0.CO;2
31. Red'kin YaA, Ryabitsev VK. *Motacilla (citreola) werae.* In: *Birds of Siberia*. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. Vol. 2. p. 272. In Russian
32. Red'kin YaA, Ryabitsev VK. *Motacilla citreola* In *Birds of Siberia*. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. Vol. 2. pp. 271-272. In Russian
33. Savchenko AP, Temerova VL. About new distribution limits of the citrine wagtail (*Motacilla citreola* Pall.) species on the Central Siberia territory. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*. 2011;4:75-80. In Russian
34. Belyankin AF. Fauna ptits pritomskikh sosnovykh borov (Kemerovskaya oblast') [The fauna of birds in pine forests near the Tom' river (Kemerovo oblast)]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2000;5:21-24. In Russian
35. Petunkin NI, Il'yashenko VB, Kuzichev IYu. Materialy po priletu ptits v zelenoy zone g. Kemerovo (1975-1979 gg.) [Materials on the arrival of birds in the green zone of the city of Kemerovo (1975−1979)]. In: *Voprosy ekologii i okhrany prirody* [Issues of ecology and nature protection. Proceedings.]. Gagina TN, editor. Kemerovo; 1979. pp. 58-62. In Russian

36. Red'kin YaA, Ryabitsev VK. *Motacilla cinerea* . In: *Birds of Siberia*. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. Vol. 2. pp. 272-273.
37. Belyankin AF. K faune ptits okrestnostey kordona «Srednyaya Maganakova» zapovednika «Kuznetskiy Alatau» [On the fauna of birds neighborhoods cordon "Average Maganakova" reserve "Kuznetsky Alatau"]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2006;12:23-25. In Russian
38. Belyankin AF. K faune ptits okrestnostey kordona «Bezymyannyy» zapovednika «Kuznetskiy Alatau» [On the fauna of birds neighborhoods cordon "Bezymyannyy" reserve "Kuznetsky Alatau"]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia*. 2007;11:25-27. In Russian
39. Belyankin AF. Faunisticheskiy spisok ptits Shorskogo natsional'nogo parka [Faunistic list of birds Shor National Park]. In: *Shorskiy natsional'nyy prirodnyy park: priroda, lyudi, perspektivy* [Shor National Park: Nature, people, perspectives]. Kemerovo. Publ.; 2003. pp. 63-80. In Russian
40. Stepanyan LS. Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region. Moscow: Academkniga Publ.; 2003. 808 p.
41. Stepanyan LS. Nadvidy i vidy dvoyniki v aviafaune SSSR [Superspecies and types of counterparts in the USSR aviafaune]. Moscow. Publ.; 1983. 294 p. In Russian
42. Semenov GA. *Gibridizatsiya beloy (Motacilla alba Linnaeus, 1758) i maskirovannoy (M. (a.) personata, Gould, 1861) tryasoguzok na yuge Zapadnoy Sibiri* [Hybridization of white (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) and masked (*M. (a.) personata*, Gould, 1861) wagtails in the south of Western Siberia. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS; 2011. 106 p. In Russian
43. Semuonov GA, Yurlov AK. On relationships between the White Wagtail (*Motacilla alba)* and Masked Wagtail (*Motacilla personata)* in southern Siberia. *Ornithologia*. 2011;36:7-21.
44. Semenov GA, Yurlov AK, Khaidarov DR. Hybridization of *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 and *M. (a.) personata* Gould, 1861 in the South of Siberia. *Contemporary problems of Ecology*. 2010;3(5):579-587. doi: 10.1134/S1995425510050127
45. Skalon NV. Fauna territorii i okhrannykh zon ekomuzeya – zapovednika «Tyul'berskiy gorodok» [The fauna of the territory and protected areas of the ecomuseum - reserve "Tyulbersky town"]. In: *Aborigeny i russkie starozhily Pritom'ya (Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii)* [Aborigines and Russian old-timers in the Tom river area. Proceedings.). Kemerovo: 2002. pp. 100-109. In Russian
46. Golovina NM. Gnezdyashchiesya ptitsy sadov goroda Kemerovo [Breeding birds Kemerovo city gardens]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2003;8:84-87. In Russian
47. Golovina NM. Ptitsy Kemerovskoy oblasti, gnezdyashchiesya v postroykakh cheloveka [Birds of the Kemerovo region, nesting in the buildings of man]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 2005;10:107-111. In Russian
48. Ryabitsev VK, Tarasov VV. Zametki k ornitofaune ravninnoy chasti Kemerovskoy oblasti [Notes to the avifauna of the flat part of the Kemerovo region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia.* 1999;4:182-183. In Russian
49. Ryabitsev VK, Sesin AV. Zametki k faune ptits severo-vostoka Kemerovskoy oblasti [Notes to the bird fauna of the north-east of the Kemerovo region]. *Materialy k rasprostraneniyu*

ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia. 2005;10:236-241. In Russian

Received 13 March 2017; Revised 13 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Kovalevskiy Alexander V, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Azhendarovo Biological Station, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo, 650043, Russian Federation.
E-mail: passer125@yandex.ru
Red'kin Yaroslav A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Zoological Museum of Moscow State University, 6 Bol'shaya Nikitskaya Str., Moscow, 125009, Russian Federation.
E-mail: yardo@mail.ru
Gashkov Sergey I, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Educational Department, Zoological Museum of Tomsk State University, 36 Lenin Ave, Tomsk, 634050, Russian Federation.
E-mail: parusmajorl@rambler.ru
Ilyashenko Vadim B, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Biodiversity and Bioresources, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo 650043, Russian Federation.
E-mail: vadilj@kemsu.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 127– 139

УДК 599.32:57.081.15
doi: 10.17223/19988591/39/8

О.В. Толкачёв, О.Р. Гизуллина, Г.В. Оленев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Улучшенная процедура визуального обнаружения тетрациклиновой метки при массовом мечении грызунов

На основе анализа обширного краниального материала показано, что существующие методы визуальной диагностики тетрациклиновой метки у грызунов недостаточно надежны. Для повышения вероятности выявления меченых животных характерную флуоресценцию под ультрафиолетом необходимо искать в аншлифах как верхнего резца, так и нижней челюсти. Улучшенная методика дает прирост эффективности от 37 до 55%. Обнаружены различия в проявлении тетрациклиновой метки у полевок по сравнению с мышами. Установлено, что со временем образцы от любых вываренных и очищенных черепов становятся значительно светлее в ультрафиолете, что осложняет диагностику. Интенсивность флуоресценции метки в резцах также постепенно снижается. Определен критический срок хранения образцов – три года, после которого выявление метки затрудняется. Обнаружено, что обработка пероксидом водорода, которую часто применяют при очистке черепов грызунов, ухудшает видимость тетрациклиновой метки.

Ключевые слова: *Apodemus agrarius*; *Microtus agrestis*; *Microtus arvalis*; *Microtus oeconomus*; *Myodes glareolus*; *Myodes rutilus*; *Sicista betulina*; *Sylvaemus uralensis*.

Введение

Методы массового самомечения животных, появившись несколько десятилетий назад, применялись главным образом для решения практических задач – оценки полноты потребления приманки с вакцинами или ядами [1–3] или разработки способов борьбы с вредителями [4]. Лишь в единичных случаях этот подход использовали в теоретических исследованиях [5, 6]. Возникновение и широкое признание концепции метапопуляций привело к значительному росту интереса исследователей к изучению миграционной активности животных, поскольку именно этот процесс связывает отдельные локальные популяции в структуры более высокого порядка [7]. Использование простых и дешевых способов массового мечения позволяет проводить эксперименты в масштабах целых ландшафтов [8–11], что часто совершенно необходимо в исследованиях процессов расселения или степени изоляции группировок особей. В связи с этим стали появляться работы, направленные на совершенствование существующих методик [12–15].

Применение тетрациклина в качестве биомаркера можно отнести к числу наиболее распространенных методов массового мечения. Животное, съевшее приманку, содержащую один из антибиотиков тетрациклинового ряда, получает метку в виде желтой флуоресценции в костях и зубах, наблюдаемую под действием ультрафиолета [16]. Явление вызвано тем, что тетрациклин и его дериваты образуют хелатные комплексы с ионами кальция в момент его депонирования в костных структурах [17]. Поэтому флуоресценция обнаруживается на тех участках, где происходил рост в тот период, когда животное съело приманку. Метод применяется почти исключительно на млекопитающих и особенно часто на грызунах. В последнем случае метку можно обнаружить визуально в растущих частях костей [18, 19] или в резцах [20, 21], которые у этой группы животных интенсивно растут всю жизнь. Существует также способ выявления тетрациклинов с помощью хроматографии [22], но он не получил широкого распространения, так как оказался слишком сложным и дорогим. К тому же эта методика подразумевает уничтожение образцов, что не всегда приемлемо. Поэтому простой визуальный поиск маркера по-прежнему остается основным методом, особенно удобным при работе с массовым материалом. При выявлении меченых грызунов присутствие тетрациклина чаще всего определяют или в кости нижней челюсти [1, 23, 24], или в верхнем резце [9–11, 21, 25]. Прямое сравнение этих методик ранее не проводилось. Цель данного исследования заключалась в поиске наиболее эффективной процедуры визуального обнаружения тетрациклиновой метки при массовом мечении грызунов с учетом возможных погрешностей, связанных со спецификой полевой работы и обработки краниального материала.

Материалы и методики исследования

Сравнение эффективности поиска метки в нижней челюсти или в верхнем резце грызунов выполнено на зверьках различных видов, помеченных приманкой с гидрохлоридом тетрациклина и пойманных летом 2016 г. в лесных массивах на территории г. Екатеринбурга. Отлов мелких млекопитающих проводили стандартным зоологическим методом с соблюдением общепринятых этических норм по отношению к животным. Мечение проводилось неоднократно, поэтому приманка была доступна грызунам в течение трех недель. В ходе пробоподготовки после выварки и очистки черепов делали аншлифы изолированного верхнего резца и одной из половин нижней челюсти вместе с резцом. Выявление тетрациклиновой метки проводили в темной комнате с использованием микроскопа МБС-1 (ЛОМО) и УФ осветителя с фильтром УФС-6. Все образцы, в которых обнаружены признаки метки, фотографировали в одном кадре с контрольными для подтверждения. Всего обработано 1 133 черепа.

Проанализировано влияние на выявляемость тетрациклиновой метки двух распространенных практик, применяемых при работе с краниальным материалом, – музейного хранения и обработки черепов пероксидом водорода.

Оценку воздействия фактора времени (музейного хранения) на общий вид в ультрафиолете аншлифов без метки осуществили на основе нашего материала, собранного в Екатеринбурге в 2011–2016 гг., а также в Ильменском заповеднике в 1978 и 2014 гг. Черепа старше 2013 г. хранились в целом виде. Аншлифы от них сделаны специально для данного исследования в начале 2017 г. Для проведения корректных сравнений случайно отобранные пары образцов разного срока хранения размещали в пределах поля зрения микроскопа и фотографировали одним кадром. Дальнейший анализ проводился по фотографиям.

Для изучения изменений, происходящих с тетрациклиновой меткой с течением времени, использован дополнительный материал, полученный в результате однократного мечения в Екатеринбурге в 2013 г. В этом случае приманка была доступна зверькам не более недели. Оценку проводили, сравнивая фотографии образцов, сделанные в одинаковых условиях в 2013 и 2017 гг. При этом в обоих случаях использовали УФ осветитель ОЛД-41 (СПО Светотехника).

Для изучения влияния обработки черепов пероксидом водорода на выявляемость тетрациклиновой метки делались фотографии одних и тех же образцов (4 шт.) до и после соответствующей процедуры. Таблетки гидроперита, истолченные в порошок, заливали 50 мл кипятка, после чего помещали в раствор один верхний резец или целый череп на 30 мин. Перед фотографированием образцы просушивали при комнатной температуре не менее суток.

На всех этапах исследования использовали фотоаппарат Canon PowerShot SX220HS (Canon Inc., Япония). Полученные фотографии не подвергались никаким видам цветовой коррекции. Статистическое сравнение пропорций проводили с помощью точного критерия Фишера (двусторонний) в программном пакете StatSoft STATISTICA 6.0. Краниальный материал находится на хранении Музея ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург).

Результаты исследования

Сравнение двух способов поиска метки проведено на зверьках, помеченных в естественных условиях в рамках работы по изучению миграционной активности грызунов. Поэтому обстоятельства детекции метки в нашем методическом исследовании полностью аналогичны тем, с которыми сталкиваются зоологи при практическом применении тетрациклиновой методики.

Всего выявлено 223 меченых животных, среди которых отмечены представители всех видов несинантропных грызунов, присутствовавших в выборке 2016 г. из Екатеринбурга: *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811), *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), *Myodes rutilus* (Pallas, 1779), *Microtus arvalis* (Pallas, 1778), *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776), *Sicista betulina* (Pallas, 1779).

В большинстве случаев тетрациклиновая метка обнаружена как в верхнем, так и в нижнем резце (n = 134). У некоторых особей она найдена только в нижнем (n = 82) или только в верхнем резце (n = 5). В таких случаях метка была неяркой. Метка на кости нижней челюсти выявлена у 100 зверьков. У двух особей (*S. uralensis* и *A. agrarius*) яркая флуоресценция наблюдалась только в кости нижней челюсти при отсутствии метки в резцах (рис. 1).

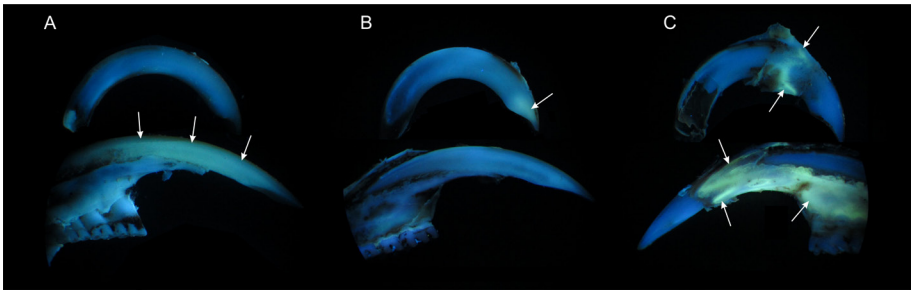


Рис. 1. Проявление тетрациклиновой метки (желтый или желто-зеленый цвет): *A* – только в нижнем резце *Myodes glareolus*; *B* – только в верхнем резце *Sylvaemus uralensis*; *C* – только в костях *Apodemus agrarius*. Фото О.В. Толкачёва и О.Р. Гизуллиной
[**Fig. 1.** View of the tetracycline mark (yellow or yellow-green color): *A* - In the lower incisor *Myodes glareolus*; *B* - In the upper incisor *Sylvaemus uralensis*; *C* - Only in bones of *Apodemus agrarius*. Photo by OV Tolkachev and OR Gizullina]

Выявлены некоторые особенности расположения метки в зубной ткани зверьков разных таксонов. Обнаружено, что в верхних резцах полевок флуоресценция проявляется в виде клина, сильно вытянутого в направлении роста зуба и обычно доходящего до окклюзионной поверхности в виде тонкой линии, тогда как у мышей свечение охватывает почти всю ширину шлифа (рис. 2). По нашим наблюдениям, интенсивность флуоресценции в зубах мышей обычно выше, чем у полевок. Случаи, когда метка проявлялась только в нижнем резце, достоверно чаще встречаются у полевок по сравнению с мышами (50 и 27% от меченых полевок и мышей соответственно; точный критерий Фишера, $p < 0{,}001$).

При сравнении аншлифов верхних резцов **немеченых животных**, отловленных в разные годы (1978, 2011–2016), обнаружено, что все образцы, находящиеся на хранении больше трех лет, значительно светлее более свежих (рис. 3). Эффект проявляется вне зависимости от вида грызуна. Для дополнительной проверки реальности наблюдаемого явления над одним из авторов поставили «слепой эксперимент», в ходе которого испытуемый успешно разделил смешанную выборку образцов 1978 и 2016 гг. с зашифрованными номерами на две соответствующие группы.

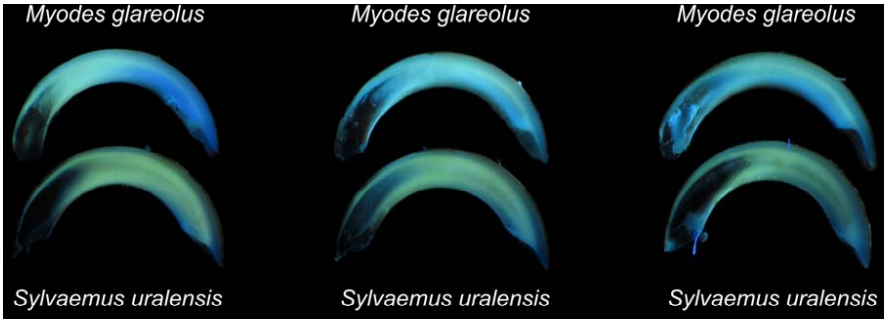


Рис. 2. Типичное проявление тетрациклиновой метки в аншлифах верхних резцов рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811). Образцы получены от животных, отловленных на площадке мечения в рамках одного эксперимента. Приманка с тетрациклином экспонировалась в течение трех недель. Фото О.В. Толкачёва и О.Р. Гизуллиной
[**Fig. 2.** Typical manifestation of the tetracycline mark in slices of the upper incisors of bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) and pigmy wood mouse (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811). Specimens were obtained from animals caught at a marking plot within the same experiment. The bait with tetracycline was exposed for three weeks. Photo by OV Tolkachev and OR Gizullina]

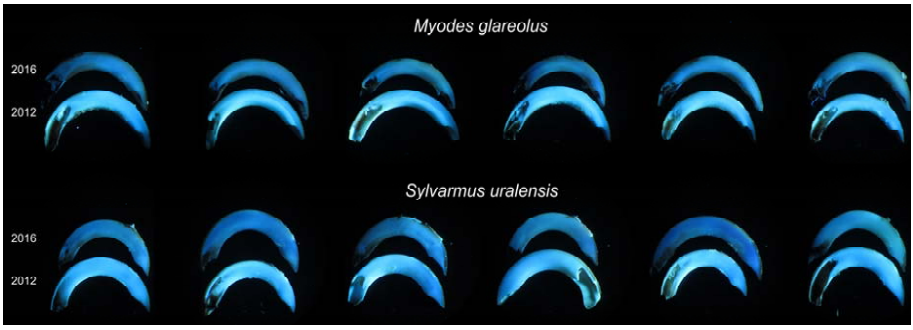


Рис. 3. Эффект «осветления» верхних резцов у немеченых животных с течением времени при сравнении случайных выборок образцов 2012 и 2016 гг. Фото О.В. Толкачёва
[**Fig. 3.** «Lightening» effect appearing in the upper incisors of unmarked animals over time when comparing random samples from 2012 and 2016. Photo by OV Tolkachev]

Сравнительный анализ состояния верхних резцов **с тетрациклиновыми метками**, выполненный по фотографиям одних и тех же образцов, сделанным в 2013 и 2017 гг., показал, что площадь наблюдаемой флуоресценции и её интенсивность уменьшаются со временем независимо от видовой принадлежности грызуна. Обнаружено, что обработка образцов пероксидом водорода приводит к аналогичному эффекту (рис. 4). Если резцы не извлечены из черепа, то пероксид действует только на те их части, которые выступают из альвеол.

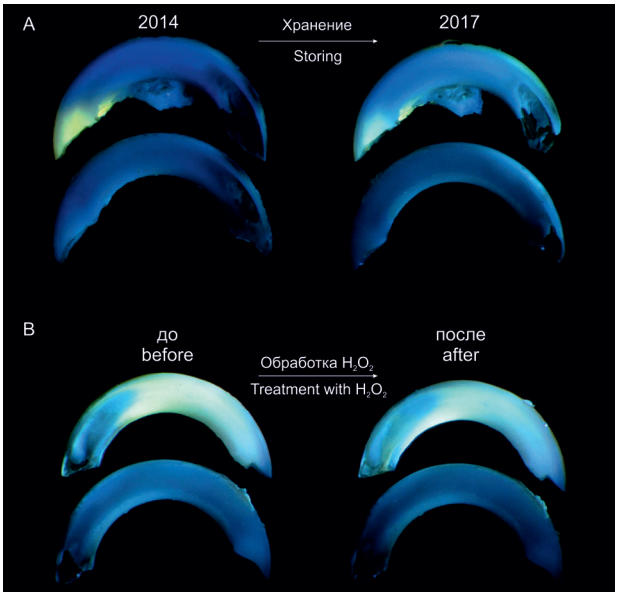


Рис. 4. Деградация тетрациклиновой метки в аншлифах верхних резцов со временем и после обработки пероксидом водорода. *A* – вверху один и тот же образец с меткой, сфотографированный в идентичных условиях в 2014 и 2017 гг.; ниже – два контрольных образца за соответствующие годы. *B* – вверху резец с меткой до и после обработки пероксидом водорода; ниже – один и тот же контрольный образец. Фото О.В. Толкачёва [**Fig. 4.** Degradation of the tetracycline mark in slices of the upper incisors over time and after treatment with peroxide hydrogen. (*A*) At the top is the same marked specimen photographed in identical conditions in 2014 and 2017. Below are two control samples for the respective years. (*B*) At the top is the incisor with the mark before and after treatment with hydrogen peroxide. Below is the same control sample. Photo by OV Tolkachev]

Обсуждение результатов исследования

Основной целью нашего исследования являлось сравнение эффективности двух методик визуального поиска тетрациклиновой метки у грызунов – в нижней челюсти или в верхнем резце. Существование этих двух подходов связано с историей развития метода в целом. В 1967 г. С. Линхарт и Дж. Кеннели [26] впервые предложили применять тетрациклин в экологических исследованиях. В своей работе они использовали койотов, у которых для анализа брали кости ног, грудину, ребро и половину нижней челюсти. Наиболее заметная флуоресценция наблюдалась в нижней челюсти. Позднее Дж. Криер [23] провел сходное исследование на грызунах. При этом он проводил поиск метки только в нижней челюсти, опираясь на работу предыдущих авторов, и не делал шлифы. Все последующие англоязычные исследователи использовали эту методику. В России применение тетрациклинов для мечения грызунов началось со статьи Г.А. Клевезаль и М.В. Мины [21], в которой авторы определяли метку только в верхнем резце, поскольку об-

разцы получали из неочищенных черепов в полевых условиях, а извлекать нижнюю челюсть в таком случае намного сложнее (Г.А. Клевезаль, личное сообщение). Важным нововведением этих авторов стало приготовление аншлифов резцов, что повысило эффективность детекции метки. В большинстве русскоязычных работ применяется именно этот подход [9–11, 25, 27]. В некоторых случаях дополнительно исследовали различные кости черепа и посткраниального скелета [18, 19]. Мы считаем, что при работе с массовым материалом, обычно получаемым при массовом мечении грызунов, целесообразно работать только с черепом животных, поскольку этот подход лучше всего согласуется с общепринятыми зоологическими методиками, не требуя дополнительных манипуляций с отловленными зверьками.

В ходе исследования мы установили, что у некоторых особей флуоресценция проявляется только в нижнем или только в верхнем резце. Тетрациклиновая метка в нижней челюсти грызунов (резец + кость) проявляется несколько чаще, чем в верхнем резце (218 vs 140 случаев). Соответственно, поиск метки в нижней челюсти на 35,8% эффективнее. Флуоресценцию в костях (100 случаев) мы наблюдали реже, чем в зубах. Кроме того, по нашим наблюдениям, интенсивность флуоресценции на поверхности костей обычно меньше, чем в резцах. В двух образцах метка обнаружена только в костях, но не в зубах. Поскольку оба зверька отловлены спустя 12 недель после мечения, очевидно, что метка в их резцах успела исчезнуть из-за стачивания зубов. Все остальные меченые зверьки отлавливались через 3–6 недель после раскладки приманки с тетрациклином. Два аналогичных случая описаны ранее Е.Ф. Малафеевой [25] на серых полевках. Очевидно, что поиск метки только на поверхности костей черепа был бы в нашем случае крайне неэффективным, вопреки рекомендациям Дж. Криера [23]. Более интенсивное проявление флуоресценции в резцах по сравнению с костями может объясняться тем, что первые, в отличие от последних, у грызунов растут постоянно, а тетрациклин связывается только со свободными ионами кальция, которые в достаточном количестве присутствуют в местах пролиферации минерализованных тканей. Более частое проявление метки в нижних резцах по сравнению с верхними, вероятно, связано с тем, что первые у грызунов растут быстрее [28]. Таким образом, для наиболее полного выявления меченых зверьков целесообразно просматривать аншлифы как верхнего резца, так и нижней челюсти. Предлагаемый комбинированный подход эффективнее поиска метки только в кости нижней челюсти на 55,2%, а по сравнению с просмотром одного верхнего резца – на 37,2%. Обнаруженные различия в паттернах проявления метки в верхних резцах мышей и полевок могут быть связаны как с особенностями строения и роста резцов в семействах *Muridae* и *Cricetidae*, так и с различиями в полученной дозе маркера из-за разных кормовых предпочтений и, соответственно, разного сродства к нашей приманке.

При сравнении общего вида резцов разных лет сбора выяснилось, что образцы, находящиеся на хранении три года и более, выглядят под ультра-

фиолетом заметно светлее, чем свежие, что осложняет диагностику тетрациклиновой метки из-за снижения контрастности по сравнению с фоном. Параллельно происходит деградация самой метки, что заметно по снижению яркости, площади и формы флуоресцирующих участков. Вероятно, наблюдаемый эффект вызван постепенным разрушением остатков органики в зубах (включая хелатные комплексы). Тем же может объясняться и деградация метки под действием перекиси водорода, которая часто применяется для финальной очистки черепов или при работе со старыми, плохо почищенными образцами. Данное предположение косвенно подтверждается тем, что интенсивность флуоресценции тетрациклина в костях сильно снижается после воздействия видимого света, вероятно, тоже за счет разрушения хелатных комплексов [29, цит. по 26]. В связи с этим необходимо отметить, что краниальный материал, использованный в нашем исследовании, хранился в закрытых ящиках, главным образом в подвальном хранилище Музея ИЭРиЖ УрО РАН.

Выводы

Итогом исследования стало обнаружение нескольких факторов, способных существенно повлиять на эффективность визуальной детекции тетрациклиновой метки при массовом мечении грызунов. Сделанные выводы можно представить в виде практических рекомендаций:

1. При работе с краниальным материалом метку следует искать в аншлифах как верхнего резца, так и нижней челюсти.
2. Детекцию нужно проводить в первые три года после очистки черепов.
3. Выборки черепов, в которых планируется искать тетрациклиновую метку, нельзя обрабатывать пероксидом водорода.

Авторы признательны канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории популяционной радиобиологии Е.Б. Григоркиной и канд. биол. наук, н.с. лаборатории палеоэкологии Ю.Э. Кропачевой (Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург) за помощь, оказанную при подготовке рукописи.

Литература

1. Lindsey G.D., Nass R.D., Hood G.A. An Evaluation of Bait Stations for Controlling Rats in Sugarcane // The Journal of Wildlife Management. 1971. Vol. 35, № 3. PP. 440–444. doi: 10.2307/3799695
2. Slate D., Algeo T.P., Nelson K.M., Chipman R.B., Donovan D., Blanton J.D., Niezgoda M., Rupprecht C.E. Oral Rabies Vaccination in North America: Opportunities, Complexities, and Challenges // PLoS Neglected Trop Diseases. 2009. Vol. 3, № 12. PP. 1–9. doi: 10.1371/journal.pntd.0000549
3. Tripp D.W., Rocke T.E., Streich S.P., Brown N.L., Fernandez J. R.-R., Miller M.W. Season and application rates affect vaccine bait consumption by prairie dogs in Colorado and Utah, USA // Journal of Wildlife Diseases. 2014. Vol. 50, № 2. PP. 224–234. doi: 10.7589/2013-04-100

4. Рыльников В.А. Зональные особенности сезонных миграций серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) России в аспекте управления ее численностью // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2007. Т. 112, № 3. С. 13–19.
5. Большаков В.Н., Баженов А.В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М. : Наука, 1988. 158 с.
6. Szacki J., Liro A. Movements of small mammals in the heterogeneous landscape // Landscape ecology. 1991. Vol. 5, № 4. PP. 219–224. doi: 10.1007/BF00141436
7. Hanski I., Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // Biological Journal of the Linnean Society. 1991. Vol. 42. PP. 3–16. doi: 10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x
8. Peacock E., Titus K., Garshelis D.L., Peacock M.M., Kuc M. Mark-recapture using tetracycline and genetics reveal record-high bear density // The Journal of Wildlife Management. 2011. Vol. 75, № 6. PP. 1513–1520. doi: 10.1002/jwmg.171
9. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. Т 53, № 1. С. 76–83.
10. Толкачев О.В. Исследование миграций мышевидных грызунов в городской среде // Экология. 2016. № 4. С. 307–312. doi: 10.7868/S0367059716040144
11. Толкачев О.В. Расселение малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в условиях фрагментированного ландшафта // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 137–147. doi: 10.15372/SEJ20160114
12. Fisher P. Review of Using Rhodamine B as a Marker for Wildlife Studies // Wildlife Society Bulletin. 1999. Vol. 27, № 2. PP. 318–329. URL: http://www.jstor.org/stable/3783897
13. Smyser T.J., Beasley J.C., Olson Z.H., Rhodes O.E. Jr. Use of Rhodamine B to reveal patterns of interspecific competition and bait acceptance in raccoons // Journal of Wildlife Management. 2010. Vol. 74, № 6. PP. 1405–1416. doi: 10.2193/2009-299
14. Belant J.L., Etter D.R., Mayhew S.L., Visser L.G., Friedrich P.D. Improving large scale mark-recapture estimates for American black bear populations // Ursus. 2011. Vol. 22, № 1. PP. 9–23. URL: http://www.jstor.org/stable/41304051
15. Reidy M.M., Campbell T.A., Hewitt D.G. A mark–recapture technique for monitoring feral swine populations // Rangeland Ecology & Management. 2011. Vol. 64, № 3. PP. 316–318. doi: 10.2111/REM-D-10-00158.1
16. Milch R.A., Rall D.P., Tobie J.E. Bone Localization of the Tetracyclines // Journal of the National Cancer Institute. 1957. Vol. 19, № 1. PP. 87–93.
17. Frost H.M., Villanueva A.R., Roth H., Stanisavljevic S. Tetracycline bone labeling // The Journal of New Drugs. 1961. Vol. 1, is. 5. PP. 195–244. doi: 10.1177/009127006100100503
18. Рыльников В.А., Карасева Е.В., Дубинина Н.В. Изучение подвижности серых крыс на рисовых полях Краснодарского края с помощью мечения костей тетрациклином // Грызуны : материалы V всесоюз. совещ. Саратов, 1980. С. 264–265.
19. Лобков В.А. Опыт группового мечения тетрациклином молодых крапчатых сусликов (Citellus suslicus) для изучения их расселения // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, № 2. С. 309–311.
20. Milch R.A., Rall D.P., Tobie J.E. Fluorescence of tetracycline antibiotics in bone // The Journal of bone and joint surgery. American volume. 1958. Vol. 40-A, № 4. PP. 897–910. PMID: 13549526
21. Клевезаль Г.А., Мина М.В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоологический журнал. 1980. Т. 59, № 6. С. 936–941.
22. Рыльников В.А., Николаев Г.М., Ушакова Т.А. Метод мечения костей серых крыс путем комбинирования четырех антибиотиков группы тетрациклина и его применение // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, № 9. С. 1411–1414.

23. Crier J.K. Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // The Journal of Wildlife Management. 1970. Vol. 34, № 4. PP. 829–834. doi: 10.2307/3799151
24. Lavoie G.K., Atwell G.C., Swink F.N., Sumangil J.P., Libay J. Movement of the ricefield rat, Rattus rattus mindanensis, in response to flooding and plowing as shown by fluorescent bone labeling // Philippine agriculturist. 1971. Vol. 54. PP. 325–330.
25. Малафеева Е.Ф. Об использовании тетрациклина в экологических исследованиях // Экология. 1984. № 3. С. 79–81.
26. Linhart S.B., Kennelly J.J. Fluorescent bone labeling of coyotes with demethylchlortetracycline // The Journal of Wildlife Management. 1967. Vol. 31, № 2. PP. 317–321. doi: 10.2307/3798322
27. Гладкина Т.С., Кожевников В.С. Тетрациклин в качестве маркера для изучения расселения обыкновенной полевки // Экология. 1986. № 4. С. 84–86.
28. Зубцова Г.Е. Скорость роста резцов некоторых грызунов // Грызуны : материалы VI Всесоюзного совещания. Л. : Наука. 1983. С. 152–154.
29. Buyske D.A., Eisner H.J., Kelly R.G. Concentration and persistence of tetracycline and chlortetracycline in bone // J. Pharm. and Exptl. Therap. 1960. Vol. 130, № 2. PP. 150–156.

Поступила в редакцию 29.06.2017 г.; повторно 17.07.2017 г.; принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Толкачёв Олег Владимирович – канд. биол. наук, н.с. лаборатории функциональной экологии наземных животных Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: olt@mail.ru
Гизуллина Олеся Рафаиловна – инженер-исследователь лаборатории популяционной экологии и моделирования Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: gizullina_or@ipae.uran.ru
Оленев Григорий Валентинович – д-р биол. наук, зав. лабораторией популяционной экологии и моделирования Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: olenev@ipae.uran.ru

For citation: Tolkachev OV, Gizullina OR, Olenev GV. Improved visual detection of tetracycline label for group rodent marking. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:127-139. doi: 10.17223/19988591/39/8 In Russian, English Summary

Oleg V. Tolkachev, Olesya R. Gizullina, Grigoriy V. Olenev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Improved visual detection of tetracycline label for group rodent marking

Tetracycline is employed in practical and theoretical studies for group marking of animals. Individuals who consume the bait with marker get a label that appears as yellow or yellow-green fluorescence in bones and teeth under UV light. When this approach is used for rodents there are two locations for mark searching: in the mandibular surface (Crier, 1970) or in the polished slice of the upper incisor (Klevezal and Mina, 1980). The aim of this research was to find the most effective procedure for the visual detection of the tetracycline label in the mass marking of rodents, taking into account possible errors related to the specific nature of field work and the processing of cranial material.

We compared the efficacy of mark searching in the lower jaw or the upper incisor using different rodent species that were marked with bait containing tetracycline hydrochloride and then captured during the summer 2016 in the forest stands near Yekaterinburg, Russia. We made polished slices of both the isolated upper incisor and the branch of *mandibulae* with incisor in the course of sample preparation. Detection of tetracycline label was carried out in the dark room by microscope under UV light. If a mark was suspected, we took a picture of that specimen together with a reference one in the same frame. Numbers of involved individuals were 1133. To assess the influence of time factor (museum storing) on a general view of slices under UV we compared upper incisors from animals without tetracycline label, which were caught in different years (1978-2016). Comparisons of randomly selected pairs from samples of different storage time were placed within the microscope field of view and photographed as one frame. Alterations of tetracycline marks in time were estimated by comparing images of the upper incisors taken under the same conditions in 2013 and 2017. To assess the impact of peroxide hydrogen on the detectability of tetracycline label we made photos of the same specimens (4 ind.) before and after the procedure. This study was carried out on abundant and not threatened species of small mammals. Our institution (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences) has a special permission for such work. We did not use any unusual protocols that could contradict the generally accepted standards of animal care.

Basing on the analysis of extensive cranial material, we showed that the existing methods of visual diagnostics of the tetracycline mark in rodents is not reliable enough. In some cases, the label can only appear in the upper or lower incisors. On the surface of the bone of the lower jaw fluorescence is usually less intense than in the teeth, but in two cases a distinct mark was found only in bones, due to the fact that ever-growing incisors had time to be grinded (Fig. 1). To increase the probability of label detection it is necessary to search for specific fluorescence under UV light in slices of both the upper incisor and the lower jaw. The improved method gives the increment of efficiency from 37% to 55%. We revealed differences in tetracycline label expression between voles and mice (Fig. 2). In the upper incisors of the voles, fluorescence manifests itself in the form of a wedge that is strongly elongated in the direction of tooth growth, usually reaching the occlusal surface in the form of a thin line, whereas in mice the yellow glow covers almost the entire width of the section. Cases when the mark appears only in the lower incisor more often occur in voles than in mice (50% vs 27%). It was found that over time teeth from any boiled and cleaned skulls become lighter under UV, which complicates the diagnosis (Fig. 3). The intensity of label fluorescence in incisors also gradually reduced (Fig. 4). The critical storage period for skulls was ascertained - three years, after which the identification of the mark becomes quite difficult. We discovered that treatment with hydrogen peroxide, which is often used for cleaning rodent skulls, impairs the visibility of the tetracycline mark (Fig. 4). In conclusion, we propose three practical recommendations for detection of tetracycline label in rodents: 1) Search for yellow or yellow-green fluorescence in slices of both the upper incisor and the lower jaw; 2) Detection should be done during the first three years after skull clearing; 3) Samples, which were designated to mark detection, should never be treated with hydrogen peroxide.

Acknowledgments: The authors thank Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of Laboratory of Population Radiobiology EB Grigorkina and Cand. Sci. (Biol.), Researcher of Laboratory of Paleoecology YE Kropacheva (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences), for help in manuscript preparation.

The article contains 4 Figures, 29 References.

Key words: *Apodemus agrarius*; *Microtus agrestis*; *Microtus arvalis*; *Microtus oeconomus*; *Myodes glareolus*; *Myodes rutilus*; *Sicista betulina*; *Sylvaemus uralensis.*

References

1. Lindsey GD, Nass RD, Hood GA. An evaluation of bait stations for controlling rats in sugarcane. *The Journal of Wildlife Management*. 1971;35(3):440-444. doi: 10.2307/3799695
2. Slate D, Algeo TP, Nelson KM, Chipman RB, Donovan D, Blanton JD, Niezgoda M, Rupprecht CE. Oral rabies vaccination in North America: Opportunities, complexities, and challenges. *PLoS Neglected Trop Diseases*. 2009;3(12):1-9. doi: 10.1371/journal.pntd.0000549
3. Tripp DW, Rocke TE, Streich SP, Brown NL, Fernandez JR-R, Miller MW. Season and application rates affect vaccine bait consumption by prairie dogs in Colorado and Utah, USA. *Journal of Wildlife Diseases*. 2014;50(2):224-234. doi: 10.7589/2013-04-100
4. Rylnikov VA. Zonal peculiarities of seasonal migrations of the norwegian rat (*Rattus norvegicus* Berk.) in Russia in view of species population management. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2007;112(3):13-19. In Russian
5. Bol'shakov VN, Bazhenov AV. Radionuklidnye metody mecheniya v populyatsionnoy ekologii mlekopitayushchikh [Radionuclide labeling in population ecology of mammals]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 158 p. In Russian
6. Szacki J, Liro A. Movements of small mammals in the heterogeneous landscape. *Landscape ecology*. 1991;5(4):219-224. doi: 10.1007/BF00141436
7. Hanski I, Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991;42:3-16. doi: 10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x
8. Peacock E, Titus K, Garshelis DL, Peacock MM, Kuc M. Mark-recapture using tetracycline and genetics reveal record-high bear density. *The Journal of Wildlife Management*. 2011;75(6):1513-1520. doi: 10.1002/jwmg.171
9. Grigorkina EB, Olenev GV. Migration of rodents in the Eastern Urals radioactive trace zone (Radiobiological aspect). *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2013;53(1):76-83. doi: 10.7868/80869803112060045 In Russian
10. Tolkachev OV. A study on the migrations of murine rodents in urban environments. *Russian Journal of Ecology.* 2016;47(4):399-404. doi: 10.1134/S1067413616040147
11. Tolkachev OV. The dispersal of the pygmy wood mouse (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in a fragmented landscapea. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(1):116-124. doi: 10.1134/S1995425516010157
12. Fisher P. Review of using Rhodamine B as a marker for wildlife studies. *Wildlife Society Bulletin*. 1999;27(2):318-329. Stable URL: http://www.jstor.org/stable/3783897
13. Smyser TJ, Beasley JC, Olson ZH, Rhodes OE Jr. Use of Rhodamine B to reveal patterns of interspecific competition and bait acceptance in raccoons. *Journal of Wildlife Management*. 2010;74(6):1405-1416. doi: 10.2193/2009-299
14. Belant JL, Etter DR, Mayhew SL, Visser LG, Friedrich PD. Improving large scale mark-recapture estimates for American black bear populations. *Ursus*. 2011;22(1): 9-23. Stable URL: http://www.jstor.org/stable/41304051
15. Reidy MM, Campbell TA, Hewitt DG. A mark–recapture technique for monitoring feral swine populations. *Rangeland Ecology & Management*. 2011;64(3):316-318. doi: 10.2111/REM-D-10-00158.1
16. Milch RA, Rall DP, Tobie JE. Bone localization of the tetracyclines. *Journal of the National Cancer Institute*. 1957;19(1):87-93. PMID: 13502708
17. Frost HM, Villanueva AR, Roth H, Stanisavljevic S. Tetracycline bone labeling. *The Journal of New Drugs*. 1961;1(5):195-244. doi: 10.1177/009127006100100503

18. Rylnikov VA, Karaseva EV, Dubinina NV. Izuchenie podvizhnosti serykh krys na risovykh polyakh Krasnodarskogo kraya s pomoshch'yu mecheniya kostey tetratsiklinom [Studying the mobility of gray rats in rice fields of Krasnodar Krai with the help of tetracycline bone labeling]. In: *Gryzuny.* Materialy V vsesoyuznogo soveshchaniya [Rodents. Proc. of the V All-Union Conf (Saratov, Russia, 3-5 December, 1980)]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. pp. 264-265. In Russian
19. Lobkov VA. Opyt gruppovogo mecheniya tetratsiklinom molodykh krapchatykh suslikov (*Citellus suslicus*) dlya izucheniya ikh rasseleniya [Experience of group tetracycline labeling young *Citellus suslicus* to study their distribution]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 1984;63(2):309-311. In Russian
20. Milch RA, Rall DP, Tobie JE. Fluorescence of tetracycline antibiotics in bone. *The Journal of Bone and Joint Surgery. American Volume*. 1958;40-A(4):897-910. PMID: 13549526
21. Klevezal GA, Mina MV. Metodika gruppovogo mecheniya gryzunov s pomoshch'yu tetratsiklina i vozmozhnosti ee ispol'zovaniya v ekologicheskikh issledovaniyakh [Group labeling of rodents using tetracycline and its possible use for ecological studies]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 1980;59(6):936-941. In Russian
22. Rylnikov VA, Nikolaev GM, Ushakova TA. Metod mecheniya kostey serykh krys putem kombinirovaniya chetyrekh antibiotikov gruppy tetratsiklina i ego primenenie [A tetracycline method of group marking for rodents and prospect of its utilization in ecological studies]. *Zoologicheskiy zhurnal.* 1981;60(9):1411-1414. In Russian
23. Crier JK. Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents. *The Journal of Wildlife Management*. 1970;34(4):829-834. doi: 10.2307/3799151
24. Lavoie GK, Atwell GC, Swink FN, Sumangil JP, Libay J. Movement of the ricefield rat, *Rattus rattus mindanensis*, in response to flooding and plowing as shown by fluorescent bone labeling. *The Philippine agriculturist*. 1971;54:325-330.
25. Malafeeva EF. Ob ispol'zovanii tetratsiklina v ekologicheskikh issledovaniyakh [On using tetracycline in environmental studies]. *Ekologiya*. 1984;(3):79-81. In Russian
26. Linhart SB, Kennelly JJ. Fluorescent bone labeling of coyotes with demethylchlortetracycline. *The Journal of Wildlife Management*. 1967;31(2):317-321. doi: 10.2307/3798322
27. Gladkina TS, Kozhevnikov VS. Tetratsiklin v kachestve markera dlya izucheniya rasseleniya obyknovennoy polevki [Tetracycline as a marker for studying the distribution of ordinary voles]. *Ekologiya*. 1986;(4):84-86. In Russian
28. Zubtsova GE. Skorost' rosta reztsov nekotorykh gryzunov [Incisor growth rate in some rodents]. In: *Gryzuny*. Materialy VI Vsesoyuznogo soveshchaniya [Rodents. Proc. of the VI All-Union Conf.]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. pp. 152-154. In Russian
29. Buyske DA, Eisner HJ, Kelly RG. Concentration and persistence of tetracycline and chlortetracycline in bone. *J Pharmacol Exp Ther*. 1960;130(2):150-156. PMID: 13689513

Received 29 June 2017; Revised 17 July 2017;
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Tolkachev Oleg V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Functional Ecology of Terrestrial Animals, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.
E-mail: olt@mail.ru
Gizullina Olesya R, Research Engineer, Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.
E-mail: gizullina_OR@ipae.uran.ru
Olenev Grigoriy V, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.
E-mail: olenev@ipae.uran.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 140–153

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 57.085.23:581.3
doi: 10.17223/19988591/39/9

О.В. Горячкина, М.Э. Пак, И.Н. Третьякова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

Цитогенетические особенности эмбриогенных клеточных линий *Larix sibirica* Ledeb. в культуре *in vitro*

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научных проектов № 16-44-243068 и № 16-44-240509.

В результате цитогенетического исследования эмбриогенных клеточных линий лиственницы сибирской в культуре in vitro впервые для данного вида выявлена сомаклональная изменчивость по числу хромосом. Среди длительно пролиферирующих клеточных линий выявлены как цитогенетически стабильные линии (КЛ 6 и КЛ 16.28), содержащие в кариотипе нормальное для данного вида диплоидное число хромосом (2n = 24), так и нестабильные (КЛ 5), с разбросом хромосомных чисел от 24 до 30, большим количеством патологий митоза и клеток с микроядрами. Вероятно, некоторые клеточные линии лиственницы сибирской могут сохранять цитогенетическую стабильность в течение многих лет, что позволяет успешно использовать их для получения растений-регенерантов. Очевидно, что для успешного размножения хвойных растений с помощью соматического эмбриогенеза необходимо проводить цитогенетический контроль эмбриогенных культур, что позволит существенно улучшить качество получаемых растений-регенерантов и увеличить количество получаемого посадочного материала хвойных растений с селекционно-значимыми признаками, пригодного для плантационного лесовыращивания в Сибири.

Ключевые слова: *Larix sibirica; эмбрионально-суспензорная масса; соматический эмбриогенез; число хромосом; геномные мутации, митоз, микроядра.*

Введение

Соматический эмбриогенез – вегетативный способ массового тиражирования растений, позволяющий существенно ускорить генетико-селекционные исследования и увеличить масштабы получаемого посадочного материала важных лесохозяйственных объектов с селекционно-значимыми признаками. Это особенно актуально для медленно растущих хвойных растений. Известно, что условия культуры, продолжительность культивиро-

вания, применение регуляторов роста могут приводить к различным изменениям в кариотипе растений, в частности к увеличению частоты мутаций [1]. Для успешного размножения хвойных через соматический эмбриогенез необходимо проводить оценку генетической стабильности полученных эмбриогенных культур.

В литературе данные по генетической стабильности эмбриогенных культур хвойных растений противоречивые. Изменение числа хромосом отмечалось в эмбриогенных культурах некоторых видов хвойных, в частности *Abies alba* [2], *Pinus nigra* [3], *Larix* × *eurolepis* [4], *Pinus radiata* [5]. Анеуплоидия и несколько вариантов хромосомного мозаицизма выявлены в клеточных культурах и полученных из них клонах *Picea mariana*, *P. glauca*, *P. abies* [6, 7]. В то же время другими авторами показана генетическая стабильность *P. abies* в культуре *in vitro* [8–10].

В настоящей работе приводятся результаты цитогенетического исследования эмбриогенных клеточных линий лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) разной продолжительности культивирования из коллекционного банка эмбриогенных культур лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск). Цитогенетический контроль проводился с целью оценки уровня генетической стабильности клеточных линий в зависимости от длительности культивирования и, следовательно, определения качества получаемых растений-регенерантов.

Материалы и методики исследования

Для проведения цитогенетических исследований из коллекционного банка эмбриогенных культур лиственницы сибирской [11] отобраны три разновозрастные длительно пролиферирующие эмбриогенные клеточные линии: КЛ 5, КЛ 6 и КЛ 16.28. Для получения данных клеточных линий от дерева-донора А4 в культуру вводились зиготические зародыши, полученные в результате свободного опыления (КЛ 6 в 2011 г., КЛ 16.28 в 2016 г.), а также контролируемого опыления пыльцой лиственницы Сукачева (КЛ 5 в 2009 г.). Возраст опытных деревьев составляет 50–70 лет, все они произрастают в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, Академгородок). Контролируемое опыление лиственницы сибирской с целью получения материала для ввода в культуру *in vitro* (зиготических зародышей) проводили в конце третьей декады апреля – в период созревания микростробилов и начала пыления.

Введение в культуру, инициация и пролиферация эмбриогенных культур у лиственницы сибирской проводились на среде АИ (патент 2456344; http://www.freepatent.ru/images/patents/5/2456344/patent-2456344.pdf) и описывались в работах авторов статьи ранее [11, 12]. Пролиферирующие эмбриогенные культуры субкультивировали на свежую питательную среду АИ через каждые 14 дней. Культуры инкубировали в темноте при температу-

ре (24 ± 1)°С. Продуктивность эмбриогенных клеточных линий оценивали путем подсчета числа соматических зародышей в 1 г сырой эмбрионально-суспензорной массы через неделю после пересадки. Величина выборки составляла 25–30 для каждой клеточной линии.

Цитогенетический анализ глобулярных соматических зародышей проводили на этапе пролиферации с использованием существующих методик кариологического и цитогенетического исследования растений [13, 14] с собственными модификациями. При анализе хромосомных чисел использовались разные варианты обработки материала для сокращения хромосом и разрушения веретена деления. Наилучшие результаты для большинства клеточных линий получены при обработке материала 0,2%-ным раствором колхицина в течение 18–20 ч при комнатной температуре.

Материал фиксировали спиртово-уксусной смесью (3:1) в течение 24 ч. Часть материала фиксировали без обработки колхицином для анализа митотических делений. Перед окраской небольшой кусочек эмбрионально-суспензорной массы отмывали от фиксатора, протравливали 2–4 мин в 4%-ном растворе железоаммонийных квасцов, затем помещали в 1%-ный раствор ацетогематоксилина и окрашивали в термостате при 50°С в течение 10–15 мин. Затем с помощью препаровальной иглы и пинцета отделяли несколько соматических зародышей, помещали их в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата и мацерировали лезвием бритвы 2–3 мин до получения однородной суспензии. Фильтровальной бумагой убирали излишек жидкости и готовили давленый препарат стандартным способом. Просмотр препаратов осуществляли при помощи микроскопа «МИКМЕД-6» («ЛОМО», Россия) и цифровой камеры МС-12 («ЛОМО», Россия). Число хромосом определяли не менее чем в 100 метафазных пластинках для каждой клеточной линии.

Результаты исследования и обсуждение

Пролиферирующая эмбриогенная культура хвойных представляет собой полупрозрачную массу незрелых соматических (глобулярных) зародышей – эмбрионально-суспензорную массу (*embryonal suspensor masses* – ЭСМ), или волокнистый зародыш (*filamentous embryos*) [15]. В ЭСМ лиственницы сибирской обнаруживались полиэмбриональные комплексы, состоящие из нескольких эмбрионов, наряду с самостоятельными отдельными зародышами. Клеточные деления локализованы в глобулах зародышей. В эмбриогенной культуре постоянно происходит мультипликация зародышей [16], этим объясняется тот факт, что зародыши находятся на разных стадиях развития и представляют собой глобулы размером от двух до нескольких десятков клеток.

Используемые в работе разновозрастные эмбриогенные клеточные линии лиственницы сибирской (КЛ 5, КЛ 6 и КЛ 16.28) отличались между собой по жизнеспособности, пролиферативной активности, по числу соматических зародышей, их размерам и способности созревать. Длительно

пролиферирующие КЛ 5 и КЛ 6 сохраняли эмбриогенный потенциал в течение 8 и 6 лет соответственно и характеризовались массовым образованием соматических зародышей. Подобная пролиферативная активность эмбриогенных культур описана ранее в культуре мегагаметофитов *Larix decudua* и культуре зародышей гибридов лиственницы *L. x eurolepis* и *L. x marschlinsii* [17, 18], где образование ЭСМ шло в течение 9–17 лет.

Цитологический анализ показал, что при одинаковых условиях культивирования в одних клеточных линиях лиственницы сибирской происходит более активное образование соматических зародышей, чем в других. Так, продуктивность КЛ 6 составляла 2 040 ± 189 шт./г ЭСМ, однако количество созревающих соматических зародышей не превышало 0,6%. Гибридная КЛ 5 формировала большее число соматических зародышей 3 750 ± 163 шт./г ЭСМ, однако все они не созревали.

В норме кариотип лиственницы сибирской содержит 24 хромосомы (2n = 2x = 24): шесть пар длинных метацентриков и шесть пар коротких субметацентриков [19–23]. Как и у других хвойных, число хромосом у лиственницы сибирской характеризуется высокой степенью стабильности, геномные мутации наблюдаются редко и представлены главным образом единичными полиплоидными клетками.

Эмбриогенные клеточные линии лиственницы сибирской различались по цитогенетической стабильности и числу хромосом. Две клеточные линии (КЛ 6 и КЛ 16.28) являлись диплоидными и содержали преимущественно клетки с нормальным для данного вида числом хромосом 2n = 24 (рис. 1). Если продолжительность культивирования КЛ 16.28 составляет менее одного года, то КЛ 6, вероятно, сохраняет цитогенетическую стабильность в течение всех 6 лет культивирования. Генетическая стабильность данной линии показана ранее с помощью микросателлитного анализа: несоответствие материнскому генотипу по двум аллелям наблюдалось только в одном из девяти локусов [24]. От КЛ 6 получены клонированные сеянцы лиственницы сибирской, которые успешно растут в теплице ОЭХ «Погорельский бор» – стационара Института леса СО РАН [11]. Эти клоны, по данным микросателлитного анализа, показали полную идентичность КЛ 6, от которой получены [24].

В исследованных образцах КЛ 6 и КЛ 16.28 выявлены геномные мутации, представленные отдельными клетками, содержащими измененный набор хромосом (таблица). Единичные клетки содержали редуцированное число хромосом (2n = 10, 20), вероятно, их появление связано с нарушениями митоза. Также отмечены полиплоидные клетки: более «молодая» КЛ 16.28 содержала их в количестве 3,5%, тогда как у КЛ 6 этот показатель составил уже 9,0% (см. таблицу). Хромосомная мутация выявлена только у КЛ 6 и представлена единственной клеткой с ацентрическим кольцом.

Гибридная КЛ 5, полученная в 2009 г., отличалась цитогенетической нестабильностью и значительным разбросом чисел хромосом (см. таблицу). Большая часть метафазных пластинок (31,2%) содержала 29 хромосом, из

которых 15 являлись длинными метацентриками и 14 – короткими субметацентриками (рис. 1, *e*, *f*).

Частота встречаемости метафазных пластинок с различным числом хромосом у клеточных линий лиственницы сибирской
[Frequency of occurrence of metaphase plates with a different number of chromosomes in the Siberian larch cell lines]

Клеточная линия [Cell line]	Число хромосом (2n) [Chromosome number (2n)]												∑	Процент клеток с аномальным числом хромосом [Percentage of cells with an abnormal chromosome number]
	24	10	20	25	26	27	28	29	30	35	48	54		
КЛ 5 [CL 5]	1	–	–	7	10	18	18	35	20	1	1	1	112	99
КЛ 6 [CL 6]	91	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9	–	100	9
КЛ 16.28 [CL 16.28]	107	1	1	–	–	–	–	–	–	–	4	–	113	5

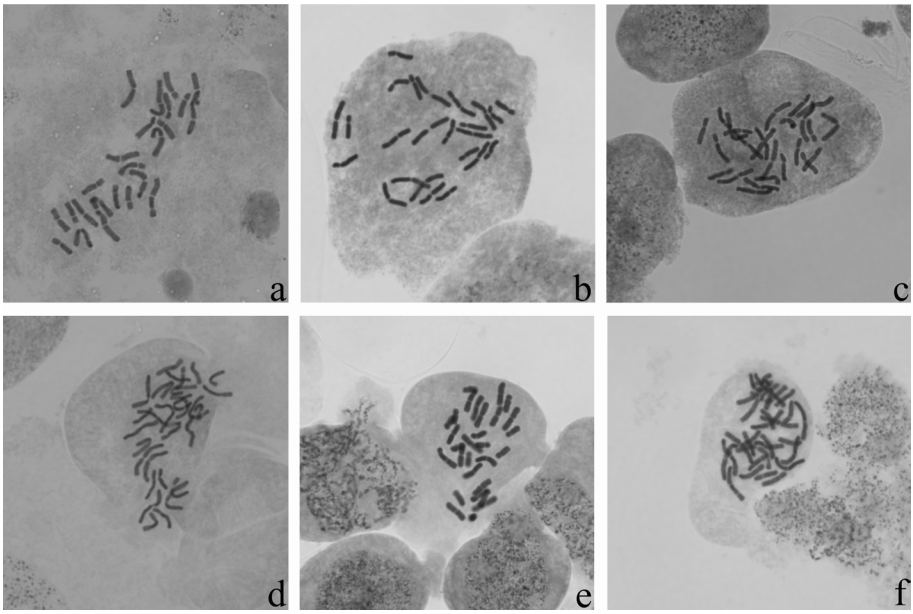


Рис. 1. Метафазные пластинки с разным числом хромосом у эмбриогенных клеточных линий *L. sibirica*: *a* – 2n = 24 (КЛ 6); *b* – КЛ 2n = 24 (16.28); *c* – 2n = 25 (КЛ 5); *d* – 2n = 28 (КЛ 5); *e, f* – 2n = 29 (КЛ 5). Окрашивание 1%-ным ацетогематоксилином
[**Fig. 1.** Metaphase plates with a different number of chromosomes in embryogenic cell lines of *L. sibirica*: *a* - 2n = 24 (CL 6); *b* - CL 2n = 24 (16.28); *c* - 2n = 25 (CL 5); *d* - 2n = 28 (CL 5); *e, f* - 2n = 29 (CL 5). Stained with 1% acetogematoxylin]

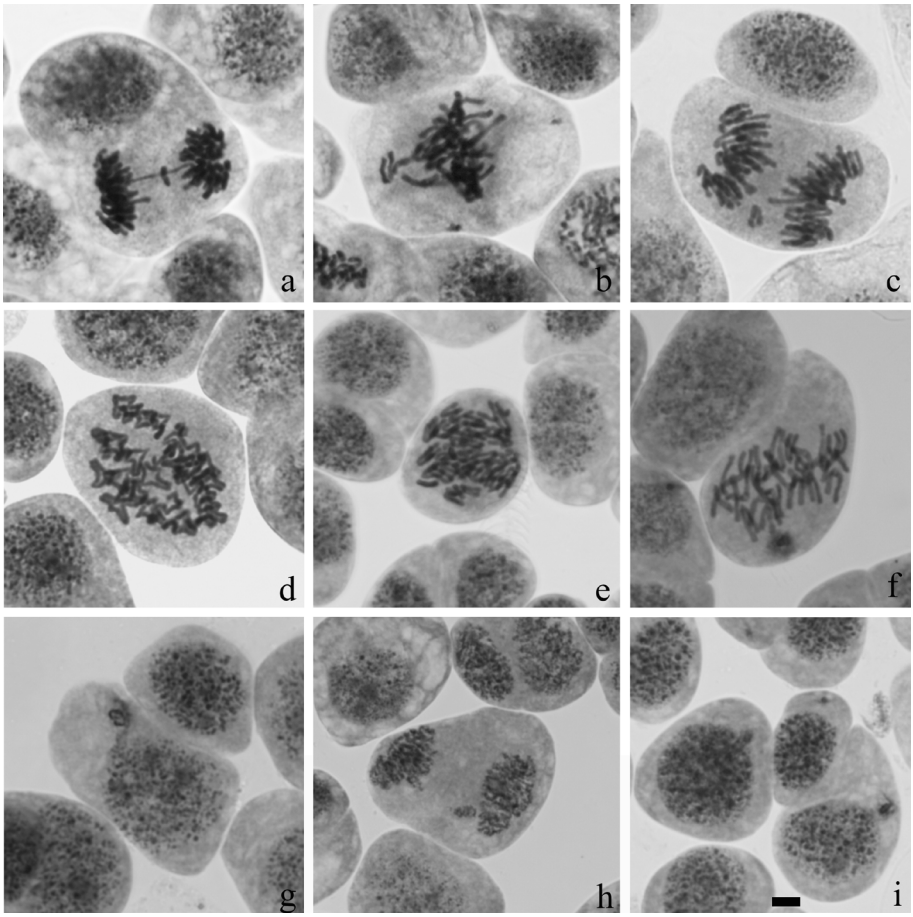


Рис. 2. Патологии митоза и микроядра в клетках эмбриогенных культур *L. sibirica* (КЛ 5): *a* – мост и фрагмент в анафазе; *b* – выброс хромосом и их фрагментов в метафазе; *c* – отстающая хромосома в анафазе; *d* – К-митоз; *e* – хаотическое расхождение хромосом в анафазе; *f* – микроядро, сохраняющееся в метафазе митоза; *g–i* – микроядра разной формы. Окрашивание 1%-ным ацетогематоксилином. Масштабная линейка 10 мкм

[**Fig. 2.** Pathologies of mitosis and micronuclei in cells of embryogenic cultures of *L. sibirica* (CL 5): *a* - Bridging and fragment in anaphase; *b* - Chromosomes and fragments outside of spindle division in metaphase; *c* - Lagging chromosomes in anaphase; *d* - C-mitosis; *e* - Random chromosome segregation in anaphase; *f* - Micronucleus, remaining in the metaphase of mitosis; *g-i* - Micronuclei of different shapes in cells. Stained with 1% acetogematoxylin. Scale 10 μm]

Также обнаружены клетки, содержащие 24, 25, 26, 27, 28, 30, 35 хромосом. Цитогенетическая нестабильность данной клеточной линии может быть связана как с аномалиями, присутствовавшими в материале, использованном для введения в культуру, так и с адаптацией клеток к условиям куль-

туры in vitro. Поскольку исследование числа хромосом данной клеточной линии проводится впервые, невозможно установить достоверно, на каком этапе появились аномалии.

Анализ митоза показал, что наибольшее количество патологий наблюдается на стадии метафазы – 24,5% от общего числа клеток на данной стадии. В спектре нарушений преобладают хаотическое расхождение хромосом в метакинезе, преждевременное расхождение или выбросы отдельных хромосом. На стадии анафазы наблюдались трехполюсное и хаотическое расхождение, отставание и забегание отдельных хромосом. Патологии, связанные с повреждением хромосом, – мосты, фрагментация и агглютинация хромосом – наблюдались реже и составляли 2,1% от общего числа делящихся клеток. Некоторые типы патологий представлены на рис. 2. Общее количество клеток с патологиями в митозе составило 13,2%, что значительно превышает уровень естественного мутагенеза, характерный для соматических клеток хвойных растений [25].

В интерфазных клетках КЛ 5 наблюдались микроядра различной формы (рис. 2, *f–i*), частота встречаемости таких клеток составляла 10,5%. Наиболее часто встречались микроядра «стандартного» вида [26] – небольшие по размеру, хорошо оформленные округлые образования ядерного материала, расположенные в цитоплазме клетки на некотором удалении от основного ядра. В некоторых случаях обнаруживались микроядра «прикрепленного» вида [26], соединенные с основным ядром тонкой нитью (рис. 2, *g*, *i*). Интересно, что микроядра наблюдались и в делящихся клетках на разных стадиях митоза, количество таких клеток варьировало от 9,0 (анафаза) до 17,7% (профаза).

Микроядра могут быть образованы как целой хромосомой при повреждении веретена деления, так и ацентрическим фрагментом хромосомы, возникшим в результате структурных патологий. По размерам микроядер можно судить об изменениях, произошедших в хромосомном наборе. В ряде работ убедительно показано, что наличие клеток с крупными микроядрами тесно связано с патологией митотического аппарата, а мелких – в основном со структурными аберрациями хромосом [27–29]. При этом обнаруживается прямая связь между содержанием крупных и центромер-позитивных микроядер [30]. Присутствие микроядер, как правило, свидетельствует о нарушении механизмов элиминации патологий митоза, значительном повреждении геномного материала клетки и генетической нестабильности [28].

Цитогенетическая нестабильность клеточной линии 5 может быть связана с ее гибридным происхождением, а также с длительным периодом культивирования. В литературе имеются данные о цитогенетической нестабильности эмбриогенных культур некоторых видов хвойных растений. Например, при соматическом эмбриогенезе отмечено появление полиплоидных клеток в культуре мегагаметофитов *Larix decidua*, однако колебание числа хромосом не приводило к потере способности зародышей созревать [17]. Большое коли-

чество анеуплоидных клеток (до 70%) наблюдалось в эмбриогенной культуре гибридного вида *Larix × eurolepis* [4]. У *Pinus radiata* одна из исследованных клеточных линий содержала в кариотипе лишнюю хромосому, что подтверждено исследованием количества ДНК [5]. Сомаклональная изменчивость по числу хромосом обнаружена у растений *Picea glauca*, *P. mariana* и *P. abies*, полученных с помощью соматического эмбриогенеза [6, 7]. Авторы отмечают у данных видов как анеуплоидию (2n = 38), так и несколько вариантов хромосомного мозаицизма (2n = 24, 27, 36; 2n = 30, 39, 40, 55).

Заключение

Полученные результаты показывают, что эмбриогенные клеточные линии лиственницы сибирской могут сохранять цитогенетическую стабильность в течение многих лет и успешно использоваться для получения растений-регенерантов и плантационного лесовыращивания. Однако для их выявления (отбора) необходимо проводить цитогенетический контроль клеточных линий коллекционного банка эмбриогенных культур. Цитогенетический анализ является наиболее чувствительным методом для выявления генетической стабильности клеточных линий, а также для определения качества получаемых растений-регенерантов. Кроме того, цитогенетические исследования эмбриогенных клеточных линий вносят вклад в развитие теоретических аспектов генетики, репродуктивной биологии и биотехнологии хвойных.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук, проф., зав. лабораторией лесной генетики и селекции Е.Н. Муратовой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия) и д-ру биол. наук, в.н.с Е.Д. Бадаевой (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, Россия) за обсуждение полученных результатов исследования и ценные замечания.

Литература

1. Sarmast M.K. Genetic transformation and somaclonal variation in conifers // Plant Biotechnology Reports. 2016. Vol. 10, is. 6. PP. 1–17. doi: 10.1007/s11816-016-0416-5
2. Roth R., Ebert I., Schmidt J. Trisomy associated with loss of maturation capacity in a long-term embryogenic culture of Abies alba // Theoretical and applied genetics. 1997. Vol. 95, №. 3. PP. 353–358. doi: 10.1007/s001220050570
3. Salajova T., Salaj J. Somatic embryogenesis in European black pine (*Pinus nigra* Arn.) // Biol. Plant. 1992. Vol. 4. PP. 213–218. doi: 10.1007/BF02925871
4. Nkongolo K.K., Klimaszewska K. Cytological and molecular relationships between *Larix decidua, L. leptolepis* and *Larix x eurolepis*: identification of species-specific chromosomes and synchronization of mitotic cell // Theor. Appl. Genet. 1995. Vol. 90. PP. 827–834. doi: 10.1007/BF00222018
5. O'Brien E.W., Smith D.R., Gardner R.C., Murray B.G. Flow cytometric determination of genome size in *Pinus* // Plant Sci. 1996. Vol. 115. PP. 91–99. doi: 10.1016/0168-9452(96)04356-7
6. Fourré J.L., Berger P., Niquet L., André P. Somatic embryogenesis and somaclonal variation in Norway spruce: morphogenetic, cytogenetic and molecular approaches // Theor. Appl. Genet. 1997. Vol. 94. PP. 159–169. doi: 10.1007/s001220050395

7. Tremblay L., Levasseur C., Tremblay F.M. Frequency of somaclonal variation in plants of black spruce (Picea mariana, Pinaceae) and white spruce (P. glauca, Pinaceae) derived from somatic embryogenesis and identification of some factors involved in genetic instability // American Journal of Botany. 1999. Vol. 86 (10). PP. 1373–1381.
8. Mo L.M., von Arnold S., Lagererantz U. Morphogenic and genetic stability in long-term embryogenic cultures and somatic embryos of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) // Plant Cell Rep. 1989. Vol. 8. PP. 375–378.
9. Harvengt L., Trontin J.F., Reymond I., Canlet F., Pâques M. Molecular evidence of true-to-type propagation of a 3-yearold Norway spruce through somatic embryogenesis // Planta. 2001. Vol. 213. PP. 828–832. doi: 10.1007/s004250100628
10. Helmersson A., von Arnold S., Burg K., Bozhkov P.V. High stability of nuclear microsatellite loci during the early stages of somatic embryogenesis in Norway spruce // Tree Physiol. 2004. Vol. 24. PP. 1181–1186.
11. Пак М.Э., Иваницкая А.С., Двойнина Л.М., Третьякова И.Н. Эмбриогенный потенциал длительно пролиферирующих клеточных линий *Larix sibirica in vitro* // Сибирский лесной журнал. 2016. № 1. С. 27–38. doi: 10.15372/SJFS20160103
12. Третьякова И.Н., Барсукова А.С. Соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* трех видов лиственницы // Онтогенез. 2012. Т. 43, № 6. С. 425–435.
13. Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. Т. 2. С. 67–75.
14. Пухальский В.А., Соловьев, А.А. Бадаева, Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. 2007. 200 с.
15. Stasolla C., Yeung E.C. Recent advances in conifer somatic embryogenesis: improving somatic embryo quality // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2003. Vol. 74, № 1. PP. 15–35. doi: 10.1023/A:1023345803336
16. Третьякова И.Н., Пак М.Э. Особенности мультипликации соматических зародышей *Larix sibirica* в эмбриогенной культуре *in vitro* // Онтогенез. 2017 (в печати).
17. Von Aderkas P., Pattanavibool R., Hristoforoglu K., Ma Y. Embryogenesis and genetic stability in long term megagametophyte-derived cultures of larch // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2003. Vol. 74. PP. 27–34. doi: 10.1023/A:1024614209524
18. Lelu-Walter M.-A., Pâques L.E. Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix* × *eurolepis* and *Larix* × *marschlinsii*). Perspectives for breeding // Ann. For. Sci. 2009. Vol. 66, № 104. PP. 1–10. doi: 10.1007/s00299-006-0115-8
19. Hizume M. Karyomorphological studies in the family Pinaceae // Mem Fac Educ Ehime University. Ser III. Natural Sci. 1988. Vol. 8 (2). PP. 1–108.
20. Муратова Е.Н. Кариологическое исследование *Larix sibirica* (*Pinaceae*) в различных частях ареала // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 11. С. 1586–1595.
21. Муратова Е.Н., Карпюк Т.В., Владимирова О.С., Сизых О.А., Квитко О.В. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008. № 9. С. 99–108.
22. Муратова Е.Н., Седельникова Т.С., Пименов А.В., Карпюк Т.В., Квитко О.В., Сизых О.А. Кариологический полиморфизм лиственниц // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / под ред. С.П. Ефремова, Л.И. Милютина. Новосибирск : ГЕО, 2010. С. 34–49.
23. Muratova E.N., Sedelnikova T.S., Pimenov A.V., Karpjuk T.V., Sizikh O.A., Kvitko (Goryachkina) O.V. Karyological analysis of larch species from Siberia and the Far East of Russia // Forest Science and Technology. 2007. Vol. 3. PP. 89–94. doi: 10.1080/21580103.2007.9656323
24. Третьякова И.Н., Пак М.Э., Иваницкая А.С., Орешкова Н.В. Особенности соматического эмбриогенеза длительно пролиферирующих эмбриогенных клеточных линий *Larix sibirica in vitro* // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 812–822. doi: 10.7868/S0015330316050134

25. Горячкина О.В., Сизых О.А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей // Хвойные бореальной зоны, 2012. Т. XXX, № 1–2. С. 46–51. http://forest.akadem.ru/Articles/12/HBZ-XXX-1-2-046-051.pdf
26. Жулева Л.Ю., Дубинин Н.П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. 1994. Т. 30, № 7. С. 999–1004.
27. Högstedt B., Karlsson A. The size of micronuclei in human lymphocytes varies according to inducing agent used // Mutat. Res. Genetic Toxicology. 1985. Vol. 156, is. 3. PP. 229–232. doi: 10.1016/0165-1218(85)90067-9
28. Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Бочаров Е.Ф. Патогенетический гомеостаз и иммунитет. Новосибирск : Наука, 1986. 256 с.
29. Vanparys P., Vermeiren F., Sysmans M., Temmerman R. The micronucleus assay as a test for the detection of aneugenic activity // Mutat. Res. 1990. Vol. 244 (2). PP. 95–103. doi: 10.1016/0165-7992(90)90056-P
30. Grawé J., Abramsson-Zetterberg L., Eriksson L., Zetterberg G. The relationship between DNA content and centromere content in micronucleated mouse bone marrow erythrocytes analyzed by flow cytometry and fluorescent *in situ* hybridization // Mutagenesis. 1994. Vol. 9 (1). PP. 31–38. doi: 10.1093/mutage/9.1.31

Поступила в редакцию 02.06.2017 г.; повторно 19.07.2017 г.; принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Авторский коллектив:
Горячкина Ольга Викторовна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН – Обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок 50/28).
E-mail: kvitko_olga@mail.ru
Пак Мария Эдуардовна – м.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН – Обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок 50/28).
E-mail: mtavi@bk.ru
Третьякова Ираида Николаевна – д-р биол. наук, проф., в.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН – Обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок 50/28).
E-mail: mtavi@bk.ru

For citation: Goryachkina OV, Park ME, Tretyakova IN. Cytogenetic peculiarities of *Larix sibirica Ledeb*. embryogenic cell lines in *in vitro* culture. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:140-153. doi: 10.17223/19988591/39/9 In Russian, English Summary

Olga V. Goryachkina, Maria E. Park, Iraida N. Tretyakova

VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

Cytogenetic peculiarities of *Larix sibirica Ledeb*. embryogenic cell lines in *in vitro* culture

Somatic embryogenesis is a vegetative method of mass propagation of plants, which makes it possible to significantly accelerate genetic breeding studies and increase the scale of the resulting planting stock of important forestry species with breeding-

significant features. This is especially relevant for slow growing coniferous plants. The cytogenetic variability of embryogenic cultures of coniferous species has been poorly studied; there are conflicting data in the reports on both the stability of chromosome numbers in in vitro culture and various genomic mutations. In this paper, we present the results of cytogenetic studies of embryogenic cell lines of Siberian larch *(Larix sibirica* Ledeb.) of different cultivation duration from the collection bank of embryogenic cultures of the Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, SB RAS (Krasnoyarsk, Russian Federation). We carried out this study to assess the level of cytogenetic stability of cell lines and to detect somaclonal variability and the selection of cell lines suitable for production of cloned plants.

We used three embryogenic cellular lines of Siberian larch (CL 5, CL 6 and C 16.28), obtained from zygotic embryos of the experimental tree A4 as a result of controlled and self-pollination, as material for research. The age of the embryogenic cultures is from 1 to 8 years. *In vitro* zygotic embryos induction and proliferation of embryogenic cultures in Siberian larch was carried out according to the methods described earlier [Pak ME et al. 2016, Tretyakova IN et al. 2012]. Cytogenetic analysis of globular somatic embryos was carried out at the stage of proliferation using the existing methods of karyological and cytogenetic research of plants [Pravdin LF et al. 1972, Puhalskiy VA et al. 2007] with their own modifications. The material was treated with a 0.2% solution of colchicine for 18-20 hours at room temperature to reduce chromosomes and destroy the spindle apparatus, fixed with an ethanol-acetic acid solution (3:1), stained with 1% acetogematoxylin, and squash preparations were used to count the number of chromosomes. The number of chromosomes was determined in not less than 100 metaphase plates for each cell line.

As a result of cytogenetic investigation of Siberian larch embryogenic cell lines in in vitro culture for the first time, somaclonal variability in the number of chromosomes was revealed for this species. Among the long-proliferating cell lines, there are both cytogenetically stable cell lines (CL 6 and CL 16.28) containing a normal diploid number of chromosomes (2n = 24) and unstable (CL 5) in the karyotype, with chromosome numbers ranging from 24 to 30, a large number of pathologies of mitosis and cells with micronuclei. Some cell lines of Siberian larch are likely to retain cytogenetic stability for many years, which allows them to be used successfully to produce cloned plants. Obviously, for successful reproduction of coniferous plants with the help of somatic embryogenesis, it is necessary to carry out cytogenetic control of embryogenic cultures that will significantly improve the quality of the obtained regenerants and increase the amount of planting stock of coniferous plants with breeding-significant features that is suitable for plantation forest growing in Siberia.

The article contains 2 Figures, 1 Table, 30 References.

Key words: *Larix sibirica;* embryonal-suspensor masses; somatic embryogenesis; number of chromosomes; genomic mutations, mitosis, micronuclei.

Funding: The study was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research, the Government of Krasnoyarsk Krai, Krasnoyarsk Regional Fund for Support of Scientific and Scientific-Technical Activity within the framework of research projects № 16-44-243068 and № 16-44-240509.

Acknowledgments: The authors are grateful to EN Muratova, Dr.Sci. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding of the VN Sukachev Institute of Forest SB RAS (Krasnoyarsk, Russia), and ED Badaeva, Dr.Sci. (Biol.), Leading Researcher (NI Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Russia), for discussing the obtained results and valuable comments.

References

1. Sarmast MK. Genetic transformation and somaclonal variation in conifers. *Plant Biotechnology Reports*. 2016;10(6):309-325. doi: 10.1007/s11816-016-0416-5
2. Roth R, Ebert I, Schmidt J. Trisomy associated with loss of maturation capacity in a long-term embryogenic culture of *Abies alba*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1997;95(3):353-358. doi: 10.1007/s001220050570
3. Salajova T, Salaj J. Somatic embryogenesis in European black pine (*Pinus nigra* Arn.). *Biol. Plant*. 1992;34(3-4):213-218. doi: 10.1007/BF02925871
4. Nkongolo KK, Klimaszewska K. Cytological and molecular relationships between *Larix decidua, L. leptolepis* and *Larix x eurolepis*: Identification of species-specific chromosomes and synchronization of mitotic cell. *Theoretical and Applied Genetics*. 1995;90:827-834. doi: 10.1007/BF00222018
5. O'Brien EW, Smith DR, Gardner RC, Murray BG. Flow cytometric determination of genome size in *Pinus*. *Plant Sci*. 1996;115:91-99. doi: 10.1016/0168-9452(96)04356-7
6. Fourré JL, Berger P, Niquet L, André P. Somatic embryogenesis and somaclonal variation in Norway spruce: morphogenetic, cytogenetic and molecular approaches. *Theoretical and Applied Genetics*. 1997;94:159-169. doi: 10.1007/s001220050395
7. Tremblay L, Levasseur C, Tremblay FM. Frequency of somaclonal variation in plants of black spruce (*Picea mariana*, Pinaceae) and white spruce (*P. glauca*, Pinaceae) derived from somatic embryogenesis and identification of some factors involved in genetic instability. *American Journal of Botany*. 1999;86(10):1373-1381. Available at: http://www.amjbot.org/content/86/10/1373.full (access 15.05.2017)
8. Mo LM, von Arnold S, Lagererantz U. Morphogenic and genetic stability in long-term embryogenic cultures and somatic embryos of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Plant Cell Rep*. 1989;8:375-378. doi: 10.1007/BF00270072
9. Harvengt L, Trontin JF, Reymond I, Canlet F, Pâques M. Molecular evidence of true-to-type propagation of a 3-yearold Norway spruce through somatic embryogenesis. *Planta*. 2001;213:828-832. doi: 10.1007/s004250100628
10. Helmersson A, von Arnold S, Burg K, Bozhkov PV. High stability of nuclear microsatellite loci during the early stages of somatic embryogenesis in Norway spruce. *Tree Physiol*. 2004;24:1181-1186. PMID: 15294765
11. Pak ME, Ivanisckaya AS, Dvoinina LM, Tretyakova I N. The embryogenic potential of long-term proliferation cell lines of *Larix sibirica in vitro*. *Siberian Journal of Forest Science*. 2016;1:27-38. doi: 10.15372/SJFS20160103 In Russian, English Summary
12. Tretyakova IN, Barsukova AV. Somatic embryogenesis in *in vitro* culture of three larch species. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2012;43(6):353-361. doi: 10.1134/S1062360412060082
13. Pravdin LF, Budaragin VA, Kruklis MV, Shershukova OP. Metodika kariologicheskogo izucheniya khvoynykh porod [Method of karyological study of conifer species]. *Lesovedenie*. 1972;2:67-75. In Russian
14. Pukhal'skiy VA, Solov'ev AA, Badaeva ED, Yurtsev VN. Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rasteniy [Workshop on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: Kolos Publ.; 2007. 200 p. In Russian
15. Stasolla C, Yeung EC. Recent advances in conifer somatic embryogenesis: improving somatic embryo quality. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2003;74(1):15-35. doi: 10.1023/A:1023345803336
16. Tretyakova IN, Park ME. Features of the multiplication of somatic embryos of *Larix sibirica* in embryogenic culture *in vitro*. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2017. In print

17. Von Aderkas P, Pattanavibool R, Hristoforoglu K, Ma Y. Embryogenesis and genetic stability in long term megagametophyte-derived cultures of larch. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2003;74:27-34. doi: 10.1023/A:1024614209524
18. Lelu-Walter M-A, Pâques LE. Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix × eurolepis* and *Larix × marschlinsii*). Perspectives for breeding. *Ann. For. Sci.* 2009;66:104. doi: 10.1007/s00299-006-0115-8
19. Hizume M. Karyomorphological studies in the family *Pinaceae*. *Mem Fac Educ Ehime University. Ser III. Natural Sci*. 1988;8(2):1-108.
20. Muratova EN. Karyological studies in *Larix sibirica* (*Pinaceae*) from different parts of its area. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1991;76(11):1586-1595. In Russian
21. Muratova EN, Karpyuk TV, Vladimirova OS, Sizykh OA, Kvitko OV. A cytological study of Siberian larch in anthropogenically disturbed areas of the city of Krasnoyarsk and its vicinity. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya = Bulletin of Ecology, Forest and Landscapeting*. 2009;9:99-108. In Russian
22. Muratova EN, Sedelnikova TS, Pimenov AV, Karpyuk TV, Kvitko OV, Sizykh OA. Kariologicheskiy polimorfizm listvennits. Glava 3 [Karyological polymorphism of larch species. Ch. 3]. In: *Bioraznoobrazie listvennits Aziatskoy Rossii. Kollektivnaya monografiya* [Larch biodiversity of the Asian Russia. Collective monograph]. Efremova SP and Milyutin LI, editors. Novosibirsk: Academic Publ. House GEO; 2010. pp. 34-49. In Russian
23. Muratova EN, Sedelnikova TS, Pimenov AV, Karpjuk TV, Sizikh OA, Kvitko OV. Karyological analysis of larch species from Siberia and the Far East of Russia. *Forest Science and Technology*. 2007;3:89-94. doi: 10.1080/21580103.2007.9656323
24. Tretyakova IN, Pak ME, Ivanitskaya AS, Oreshkova NV. Peculiarities of somatic embryogenesis of long-term proliferating embryogenic cell lines of *Larix sibirica in vitro*. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2016;63(6):800-810. doi: 10.1134/S1021443716050137
25. Goryachkina OV, Sizikh OA. Cytogenetic reactions of conifer trees in anthropogenous disturbed regions of Krasnoyarsk and its environs. *Conifers of the boreal zone*. 2012;XXX(1-2):46-51. Available at: http://forest.akadem.ru/Articles/12/HBZ-XXX-1-2-046-051.pdf (access 15.05.2017) In Russian
26. Zhuleva LYu, and Dubinin NP. Use of the micronucleus test for assessing the ecological situation in regions of the Astrakhan' district. *Genetika*. 1994;30(7):999-1004. PMID: 7958817 In Russian, English Summary
27. Högstedt B, Karlsson A. The size of micronuclei in human lymphocytes varies according to inducing agent used. *Mutation Research/Genetic Toxicology*. 1985;156(3):229-232. doi: 10.1016/0165-1218(85)90067-9
28. Ilyinskikh NN, Ilyinskikh IN, Bocharov EF. Patogeneticheskiy gomeostaz i immunitet [Pathogenetic homeostasis and immunity]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 256 p. In Russian
29. Vanparys P, Vermeiren F, Sysmans M, Temmerman R. The micronucleus assay as a test for the detection of aneugenic activity. *Mutation Research Letters*. 1990;244(2):95-103. doi: 10.1016/0165-7992(90)90056-P
30. Grawé J, Abramsson-Zetterberg L, Eriksson L, Zetterberg G. The relationship between DNA content and centromere content in micronucleated mouse bone marrow erythrocytes analyzed by flow cytometry and fluorescent *in situ* hybridization. *Mutagenesis*. 1994;9(1):31-38. doi: 10.1093/mutage/9.1.31

Received 02 June 2017; Revised 19 July 2017;
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Goryachkina Olga V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50, bld. 28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
E-mail: kvitko_olga@mail.ru
Park Maria E, Junior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding, VN Sukachev Institute of Forest Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50, bld. 28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
E-mail: mtavi@bk.ru
Tretyakova Iraida N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50, bld. 28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
E-mail: mtavi@bk.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 154–171

ЭКОЛОГИЯ

УДК 575.21 : 591.4 : 597.554.3
doi: 10.17223/19988591/39/10

В.Ю. Баранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Разнообразие формы и структуры трех покровных костей леща в условиях техногенного загрязнения водоемов Среднего Урала

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-01831а.

В популяциях лещей Abramis brama (Linnaeus, 1758) из техногенно нарушенных водоемов верхнего течения р. Исеть на основе анализа конфигураций меток и неметрических признаков костей скелета выявлено повышение разнообразия формы и структуры, свидетельствующее о формировании широкого спектра траекторий морфогенеза. Существенное увеличение внутригруппового структурного разнообразия скелета рыб определено в популяции лещей, изолированно обитающей на протяжении 30 поколений в условиях хронического техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами воды и грунтов Нижнеисетского пруда, и в популяции лещей из водоема-охладителя оз. Исетское с измененными гидрохимическим и тепловым режимами. Значимое упрощение структурной организации ($p < 0,001$) и повышение разнообразия формы костей ($p < 0,05$) установлено только в популяции лещей Нижнеисетского пруда. Разнообразие формы костей рыб оз. Исетское оценивается низкими фоновыми значениями, как и в контрольных выборках разных лет из популяции лещей оз. Шитовское при естественных условиях среды, в которых морфогенез зарегулирован и характеризуется низкими показателями разнообразия формы и структуры.

Ключевые слова: *рыбы; морфология; техногенное воздействие.*

Введение

Условия постоянной эскалации антропогенного воздействия на биоту, как правило, являются стрессовыми, и длительное пребывание в них приводит к экологическим, биологическим и морфологическим изменениям [1–5], модифицированию соотношения морфологического и таксономического разнообразия сообществ [6, 7]. Хроническое техногенное загрязнение может влиять на эпигенетическую систему популяции и приводить к нарушению морфогенеза, переключению морфогенетических программ, а дальнейший отбор таких морфозов может способствовать фиксации в популяции соответствующих адаптивных уклонений развития. Поэтому при длительном

техногенном воздействии на природные популяции важно определить фенотипическое проявление изменений, которое позволило бы косвенно охарактеризовать влияние загрязнения на протекание морфогенеза. Решение этих задач поможет точнее и полнее оценивать морфогенетические перестройки популяций рыб в антропогенно измененных условиях обитания. Поскольку методы геометрической морфометрии [8, 9] и основанного на изучении процессов развития фенетического анализа изменчивости дискретных признаков [1, 10, 11] характеризуют варьирование формы и структуры соответственно, то комплексное применение данных методов предоставляет возможность детальнее оценить морфогенетические изменения в популяциях под воздействием техногенных нарушений условий среды.

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в водоемах верхнего течения р. Исеть является интродуцированным видом, который был пересажен за пределы естественного ареала из притоков бассейна р. Кама в начале 1860-х гг. Лещи хорошо приспособились к экологически разным условиям водоемов р. Исеть, в том числе с измененным термическим режимом и повышенным техногенным загрязнением.

Цель данного исследования – изучить с помощью методов геометрической морфометрии и фенетики разнообразие формы и структуры зубной, крышечной костей висцерального скелета головы и клейтрума плечевого пояса лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть в условиях техногенного загрязнения среды.

Материалы и методики исследования

В работе использованы остеологические коллекции леща, изготовленные автором и представленные выборками из популяций лещей, населяющих слабопроточные водоемы верхнего течения р. Исеть, расположенные на территории Среднего Урала: оз. Шитовское, оз. Исетское, Нижнеисетский пруд (Обь-Иртышский речной бассейн) (рис. 1). Озеро Шитовское (57°07'41"N, 60°28'23"E) – естественный хорошо прогреваемый эвтрофный водоем с природным периодическим дефицитом кислорода. Из озера вытекает р. Шитовский Исток, впадающая в озеро-водохранилище Исетское (57°00'34"N, 60°25'02"E), служащее водоемом-охладителем Средне-Уральской ГРЭС. По качеству воды на 1993–1999 гг. озеро отнесено к среднезагрязненным водоемам с признаками сильного загрязнения органикой, нефтепродуктами в отдельные периоды. После установки биологического модуля в сбросном канале станции отмечено улучшение качества воды всего оз. Исетское, которое в настоящее время можно отнести к чистым водоемам [12]. Изменение температурного режима водоема зимой носит локальный характер, летом подогрев распространяется на все зоны водоема [13]. Нижнеисетский пруд (56°45'30"N, 60°41'00"E) расположен в черте г. Екатеринбурга ниже оз. Исетское по течению р. Исеть после двух буферных водоемов (Верхисетский пруд и Городской пруд). Для Нижнеисетского пруда характерно ин-

тенсивное загрязнение промышленными и ливневыми городскими стоками, продолжающееся в течение многих десятилетий. Основным компонентом, определяющим высокий уровень техногенного загрязнения пруда, является повышенное содержание нефтепродуктов и некоторых металлов (марганец, свинец, медь, цинк, кадмий) в воде и грунте. Донные отложения пруда являются источником вторичного загрязнения воды. Наиболее опасным для экосистемы водоема и большинства видов донной фауны и рыб является высокое содержание нефтепродуктов в грунтах. Так, содержание меди в Нижнеисетском пруду превышает значения рыбохозяйственных предельно допустимых концентраций в 19 раз, содержание цинка – в 3 раза, марганца – в 16 раз, а концентрации нефтепродуктов – в 13 раз. Контрольное оз. Шитовское существенно не загрязнено и представлено двумя выборками – 2001 и 2005 гг. В импактных водоемах, подверженных техногенному воздействию, отловы лещей произведены однократно. В соответствии с экологической характеристикой водных объектов уровни техногенного воздействия на водоемы условно подразделены на три ранга. Первый ранг соответствует влиянию на контрольное оз. Шитовское, второй и третий – на импактные водоемы оз. Исетское и Нижнеисетский пруд соответственно.

Рис. 1. Карта-схема расположения водоемов верхнего течения р. Исеть
[**Fig. 1.** The schematic map of water reservoirs in the upper reaches of the Iset River]

По каждой выборке лещей собраны данные о массе, длине, возрасте и поле особей, полученные на основе общепринятых в ихтиологии методов [14]. Выборки представлены неполовозрелыми и половозрелыми рыбами в возрасте от 3 до 8 лет. Выявлен высокий процент зараженности лещей внутриполостными паразитами в оз. Исетское.

Изучены три кости скелета леща у 138 особей. Зубная кость (dentale) образует основную часть нижней челюсти. Крышечная кость (operculum) входит в состав жаберной крышки рыбы. Клейтрум (cleithrum) является основным опорным элементом в плечевом поясе костистых рыб. Изображения профилей костей получены с помощью сканера Epson Perfection V200 Photo. Для описания формы зубной кости использовали 15 меток (landmarks), крышечной кости – 10 меток, клейтрума – 14 меток, расставленных в гомологичных точках на изображениях латеральных проекций костей (рис. 2). Чтобы учесть аллометрические эффекты и нивелировать изменчивость формы костей, связанную с разной скоростью роста рыб в популяциях, на основе регрессионной модели при вычисленном среднем значении натурального логарифма размера центроида (CS – centroid size), интегрально характеризующего общие размеры костей, получены «стандартизированные» конфигурации меток формы. Показатель разнообразия формы (D – diversity of shape) вычисляли как средний квадрат прокрустовых дистанций соответствующей группы от общего центроида [15]:

$$D_i = \frac{\sum d_{ij}^2}{N-1},$$

где d_{ij} – расстояния j особи в группе i от общего центроида; N – количество особей. Величины ошибок D оценивали с помощью ресэмплинга методом бутстрепа. Повышенное значение D, обусловленное метрикой прокрустовых дистанций, вычисленных с помощью методов геометрической морфометрии, указывает на возрастание разнообразия формы костей в группе.

Особенности структуры костей изучены по фенам неметрических признаков. Для анализа использовали 10 признаков зубной кости, 4 признака крышечной кости и 5 признаков клейтрума. Это наличие или отсутствие определенных отверстий сейсмосенсорной системы, черепно-мозговых нервов и кровеносных сосудов, дополнительных костных структур. Фены описаны по позиционному принципу: сначала название структуры кости, затем ее топографическая направленность (табл. 1). Выполненная серия фотографий и рисунков позволяет идентифицировать положения фенов на костях скелета (рис. 2).

При оценке внутрипопуляционного фенетического разнообразия использовали показатель μ, вычисленный как среднее число вариаций признака в выборке, затем для каждой выборки рассчитывали среднее значение данного показателя $\overline{\mu}$ по всем признакам [16]:

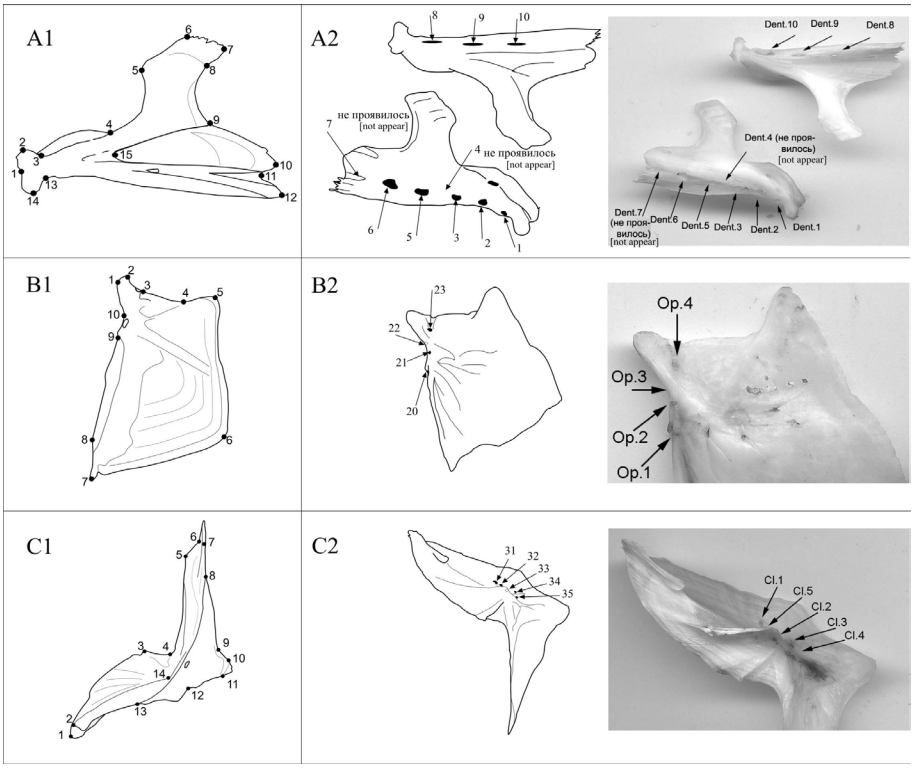


Рис. 2. Расположение меток (*1*) и фенов (*2*) на зубной (*A*), крышечной (*B*) костях и клейтруме (*C*) леща. Рисунки и фото В.Ю. Баранова
[**Fig. 2.** The location of landmarks (*1*) and features (*2*) on os dentale (*A*), os operculum (*B*) and cleithrum (*C*) of *Abramis brama* (L.). Figures and photographs by VYu Baranov]

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2})^2,\ S_\mu = \sqrt{\frac{\mu(2-\mu)}{N}},\ \bar{\mu} = \frac{1}{L}(\mu_1 + ... + \mu_L),\ S_{\bar{\mu}} = \frac{1}{L}\sqrt{(S_1^2 + ... + S_L^2)},$$

где p_1 и p_2 – частоты фенов (отсутствие и присутствие) отдельного признака; S_μ и $S_{\bar{\mu}}$ – ошибки показателей внутрипопуляционного разнообразия; N – объем выборки; L – количество признаков.

Относительная структурная сложность проявления признаков (index of relative structural complexity – IRSC), характеризующая успешность морфогенеза, рассчитана как сумма всех проявлений всех состояний признаков на количество самих признаков [1]:

$$IRSC = \frac{a}{n}100\%,$$

где a – число проявившихся фенов неметрических признаков; n – количество признаков. Чем больше реализуется фенов остеологических признаков в онтогенезе, тем больше усложняется структурная организация костей и выше оценивается успешность морфогенеза скелета.

Таблица 1 [Table 1]

Описание неметрических признаков скелета леща
[Description of non-metric features of *Abramis brama* (L.) skeleton]

Номер [Number]	Кости черепа и плечевого пояса [Bones of skull and pectoral girdle]	Код [Code]
	I. Os dentale (зубная кость)	
1	Foramen dentale ant. ext. – переднее выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Anterior foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.1
2	Foramen dentale med. ext. I – первое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [First intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.2
3	Foramen dentale med. ext. II – второе промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Second intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.3
4	Foramen dentale med. ext. III – третье промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Third intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.4
5	Foramen dentale med. ext. IV – четвертое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Fourth intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.5
6	Foramen dentale med. ext. V – пятое промежуточное выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Fifth intermediate foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.6
7	Foramen dentale post. ext. – заднее выходное отверстие ветви мандибулярного канала на внешней стороне кости [Posterior foramen of mandibular canal branch on the outer part of the bone]	Dent.7
8	Foramen dentale ant. int. – переднее выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Anterior foramen on the inner part of the bone]	Dent.10
9	Foramen dentale med. int. – промежуточное выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Intermediate foramen on the inner part of the bone]	Dent.9
10	Foramen dentale post. int. – заднее выходное отверстие на внутренней стороне зубной кости [Posterior foramen on the inner part of the bone]	Dent.8
	IV. Os operculum (крышечная кость)	
20	Foramen operculum inf. – нижнее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Inferior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.1
21	Foramen operculum post. – заднее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Posterior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.2
22	Foramen operculum ant. – переднее выходное отверстие оперкулярного канала на внешней стороне кости [Anterior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.3
23	Foramen operculum sup. – верхнее выходное отверстие ветви оперкулярного канала на внешней стороне кости [Superior foramen of opercular canal on the outer part of the bone]	Op.4
	VI. Os cleithrum (клейтрум)	
31	Foramen cleithrum ant. – переднее отверстие на нижней стороне кости [Anterior foramen on the lower part of the bone]	Cl.1
32	Foramen cleithrum med. I – первое промежуточное отверстие на нижней стороне кости [First intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.5
33	Foramen cleithrum med. II – второе промежуточное отверстие на нижней стороне кости [Second intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.2

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Номер [Number]	Кости черепа и плечевого пояса [Bones of skull and pectoral girdle]	Код [Code]
34	Foramen cleithrum med. III – третье промежуточное отверстие на нижней стороне кости [Third intermediate foramen on the lower part of the bone]	Cl.3
35	Foramen cleithrum post. – заднее отверстие на нижней стороне кости [Posterior foramen on the lower part of the bone]	Cl.4

В работе применяли непараметрический тест Краскела–Уоллиса, ранговую корреляцию Спирмена и *t*-тест. Использованы пакеты прикладных программ TpsUtil 1.60 [17], TpsDig2 2.17 [18], IMP CoordGen7 [19], IMP Standard7 [20], IMP DisparityBox7 [21] и IMP T-Box [22] а так же PHEN 3.0 [23] и StatSoft Statistica 5.5. Пакеты прикладных программ TPS и IMP доступны на интернет-сайте Университета Stony Brook (Нью-Йорк, США) http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet.html, пакет прикладных программ PHEN 3.0 (WinRar) доступен на интернет-сайте Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия) https://ipae.uran.ru/lab106.

Результаты исследования и обсуждение

Разнообразие формы костей. Результаты оценки внутригруппового разнообразия формы трех костей скелета лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть приведены на рис. 3. Расчет значений этого показателя для разных по объему выборок лещей показал возрастание разнообразия формы всех трех костей в популяции Нижнеисетского пруда ($p < 0{,}05$). Отчетливое повышение разнообразия формы наблюдается у костей висцерального скелета (зубная и крышечная кости) в нижнеисетской выборке. У костей плечевого пояса конечностей (клейтрум) из выборки 2001 г. из оз. Шитовское также отмечено некоторое усиление внутригруппового разнообразия формы.

Для более корректного сравнения выборок проведена процедура случайной рарефакции (rarefaction) – разрежения состава выборок, доводящая их объем до одинакового числа наблюдений. Расчет показателей внутригруппового разнообразия по разреженным выборкам несколько изменил картину проявления многообразия формы костей, полученную ранее по всему объему проб (рис. 3). В обоих случаях выявлены максимальные значения разнообразия формы костей в популяции лещей из Нижнеисетского пруда и минимальные значения у рыб из оз. Исетское и оз. Шитовское (2005 г.). Однако при использовании разреженного состава выборок установлено минимальное значение разнообразия формы клейтрума у рыб, отловленных из оз. Шитовское в 2001 г.

Важно отметить, что оказались несущественными различия между показателями разнообразия, вычисленными по исходным (нестандартизованным) и независимым от скорости роста скелета (стандартизированным) координатам меток формы одних и тех же костей скелета лещей (рис. 3). Это может свидетельствовать о слабом влиянии аллометрии на реализацию разнообразия формы костей лещей в популяциях, обитающих в естественных и техногенно нарушенных средах.

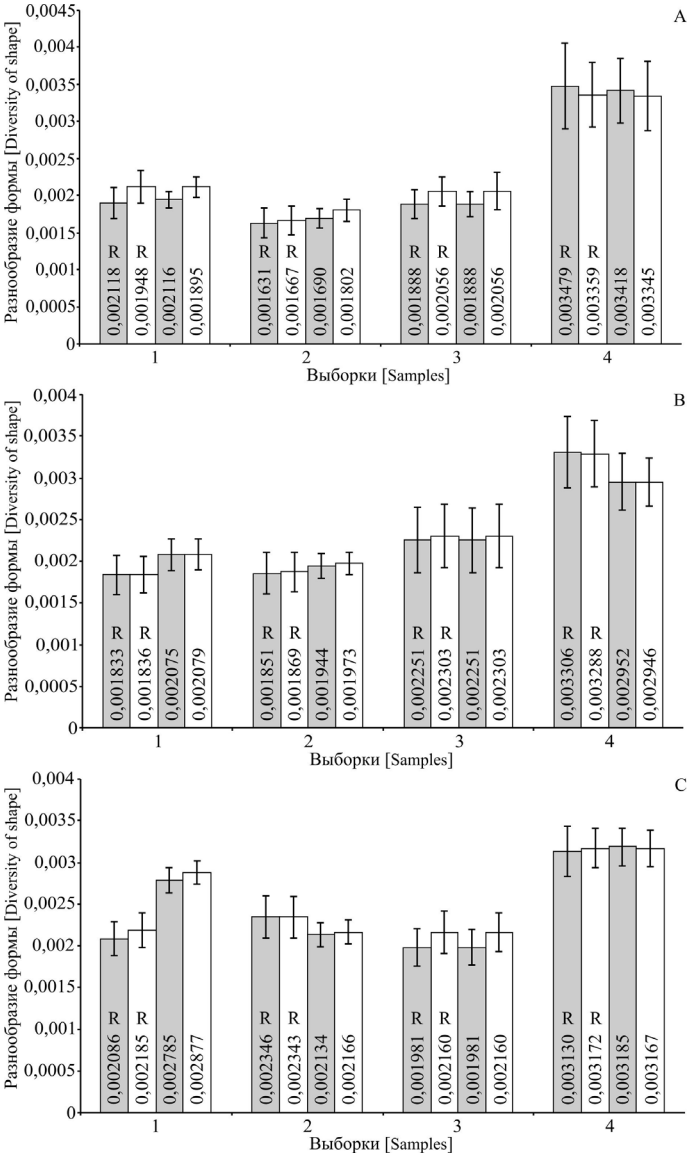


Рис. 3. Оценка разнообразия формы зубной кости (*A*), крышечной кости (*B*) и клейтрума (*C*) лещей из водоемов верхнего течения р. Исеть: оз. Шитовское (*1* – 2001 г., *2* – 2005 г.), оз. Исетское (*3*) и Нижнеисетский пруд (*4*), вычисленная по стандартизированным (серые столбцы диаграммы) и нестандартизированным (белые столбцы) конфигурациям меток. Указаны значения показателя внутригруппового морфологического разнообразия и их стандартные ошибки; буквой R обозначены разреженные выборки

[**Fig. 3.** Evaluation of bone shape diversity (*A* - Dentale, *B* - Operculum and *C* - Cleithrum) in *Abramis brama* (L.) from the upper reaches of the Iset River: Lake Shitovskoye (*1* - 2001, *2* - 2005), Lake Isetskoye (*3*) and Pond Nizhneisetskiy (*4*). Gray columns indicate size-standardized landmarks; white columns - non-standardized landmarks. The values of the indicator of intra-group morphological diversity and their standard errors are presented; R designates rarefied samplings]

Разнообразие структуры костей. Чтобы избежать смещения фенетических оценок из-за связи признаков с возрастом, ростом, полом и друг с другом, предварительно проведена оценка корреляций проявлений неметрических признаков скелета леща с данными параметрами в выборках рыб. Из исходно использованных 19 фенов неметрических признаков только 1 фен признака Cl.4 оказался слабо, но значимо связанным с возрастом (r_s = 0,26; p < 0,01) и линейными размерами рыб (r_s = 0,20; p < 0,05). Поэтому остеологический признак Cl.4 исключили из дальнейшего исследования. Для оценки фенетического (структурного) разнообразия, основанной на расчете показателя μ по двум альтернативным фенам в четырех разреженных выборках леща, использовали все 18 признаков, выделенных на 3 костях скелета. Установлено существенное возрастание разнообразия структуры костей во всех импактных группах лещей из оз. Исетское и Нижнеисетского пруда (p < 0,05) (рис. 4). Следует заметить, что повышение структурного разнообразия отмечено в импактных популяциях рыб, обитающих в условиях с разной природой техногенного воздействия в оз. Исетское и Нижнеисетском пруду. Фенетическое разнообразие лещей в выборках разных лет из контрольного водоема оз. Шитовское характеризуется сходными минимальными значениями показателя $\overline{\mu}$.

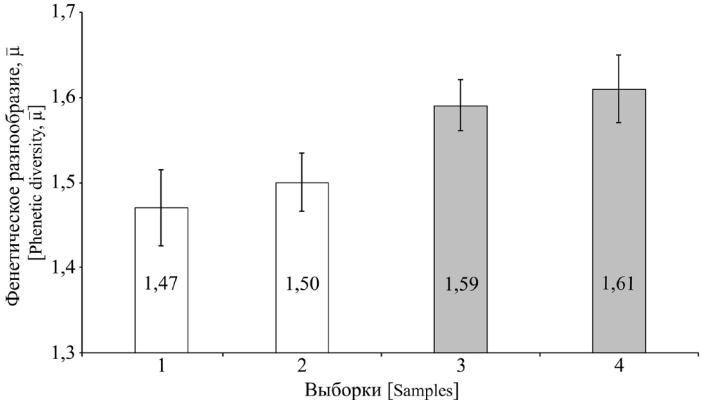


Рис. 4. Оценка фенетического разнообразия лещей из контрольного оз. Шитовское (*1* – 2001 г., *2* – 2005 г.) (белые столбцы) и импактных оз. Исетское (*3*) и Нижнеисетского пруда (*4*) (серые столбцы). Указаны значения внутригруппового фенетического разнообразия и их стандартные ошибки
Fig. 4. Evaluation of *Abramis brama* (L.) phenetic diversity from control Lake Shitovskoye (*1* - 2001, *2* - 2005) (white columns) and impact Lake Isetskoye (*3*) and Pond Nizhneisetskiy (*4*) (gray columns). The values of intra-group phenetic diversity and their standard errors are presented]

Можно отметить специфичность морфологических оценок разнообразия формы и структуры костей лещей в экологически контрастных условиях водоемов верхнего течения р. Исеть. С одной стороны, в контрольных выбор-

ках разных лет из оз. Шитовское выявлены низкие показатели разнообразия формы и структуры остеологических элементов скелета леща. С другой стороны, в импактных группах рыб из техногенно нарушенных водоемов оз. Исетское и Нижнеисетского пруда установлено повышение структурного разнообразия скелета рыб, при этом увеличение разнообразия формы костей обнаружено только для лещей из Нижнеисетского пруда. Лещи из водоема-охладителя характеризуются низкими фоновыми значениями многообразия формы костей при высоком уровне разнообразия остеологических структур.

Возрастание морфологического разнообразия в популяциях лещей выявлено на фоне техногенного загрязнения воды и грунтов Нижнеисетского пруда и изменения теплового и гидрохимического режимов Исетского водоема-охладителя. Это свидетельствует о формировании в данных популяциях вследствие нарушения морфогенеза широкого спектра морфогенетических траекторий или морфозов, который в нормальных условиях, например в контрольной популяции рыб оз. Шитовское, зарегулирован и не проявился.

В популяции рыб из оз. Исетское интересна ситуация с различиями между ограниченным диапазоном многообразия формы костей и широким диапазоном структурной организации неметрических признаков этих же костей. Изменение структурогенеза как главной компоненты развития может свидетельствовать уже о значительном модифицировании процессов индивидуального развития [24]. Можно предположить, что техногенное воздействие повлияло на морфогенез скелета лещей, даже на его структуры, и вызвало возрастание разнообразия структурной организации неметрических признаков. Но в последние годы на фоне улучшения и нормализации экологических условий обитания в оз. Исетское, для основной части акватории которого стал свойствен естественный природный гидрохимический режим, в онтогенезе рыб регуляция формогенеза могла быть упорядочена в новом эпигенетическом русле, при этом разнообразие формы снизилось до фонового уровня, характерного для контрольных группировок лещей из соседнего оз. Шитовское. Или, с другой стороны, низкий уровень разнообразия формы костей исетских рыб может быть обусловлен жесткой регуляцией формогенеза скелета лещей в популяции из озера-охладителя.

Следующий аспект исследования связан с оценкой успешности морфогенеза скелета рыб в популяциях по показателю относительной структурной сложности неметрических признаков. В условиях техногенного загрязнения нефтепродуктами и некоторыми металлами Нижнеисетского пруда выявлено значимое снижение индекса относительной структурной сложности (H = 16,69; d.f. = 3; N = 138; $p < 0{,}001$), вычисленного по комплексу из 18 признаков скелета леща (рис. 5). Подробный анализ значений индексов для каждой кости установил значимое упрощение структурной организации признаков зубной кости (H = 16,33; d.f. = 3; N = 138; $p = 0{,}001$) и крышечной кости (H = 25,63; d.f. = 3; N = 138; $p < 0{,}001$) скелета нижнеисетских лещей. Структура признаков клейтрума оказалась менее восприимчива к хрониче-

скому техногенному воздействию, и значимого различия между индексами данной кости из выборок контрольного и импактных водоемов не установлено (p = 0,582). Выявлены значимые коэффициенты корреляции Спирмена между значениями индекса структурной организации и уровнем техногенного воздействия (r_s = – 0,33; p < 0,001). Результаты расчетов относительной структурной сложности признаков скелета для всего объема и разреженных выборок тождественны.

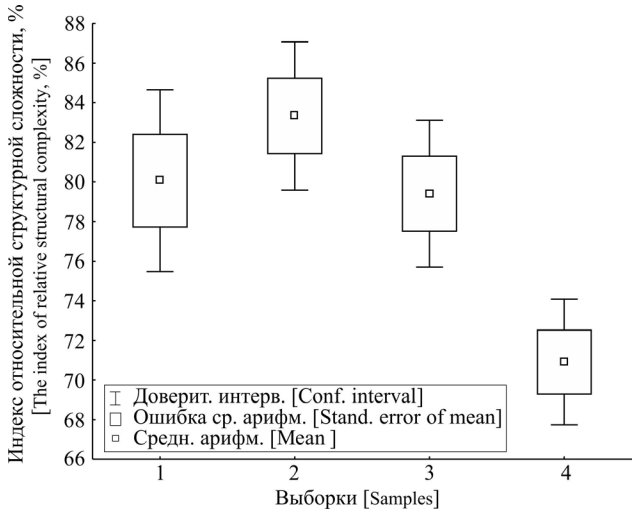


Рис. 5. Индекс относительной структурной сложности, вычисленный для трех костей скелета леща из водоемов верхнего течения р. Исеть: оз. Шитовское (*1* – 2001 г., *2* – 2005 г.), оз. Исетское (*3*) и Нижнеисетский пруд (*4*)
[**Fig. 5.** The index of relative structural complexity calculated for three skeletal bones in *Abramis brama* (L.) from the upper reaches of the Iset River: Lake Shitovskoye (*1* - 2001, *2* - 2005), Lake Isetskoye (*3*) and Pond Nizhneisetskiy (*4*)]

Повышенное содержание техногенных ионов тяжелых металлов – свинца, марганца, меди, цинка, кадмия – в воде и нефтепродуктов в грунте Нижнеисетского пруда, по-видимому, может быть критическим для реализации неметрических признаков костей рыб и влиять на усложнение структуры скелета лещей в пруду. В отличие от продолжительного обитания популяции лещей Нижнеисетского пруда в условиях загрязнения водоема нефтепродуктами и металлами техногенное тепловое и химическое воздействие на морфогенез скелета лещей в озере-охладителе Исетское не оказало существенного влияния на реализацию сложности структурной организации признаков скелета. Возможно, что перераспределение и постоянная трата онтогенетических ресурсов на поддержание жизнедеятельности рыб, индуцированные, например, паразитарными инвазиями, могут способствовать общему ускорению и пролонгации процессов развития, т.е. оказывать

«каталитическое» влияние на реализацию потенциальных этапов морфогенетической программы остеологических структур. Это может частично компенсировать низкий уровень реализации признаков скелета рыб из-за техногенного воздействия в оз. Исетское.

В наиболее морфогенетически своеобразной группе лещей Нижнеисетского пруда существенному упрощению структурной организации оказались подвержены остеологические признаки висцеральных костей. Известно, что челюстной и жаберный аппараты лещей, включающие зубную и крышечную кости, непосредственно контактируют при добывании кормовых объектов с грунтовым субстратом водоема, являющимся местом депонирования загрязняющих веществ. В то же время отсутствуют значимые различия в проявлениях неметрических признаков на клейтруме между контрольной и импактными группами лещей. Реализация определенного состояния неметрического признака скелета происходит в случае достижения пороговой величины, которая, по всей видимости, разная для разных признаков скелета. Поэтому одни признаки рыб обнаруживают согласованное проявление в «крайних» условиях обитания, другие же демонстрируют различия, что важно при популяционных исследованиях закономерностей морфологической изменчивости в естественных и антропогенных условиях. Вероятные причины могут скрываться в функциональных свойствах изученных или скоррелированных с ними признаков, а также их значимости для организма на разных этапах онтогенеза, в критические периоды развития организма и морфогенеза признака. В отличие от остеологических признаков клейтрума реализация неметрических признаков на зубной и крышечной висцеральных костях в онтогенезе тесно связана с развитием сейсмосенсорной системы на голове рыбы. Разные химические и физические свойства воды, например, обусловленные антропогенным химическим загрязнением, минерализацией, в том числе техногенной, могут оказывать влияние на реализацию общего числа отверстий на отдельных участках черепных сейсмосенсорных каналов [25, 26].

Заключение

Таким образом, на основе методов геометрической морфометрии формы и фенетического анализа неметрических признаков проанализировано морфологическое разнообразие костей скелета в популяциях лещей, позволившее охарактеризовать мобильность и пластичность эпигенетической системы популяций рыб в экологически контрастных условиях водоемов верхнего течения р. Исеть, включая техногенно нарушенные среды. При техногенном воздействии в импактных популяциях лещей обнаружено формирование широкого спектра морфозов, который в контрольной популяции рыб при нормальных естественных условиях среды зарегулирован и не выявлен. Установлено существенное возрастание внутригруппового раз-

нообразия формы и структурного разнообразия трех костей в импактной популяции лещей, изолированно обитающей на протяжении 30 поколений в условиях хронического техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами воды и грунтов Нижнеисетского пруда. Предполагалось, что изменения гидрохимического и теплового режимов Исетского водоема-охладителя, а также выявленный высокий процент зараженности рыб внутриполостными паразитами окажут согласованное влияние на формогенез и структурогенез скелета рыб, но в импактной популяции исетских лещей выявлено существенное возрастание только структурного разнообразия остеологических элементов скелета, разнообразие формы костей рыб оценивается низкими фоновыми значениями. В контрольных группах рыб из оз. Шитовское фенетическое разнообразие и разнообразие формы зубной и крышечной костей, клейтрума характеризуются минимальными значениями. Оценка успешности морфогенеза скелета рыб в популяциях по индексу относительной структурной сложности признаков показала значимое упрощение структурной организации скелета лещей в условиях техногенного загрязнения Нижнеисетского пруда. Выявленная закономерность преимущественно обусловлена низкими значениями индекса относительной структурной сложности зубной и крышечной костей висцерального скелета, тогда как проявления неметрических признаков клейтрума плечевого пояса оказались более устойчивы к стрессовому воздействию техногенной среды.

Выводы

1. Выявлено значимое повышение внутригруппового разнообразия формы и структуры зубной и крышечной костей висцерального скелета, а также клейтрума плечевого пояса лещей в изолированной популяции Нижнеисетского пруда ($p < 0{,}05$), продолжительно обитающей в условиях техногенного загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами. В контрольных выборках лещей разных лет (2001 и 2005 гг.) из оз. Шитовское установлены низкие значения разнообразия формы и структуры трех покровных костей. Возрастание морфологического разнообразия костей косвенно свидетельствует о нарушении морфогенеза лещей.

2. Показано, что в популяции лещей из озера-охладителя Исетское уровень структурного разнообразия костей ($\overline{\mu} = 1{,}59$) сопоставим с уровнем разнообразия структуры костей лещей из Нижнеисетского пруда ($\overline{\mu} = 1{,}61$), а уровень разнообразия формы этих же костей сравним с разнообразием формы костей лещей из контрольного оз. Шитовское ($D \approx 0{,}002$).

3. Обнаружено, что у лещей в условиях техногенного загрязнения Нижнеисетского пруда структурная организация признаков зубной и крышечной костей существенно упрощена ($p < 0{,}001$), редукция структурной организации признаков клейтрума плечевого пояса не выявлена.

Литература

1. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург : Академкнига, 2005. 640 с.
2. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 277 с.
3. Мина М.В. Микроэволюция рыб. М. : Наука, 1986. 207 с.
4. Wilson L.A.B., Colombo M., Hanel R., Salzburger W., Sanchez-Villagra M.R. Ecomorphological disparity in an adaptive radiation: opercular bone shape and stable isotopes in Antarctic icefishes // Ecology and Evolution. 2013. Vol. 3(9). PP. 3166–3182. doi: 10.1002/ece3.708
5. Jacquemin S.J., Pyron M. A century of morphological variation in *Cyprinidae* fishes // BMC Ecol. 2016. 16:48. 18 p.
6. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
7. Farré M., Tuset V.M., Maynou F., Recasens L., Lombarte A. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages // Ecological Indicators. 2013. Vol. 29. PP. 159–166.
8. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York and London : Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.
9. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. Vol. 11. PP. 353–357.
10. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М. : Мир, 1964. 267 с.
11. Захаров В.М. Асимметрия животных. М. : Наука, 1987. 216 с.
12. Зубарева Э.Л., Цурихин Е.А., Бердышева Г.В. Предварительные результаты изучения качества воды Исетского водохранилища-охладителя Среднеуральской ГРЭС с помощью плавающего биомодуля // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование / под ред. Е.А. Зиновьева. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2001. С. 53–54.
13. Водные ресурсы Свердловской области / под ред. Н.Б. Прохоровой. Екатеринбург : ФГУП РосНИИВХ, Изд-во АМБ, 2004. 432 с.
14. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
15. Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // Paleobiology. 1993. Vol. 19. PP. 403–419.
16. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
17. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program). URL: http://life.bio.sunysb.edu/morph/ (дата обращения: 12.02.2017).
18. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program). URL: http://life.bio.sunysb.edu/morph/ (дата обращения: 05.11.2016).
19. Sheets H.D. CoordGen7a. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2011 (program). URL: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (дата обращения: 12.02.2017).
20. Sheets H.D. Standard7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010 (program). URL: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (дата обращения: 12.02.2017).
21. Sheets H.D. DisparityBox7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010 (program). URL: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (дата обращения: 12.02.2017).
22. Sheets H.D. T-Box. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2003 (program). URL: http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html (дата обращения: 22.04.2017).

23. Васильев А.Г. Пакет прикладных программ «ФЕН» PHEN 3.0. Путеводитель для пользователей. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1995. 113 с. URL: https://ipae.uran.ru/lab106 (дата обращения: 12.04.2017).
24. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Ученые записки НТГПИ. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии : материалы VI Всероссийского популяционного семинара / под ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. С. 13–23.
25. Изюмов Ю.Г., Кожара А.В. Внутривидовая изменчивость и эволюция леща *Abramis brama* (L.) // Микроэволюция пресноводных организмов / под ред. Ю.Г. Изюмова. Рыбинск, 1990. С. 10–63.
26. Котегов Б.Г. Тренды межпопуляционной изменчивости меристических признаков сейсмосенсорных каналов головы у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях антропогенного загрязнения // Экология. 2012. № 2. С. 150–155.

Поступила в редакцию 18.04.2017 г.; повторно 02.06.2017 г.; принята 26.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Баранов Вадим Юрьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: vadimb4@yandex.ru

Baranov VYu. Shape and structure diversity of three bones in *Abramis brama* (L.) under technogenic pollution of water reservoirs in the Middle Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:154-171. doi: 10.17223/19988591/39/10 In Russian, English Summary

Vadim Yu. Baranov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Shape and structure diversity of three bones in *Abramis brama* (L.) under technogenic pollution of water reservoirs in the Middle Urals

We analyzed shape and structure diversity of the os dentale, os operculum and cleithrum in *Abramis brama* (L., 1758) from control and impact populations under chronic technogenic pollution in the upper reaches of the Iset River (the Middle Urals) by means of geometric morphometrics and phenetics. Permanent anthropogenic impact on natural fish populations may lead to morphogenesis disturbance. It is important to identify how powerful the technogenic impact is on morphogenesis in a population and how long-term technogenic impact appears in consequent phenotypic changes. The solution to these problems will help a more exact understanding of evolutionary mechanisms and ecological processes.

We investigated three reservoirs. The control Lake Shitovskoye (57°07'41"N, 60°28'23"E) is not contaminated. Thermal and chemical pollution from the district (regional) thermal gas power station has spread to the part of the water cooling reservoir Lake Isetskoye (57°00'34"N, 60°25'02"E). The Pond Nizhneisetskiy (56°45'30"N, 60°41'00"E) in Yekaterinburg is subjected to technogenic pollution by petroleum products and heavy metals. We used landmarks to describe bone shapes. The bone structure was studied considering its non-metric features. We calculated the indicators of intra-population morphological shape and structure diversity and analyzed the index of relative structural complexity.

Preliminarily, we registered insignificant differences between the variances of diversities in non-standardized and size-standardized configuration of landmarks. It means a weak allometry influence on the diversity of bone shapes in the studied *A. brama*. The increased diversity of shape and structure was identified in impact populations. It shows that a wide range of morphogenetic trajectories formed in impact populations. In *A. brama* population of the Pond Nizhneisetskiy which had lived in isolation for 30 generations under chronic ground and water pollution by petroleum products and heavy metals, we revealed a significant enhancement in the structural diversity of fish skeleton, as well as in *A. brama* population of the water cooling reservoir Isetskoye under chemical and thermal pollution (see Figures). Simplification of the structural organization and an increase in the diversity of bone shapes was only found in impact population of the Pond Nizhneisetskiy. We found low values of parameters of relative structural complexity in os dentale and os operculum, while the development of non-metric features in cleithrum was more resistant to technogenic pollution stressful effects. We observed low values of diversity of bone shapes in the fish of the impact Lake Isetskoye. In fish from Lake Isetskoye the possible reasons of different morphogenetic shape and structure effects are discussed in the paper. The control samples of fish dwelling under natural conditions from Lake Shitovskoye in 2001 and 2005 were characterized by a narrow range of morphogenetic trajectories and small values of shape and structure diversity.

The article contains 5 Figures, 1 Table, 26 References.

Key words: fish; morphology; technogenic impact.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-01831a).

References

1. Vasilyev AG. Epigeneticheskie osnovy fenetiki: na puti k populyatsionnoy meronomii [Epigenetic basis of phenetics: towards population meronomy]. Yekaterinburg: Academic Book Publ.; 2005. 640 p. In Russian
2. Shvarts SS. Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii [Environmental laws of evolution]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 277 p. In Russian
3. Mina MV. Mikroevolyutsiya ryb [Microevolution of fish]. Moscow: Nauka Publ.; 1986. 207 p. In Russian
4. Wilson LAB, Colombo M, Hanel R, Salzburger W, Sanchez-Villagra MR. Ecomorphological disparity in an adaptive radiation: opercular bone shape and stable isotopes in Antarctic icefishes. *Ecology and Evolution.* 2013;3(9):3166-3182. doi: 10.1002/ece3.708
5. Jacquemin SJ, Pyron M. A century of morphological variation in *Cyprinidae* fishes. *BMC Ecol.* 2016;16:48. doi: 10.1186/s12898-016-0104-x
6. Chernov YuI. Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye raboty [Ecology and biogeography. Selected works]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2008. 580 p. In Russian
7. Farré M, Tuset VM, Maynou F, Recasens L, Lombarte A. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators.* 2013;29:159-166. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.12.005
8. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. Geometric morphometrics for biologists: A Primer. New York and London: Elsevier Academic Press; 2004. 443 p.
9. Klingenberg CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 2011;11:353-357. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
10. Waddington GH. New patterns in genetics and development. Vasetskiy SG, translated from English; Ryzhkov VL, editor. Moscow: Mir Publ.; 1964. 267 p. In Russian

11. Zakharov VM. Asimmetriya zhivotnykh [Asymmetry of animals]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 216 p. In Russian
12. Zubareva EL, Tsurikhin EA, Berdysheva GV. Predvaritel'nye rezul'taty izucheniya kachestva vody Isetskogo vodokhranilishcha-okhladitelya Sredneural'skoy GRES s pomoshch'yu plavayushchego biomodulya [Preliminary results of studying water quality of the Isetsk water cooling reservoir of Sredneuralskaya GRES using a floating biomodule]. In: *Rybnye resursy Kamsko-Ural'skogo regiona i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use]. Zinovyev EA, editor. Perm: Perm State University Publ.; 2001. pp. 53-54. In Russian
13. *Vodnye resursy Sverdlovskoy oblasti* [Water resources of Sverdlovsk oblast]. Prokhorova NB, editor. Yekaterinburg: AMB Publ.; 2004. 432 p. In Russian
14. Pravdin IF. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [A Guide to the study of fish]. Moscow: Pishchevaya prom-st' Publ.; 1966. 376 p. In Russian
15. Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology.* 1993;19:403-419. doi: 10.1017/S0094837300014056
16. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
17. Rohlf FJ. TpsUtil, file utility program, version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013. [Electronic resource]. Available at: http://life.bio.sunysb.edu/morph/ (accessed 12.02.2017)
18. Rohlf FJ. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013. [Electronic resource]. Available at: http://life.bio.sunysb.edu/morph/ (accessed 05.11.2016)
19. Sheets HD. CoordGen7a. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2011. [Electronic resource]. Available at: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (accessed 12.02.2017)
20. Sheets HD. Standard7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010. [Electronic resource]. Available at: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (accessed 12.02.2017)
21. Sheets HD. DisparityBox7. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2010. [Electronic resource]. Available at: http://www3.canisius.edu/~sheets/imp7.htm (accessed 12.02.2017)
22. Sheets H.D. T-Box. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, NY, 2003 [Electronic resource]. Available at: http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html (accessed 22.04.2017)
23. Vasilyev AG. Paket prikladnykh programm «FEN» PHEN 3.0. Putevoditel' dlya pol'zovateley. Institut ekologii rasteniy i zhivotnykh UrO RAN [Application package "FEN" PHEN 3.0. A guide for users]. Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 1995. 113 p. [Electronic resource]. Available at: https://ipae.uran.ru/lab106 (accessed 12.04.2017). In Russian
24. Vasilyev AG. Fenogeneticheskaya izmenchivost' i populyatsionnyy ontogenez [Phenogenetic variability and population ontogeny]. In: *Uchenye zapiski Nizhnetagil'skaoy gosudarstvennoy sotsial'no-pedagogicheskaoy akademii* [Scientific notes of Nizhniy Tagil State Pedagogical Institute. Fundamental and applied problems of population biology. Proc. of the VII All-Russian Population Seminar]. Zhuykova TV, editor. Nizhniy Tagil: Nizhny Tagil State Social Pedagogical Academy Publ.; 2004. pp. 13-23. In Russian
25. Izyumov YuG, Kozhara AV. Vnutrividovaya izmenchivost' i evolyutsiya leshcha *Abramis brama* (L.) [Intraspecific variability and evolution of *Abramis brama* (L.)]. In: *Mikroevolyutsiya presnovodnykh organizmov* [Microevolution of fresh water organisms]. Izyumov YuG , editor. Rybinsk: Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences Publ.; 1990. pp. 10-63. In Russian

26. Kotegov BG. Trends of interpopulation variation in meristic characters of seismosensory canals on the head of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in anthropogenically polluted environments. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(2):169-173. doi: 10.1134/S1067413612020087

Received 18 April 2017; Revised 02 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Baranov Vadim Yu, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Evolutionary Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
E-mail: vadimb4@yandex.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 172–189

УДК 574.34:599.323.4:630*43(470.5)
doi: 10.17223/19988591/39/11

Л.Е. Лукьянова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Формирование численности грызунов в пирогенных местообитаниях

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН «Живая природа» № 12 (проект № 15-12-4-25).

На основе данных по динамике численности двух видов лесных полевок (рыжей и красно-серой) и малой лесной мыши изучены особенности формирования населения грызунов в пирогенных местообитаниях на охраняемой территории после воздействия двух отличающихся по времени возникновения природных пожаров. Установлено, что на одних и тех же участках после первого и повторного возгораний процессы восстановления обилия разных видов отличаются, что связано с их неоднозначной реакцией на пирогенную трансформацию. Решающий вклад в формирование численности мелких млекопитающих на разновозрастных гарях вносит сложившийся на ранних сукцессионных стадиях комплекс факторов: уровень обилия животных и структура среды их микроместообитаний.

Ключевые слова: *лесные полевки; малая лесная мышь; Clethrionomys glareolus; Clethrionomys rufocanus*; *Sylvaemus uralensis*; *микросреда; заповедник.*

Введение

Лесной пожар является естественным экзогенным фактором среды циклически импульсного действия и представляет собой сложнейший комплекс физических и химических факторов. В отличие от других агентов среды, изменяющихся постепенно и ритмично, пожар действует внезапно, кратковременно и интенсивно, являясь катастрофой для всего сообщества, вызывая глубокое и длительное прямое или косвенное преобразование всех взаимосвязанных компонентов биогеоценоза [1]. В последние десятилетия на территории нашей страны отмечаются увеличение частоты и масштабности природных пожаров, что связывают с наблюдаемыми климатическими изменениями, а также рост числа лесных стихийных пожаров от молний во время гроз [2, 3]. В связи с этим остро встает проблема изучения устойчивости природных экосистем к внешним неблагоприятным факторам естественного генезиса. Получение новых данных о влиянии пирогенных воздействий, как стихийных, имеющих природный характер, так и контро-

лируемых человеком, на биотические компоненты крайне важно для сохранения биоразнообразия в пожароопасных экосистемах [4].

Исследование реакции популяций мелких млекопитающих – важных компонентов таежных биогеоценозов – на природные катастрофические явления, основными из которых являются лесные пожары, – сложная и актуальная проблема, решение которой имеет большой теоретический и практический смысл: позволяет оценить вклад в развитие факториальной и популяционной экологии и прогнозировать последствия внешних нарушающих воздействий для биоты лесных экосистем. Наиболее четко отличия популяционных реакций разных видов проявляются при восстановлении их численности на нарушенных локальных участках. Мышевидные грызуны являются традиционными модельными объектами при решении широкого спектра общеэкологических проблем, в частности проблем популяционной экологии. Такое предпочтительное место мелких млекопитающих обусловлено, во-первых, хорошей изученностью биологии этой группы организмов, во-вторых, их значительной экологической ролью в наземных экосистемах и, в-третьих, достаточно хорошо развитой базой полевых методов изучения. Как известно, основная жизнедеятельность многих видов грызунов протекает на небольших по площади участках и тесно связана с характеристиками лесных фитоценозов, определяющих кормовые и защитные условия местообитаний, поэтому данная группа животных чутко реагирует на нарушения среды их проживания. Известно, что пожары обычно не приводят к значительной прямой смертности мышевидных грызунов. Эта группа небольших по размеру животных реагирует на вызванные огнем изменения в структуре растительных сообществ. В новых условиях обитания нарушаются пространственная структура населения и темпы размножения видов [5–7], меняется пищевое поведение [8]. Смена видового состава растительности приводит к изменению видового разнообразия мелких млекопитающих [9–11]. На примере грызунов показано, что отличия в популяционных реакциях животных при восстановлении их численности на нарушенных территориях могут быть связаны с особенностями функциональной организации видов [12–14], с различиями их средовых (биотопических) предпочтений и даже размерными характеристиками особей [15].

В последнее десятилетие интерес исследователей к изучению реакции мелких млекопитающих на трансформацию среды обитания, вызванную воздействием огня, заметно вырос [16–27]. К сожалению, в современной литературе доля отечественных работ по данной тематике невелика, отсутствуют исследования во временном аспекте особенностей процессов восстановления населения мелких мышевидных на участках, неоднократно подвергшихся пирогенному нарушению, что и определило направление данной работы. Цель настоящего исследования – изучить на примере трех совместно обитающих видов грызунов особенности формирования их численности в пирогенных местообитаниях после воздействия двух отличающихся по времени возникновения природных пожаров.

Материалы и методики исследования

Характеристика района исследования. Исследования проводили на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника, расположенного в Свердловской области, в низкогорной части Среднего Урала (57°20'–57°31' с.ш., 59°30'–59°50' в.д.). По схеме лесорастительного районирования заповедник находится в южно-таежном округе Средне-Уральской горно-лесной области, в которой представлены в основном пихтово-еловые (бореальные) леса. Охраняемые биогеоценозы Висимского заповедника за два последних десятилетия подверглись двум катастрофическим пирогенным воздействиям. Пожар, произошедший в южной части заповедника в июне 1998 г. на площади около 1 500 га, отличался большой интенсивностью и полностью уничтожил древостой, подрост, подлесок и травянистый ярус. Распространение и интенсивность пожара определялись наличием большого количества горючего материала (сухие стволы упавших деревьев, ветки, тонкомер) в лесах заповедника после ветровала 1995 г. В августе 2010 г. у восточной границы заповедной территории произошел пожар на площади более 1 700 га. В его зону попали различные насаждения, в основном из подроста [28]. Причина возникновения обоих лесных пожаров – молния во время «сухой грозы».

Общая площадь исследуемой нами заповедной территории составила 4 га, и до природных нарушений она включала участки крупнопапоротникового и липнякового пихтово-елового типов леса. Полностью попавшая под воздействие ветровала в 1995 г. данная территория в год первого пожара (1998) сгорела лишь наполовину (2 га – участок 1), другая часть уцелела от воздействия огня (участок 2). Случившийся в 2010 г. второй пожар охватил оба смежных участка: участок 1 нарушен вторично, а участок 2 горел впервые. В результате мы имели уникальную возможность изучить в пространственно-временном аспекте особенности формирования численности грызунов в местообитаниях с различной степенью пирогенной нарушенности.

Объекты и методы исследования. Объектами изучения выбраны совместно обитающие виды грызунов рода *Clethrionomys* (в современной систематике чаще используют название *Myodes*) – рыжая (*Cl. glareolus* Schreber, 1780*)* и красно-серая (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846) полевки, а также представитель рода *Sylvaemus* – малая лесная мышь (*S. uralensis* Pallas, 1811). На исследуемой нами территории Висимского заповедника до природных катастрофических воздействий среди лесных полевок доминировала рыжая полевка [29]. В широком спектре местообитаний данного вида на Среднем Урале отмечены разнообразные биотопы, в которые входят послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый ряд антропогенных местообитаний [30].

После природных нарушений в отдельные годы мы отмечали снижение численности рыжей полевки и преобладание красно-серой [27]. На Урале

основная масса населения этого вида сконцентрирована в верхних поясах гор, где ее основными местообитаниями являются каменистые россыпи-курумы и лесные формации, растущие на таких курумах, хотя в других частях ареала этот вид может заселять целый ряд иных биотопов. В Уральских горах при подъеме численности красно-серая полевка может расселяться из курумов в таежные стации, а при более высоком подъеме вид распространяется на прилегающие предгорные и равнинные территории, придерживаясь, тем не менее, лесных местообитаний [30].

Малая лесная мышь обитает в разных типах лесов, преимущественно в смешанных и лиственных, в зарослях кустарников по берегам рек, а также в лесных колках, на полях, в огородах, в зарослях рудеральной растительности. На территории Среднего Урала она наиболее многочисленна в лесостепных и широколиственно-хвойных ландшафтах, в других районах этот вид малочислен [30]. На исследуемой нами территории заповедника малая лесная мышь до воздействия пожаров отличалась крайне низкой численностью [27].

Животных отлавливали стандартным методом ловушко-линий. Общее число расставленных через 10 м друг от друга ловушек на двух участках составило 200 шт. (по 100 шт. на каждом участке). Ловушки снабжали постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов животных, а также регистрировать число поимок зверьков в каждую ловушку. Относительное обилие особей оценивали по числу их попаданий за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут). Сравнительный анализ значений относительного обилия трех видов грызунов на двух пирогенно нарушенных участках проводили за два предшествующих катастрофам года (1996–1997, 2008–2009 гг.), в годы возникновения нарушений (1998 и 2010) и ежегодно в течение пятилетнего периода после воздействия первого и повторного пожаров (1999–2013 и 2011–2015 гг. соответственно).

Ловушки на протяжении всего периода исследований размещались в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м^2, в которых проводили количественные описания характеристик микроместообитаний животных по 9 переменным, оценивающим защитные и кормовые условия, по методике, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [31], с некоторыми изменениями и дополнениями. Оценивали площадь покрытия мхом (*MC*), травянистой растительностью (*HC*), кустарником (*CS*), лежащими стволами деревьев (*LC*), веточным опадом (*BC*), пнями и сухими стволами (*SC*). Также учитывали общую численность подроста (*AU*), живых деревьев (*AT*) и измеряли ширину тропы (*BN*) в пределах участков. В исследовании использованы результаты по четыремстам количественным описаниям, проведенным в 1999 и 2011 гг., т.е. через год после возникновения каждого из двух пожаров. Данные представлены на основе материала по 1 203 экземплярам грызунов, из которых 583 и 554 составили рыжие и красно-серые полевки соответ-

ственно, 66 – лесные мыши. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе «Statsoft STATISTICA for Windows 6.0».

Результаты исследования и обсуждение

Динамика численности грызунов. Сравнительный анализ динамики численности трех видов грызунов на двух сравниваемых участках заповедной территории за пятилетний период после каждого из пожаров выявил существенные отличительные особенности. Как отмечено выше, участок 1 пострадал от пирогенного воздействия дважды, поэтому для него показано изменение показателей обилия животных после первого пожара (1999–2003 гг.; рис. 1, кривая *I*) и одновременно – за второй постпирогенный период (2011–2015 гг.; рис. 1, кривая *II*). Для участка 2, нарушенного огнем однократно, показана динамика численности грызунов только за период после пожара 2010 г. (2011–2015 гг.; рис. 1, кривая *III*).

Как видно из рисунка, в первый год после пожара 1998 г. на участке 1 рыжая полевка в уловах отсутствовала. Направление кривой *I* показывает, что рост численности этого вида произошел через два года и достиг максимума значений на третий год после пирогенного воздействия (см. рис. 1, *a*, *I*). Четвертый послепожаровый год характеризовался резким снижением обилия рыжей полевки, сходным со спадом, наблюдаемым в первый год после нарушения, однако, в отличие от этого периода, далее, минуя фазу подъема, численность вида резко возросла до максимальных значений, близких к показателям третьего года после возникновения пожара (см. рис. 1, *a*, *I*). По амплитуде изменения обилия рыжей полевки на участке 2 в постпирогенный восстановительный период (см. рис. 1, *a*, *III*) можно судить о противоположном характере формирования численности вида по сравнению с периодом восстановления на участке 1 после первого пожара (рис. 1, *a*, *I*). По направлению кривой *II*, характеризующей динамику населения рыжей полевки на данном участке после повторного пирогенного нарушения, обнаруживается синхронность в формировании численности вида в этот же период с участком 2 (см. рис. 1, *a*, *II*, *III*). Отличия в динамике на двух участках выявлены на второй год после повторного возгорания, когда на участке 1 уровень обилия рыжей полевки был существенно выше, чем на участке 2 (19 и 6,5 ос./100 лов.-сут соответственно). В последующие годы, напротив, значения численности данного вида на дважды горевшем участке 1 оказались ниже по сравнению с участком 2 (рис. 1, *a*, *II* и *III* соответственно).

Анализ динамики обилия красно-серой полевки в разные годы после пирогенных нарушений на сравниваемых участках выявил отличия в характере амплитуды этого вида по сравнению с рыжей полевкой. Подъем численности населения после пожара 1998 г. на участке 1 наблюдался на третий год со времени его возникновения, значения относительного обилия невысоки и составили 3,6 ос./100 лов.-сут (см. рис. 1, *b*, *I*). На участке 2 максимальные за этот

период показатели для красно-серой полевки (8 ос./100 лов.-сут) отмечены через год после воздействия пожара, в последующие годы обилие вида на обоих участках характеризовалось крайне низкими значениями (рис. 1, *b*, *II* и *III*).

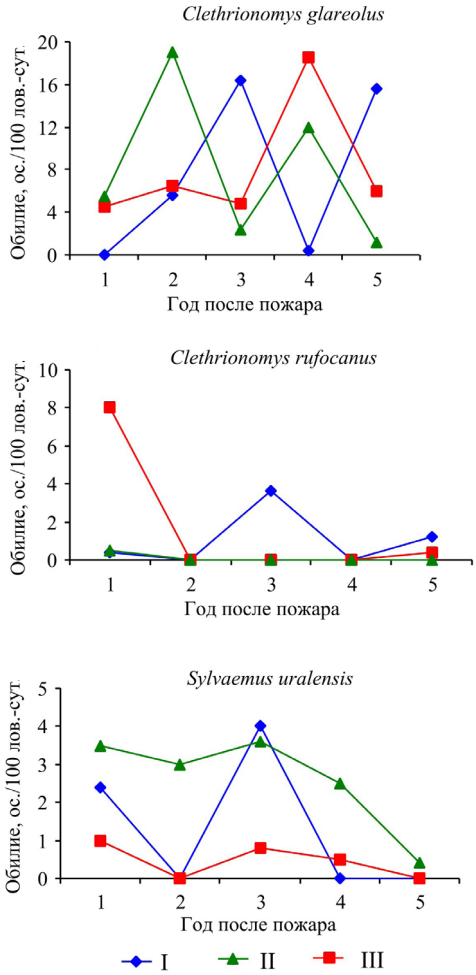


Рис. 1. Динамика относительного обилия грызунов на пирогенных участках территории Висимского заповедника (*I* – участок 1 после пожара 1998 г.; *II* – участок 1 после пожара 2010 г.; *III* – участок 2 после пожара 2010 г.)
[Fig. 1. Dynamics in the relative abundance (on the ordinate axes - the number of animals caught per 100 trap-days) of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve (on the abscissa axes-years) (*I* - Area 1 after fire in1998, *II* - Area 1 after fire in 2010, *III* - Area 2 after fire in 2010)]

Динамика численности малой лесной мыши в периоды постпирогенного восстановления биоценозов отличалась от двух сравниваемых видов лесных полевок. Заселение животными гаревых участков произошло через год после каждого из пожаров (1999 и 2011 гг.). Следует отметить, что уровень относи-

тельного обилия вида в этот период на участке 1 после первого возгорания ниже (2,4 ос./100 лов.-сут) по сравнению с периодом повторного пирогенного нарушения на этом же участке (3,5 ос./100 лов.-сут) и выше, чем на участке 2 (1,0 ос./100 лов.-сут; см. рис. 1, *в*, *I–III*). На участке 1 после повторного пирогенного нарушения график II отличался более сглаженным видом, что может свидетельствовать об относительной стабильности уровня населения лесной мыши в первые четыре года после пожара. Снижение численности животных на данном участке произошло на пятый год после повторного пирогенного воздействия, а максимальные значения обилия вида совпали здесь на третий год после первого и второго возгораний (см. рис. 1, *с*, *I* и *II*).

В целом можно констатировать, что характер формирования численности трех совместно обитающих видов грызунов на нарушенных пожарами участках территории Висимского заповедника в разные периоды восстановления лесных биоценозов отличается, что свидетельствует о видовых различиях в реакции на пирогенное воздействие. Сходство в отклике сравниваемых видов на нарушение обнаружено на участке 1, где произошел рост показателей численности грызунов на третий год после первого пожара и резкое снижение уровня их обилия к четвертому году постпирогенного восстановления (см. рис. 1, *а–с*, *I*).

Сравнительный анализ численности грызунов в годы воздействия пожаров (1998 и 2010) и до их возникновения (1996–1997 и 2008–2009) показал, что население рыжей полевки на участке 1 за два года до первого пожара (1996 г.) отличалось низкими показателями (0,6 ос./100 лов.-сут), за год до нарушения (1997 г.) наблюдался их рост (10,2 ос./100 лов.-сут), а в год пирогенного воздействия (1998) значения опустились до крайне низких (0,4 ос./ 100 лов.-сут) (см. рис. 2, *I*). В период, предшествующий второму пожару, ситуация на этом участке иная: уровень показателя относительного обилия вида за два года до повторного нарушения огнем низкий, а в год пожара возрос (рис. 2, *II*). На участке 2 в отличие от участка 1, показатели численности рыжей полевки за два года до пожара 2010 г. ниже, затем наблюдался рост значений, которые достигли максимума в год пирогенного нарушения (рис. 2, *III*). Следует отметить, что в этот год уровень численности рыжей полевки на участке 2 двукратно превышал данный показатель на повторно нарушенном пожаром участке 1 (13,7 и 5,7 ос./100 лов.-сут соответственно; см. рис. 2, *II*, *III*).

Для красно-серой полевки на участке 1 в годы первого и повторного воздействия огнем ситуация резко отличалась. За два года до первой катастрофы наблюдался рост значений обилия вида, достигший в год пожара 8,6 ос./100 лов.-сут (см. рис. 2, *I*). На не горевшем ранее участке 2 за два года до природной катастрофы (2008 г.) уровень численности животных достиг максимальных значений (15,8 ос./100 лов.-сут). За фазой пика численности в популяционных циклах мелких млекопитающих, как правило, наступает фаза депрессии, что и наблюдалось для красно-серой полевки на следующий год (2009), предшествующий пожару (см. рис. 2, *III*). В год возникно-

вения пожара (2010) на этом же участке население красно-серой полевки также крайне низкое, т.е. наблюдалось явление «затянувшейся депрессии», что можно объяснить изменениями условий среды местообитаний грызунов после пирогенного воздействия.

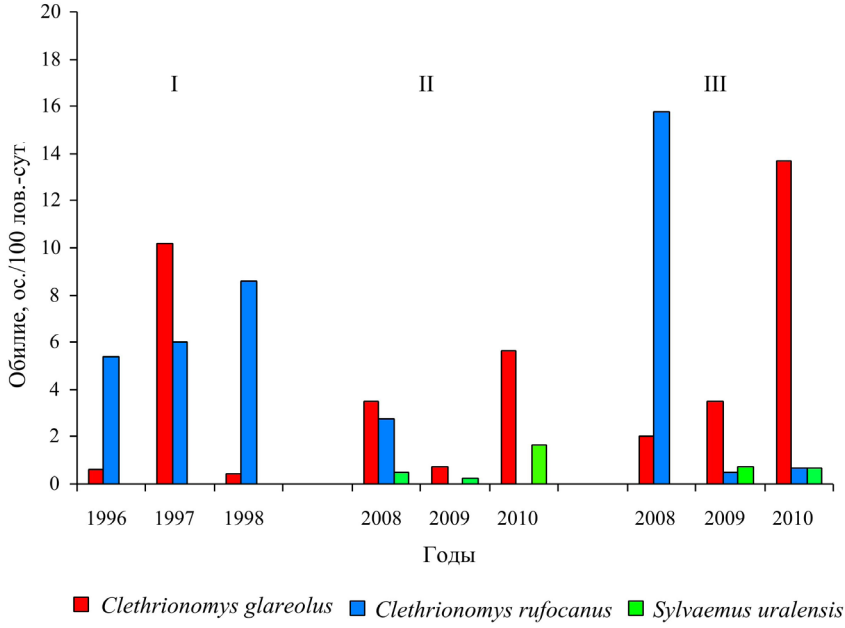


Рис. 2. Уровень относительного обилия грызунов на нарушенных участках территории Висимского заповедника (*I*, *II* – участок 1, *III* – участок 2)
[**Fig. 2.** Level of relative abundance of rodents in disturbed areas of the Visimsky Reserve (*I*, *II* - Area 1, *III* - Area 2). On the ordinate axes - The number of animals caught per 100 trap-days, on the abscissa axes - Years)]

На горевшем ранее участке 1 в этот же период красно-серая полевка отсутствовала (рис. 2, *II*). Результаты сравнения значений относительной численности совместно обитающих видов лесных полевок на участке 1 в год первого и повторного пирогенных воздействий выявили противоположную ситуацию: красно-серая полевка преобладала в год первого пожара, а рыжая – в год повторного нарушения огнем (см. рис. 2, *I*, *II*).

Малая лесная мышь отсутствовала на участке 1 за два года до первого пожара и в год его возникновения. Единичные экземпляры этого вида отловлены в сгоревших местообитаниях участка 1 в годы, предшествующие повторному нарушению его огнем (2008–2009). В год второго возгорания на этом участке численность лесной мыши невысока (рис. 2, *II*), так же как и на участке 2 накануне и в год воздействия пожара (см. рис. 2, *III*).

По мнению Н.А. Щипанова [13], для обеспечения жизнестойкости популяции в случае возникновения природных катастрофических явлений необ-

ходимо взаимодействие отдельных внутрипопуляционных группировок. Обнаружено, что некоторые виды восстанавливают численность успешнее, чем это возможно, за счет размножения («быстро»), а некоторые – в соответствии с темпами размножения («медленно»). «Быстрое» и «медленное» восстановление обеспечивается альтернативными типами функционирования («контролирующий» и «восстанавливающий») внутрипопуляционных группировок, причем одни виды способны изменить характер функционирования в ответ на неблагоприятное воздействие, а другие проявляют только один из альтернативных вариантов [13, 14]. Мы показали ранее [32], что рыжая полевка по данной классификации относится к видам, способным формировать группировки обоих типов, т.е. такие виды могут менять функциональную структуру населения в пространстве (соотношение долей населения, связанных с альтернативными функциями) в конкретной неблагоприятной ситуации. Для видов данной подгруппы изменение функциональной структуры в нарушенных условиях выражается в дестабилизации персонального состава групп и увеличении общего количества неоседлых особей. К этому же типу восстановления можно отнести и малую лесную мышь – вид, способный формировать внутрипопуляционные группировки, выполняющие альтернативные функции [12]. В нашем случае малая лесная мышь быстро восстанавливает численность после воздействия пожара за счет вселения животных на нарушенную территорию. Отличающимся от этих двух видов типом восстановления является красно-серая полевка, для которой, согласно нашим наблюдениям [27], пирогенные местообитания экологически неблагоприятны. Поэтому данный вид может быть отнесен к типу «медленно» восстанавливающихся видов, для которых формирование численности обусловлено не вселением на освобожденные участки, а лишь темпами размножения в остаточной популяции.

Среда микроместообитаний грызунов. Как отмечено выше, отличия в популяционных реакциях животных при восстановлении их численности на нарушенных территориях могут быть связаны, наряду с особенностями функциональной организации видов, с различиями в их средовых (биотопических) предпочтениях. Мы изучили структуру местообитаний грызунов, проанализировав их микросредовые характеристики на ранних стадиях постпирогенных сукцессий в хронологическом (временном) и биотопическом аспектах. В первом случае сравнивали средовое окружение населения трех видов на участке 1 через год после первого и повторного возгораний, во втором – на участках 1 и 2 в один и тот же временной отрезок – через год после воздействия второго пожара (см. табл. 1).

Результаты сравнений с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни подтвердили статистически высокозначимые межгодовые (на участке 1 в 1999 и 2011 гг.) и биотопические (между участками 1 и 2 в 2011 г.) отличия в микросредовой структуре (см. табл. 2). Следует отметить, что межгодовая (временная) изменчивость характеристик микроместообитаний животных оказалась выше биотопической.

Микросредовая структура местообитаний грызунов на участке 1 после первого и второго пожаров имела статистически значимые отличия по всем сравниваемым показателям. Значения характеристик микросреды на участке 1 в 2011 г. отличались от переменных на участке 2 только по шести из девяти сравниваемых (см. табл. 2). Если условно принять межгодовую составляющую динамики среды (микросредовые отличия между двумя пожарами) как «катастрофическую», а степень различий средовых характеристик между участками как «биотопическую» составляющую, можно заключить, что вклад первой в изменчивость среды микроместообитаний грызунов является наиболее существенным.

Дискриминантный анализ микросредовых характеристик позволил выявить своеобразие среды микроместообитаний грызунов на сравниваемых участках. На рис. 3 по расположению «облаков» центроидов видно, что вдоль первой канонической оси (*DCF* 1) статистически значимо отличаются микросредовые характеристики на участке 1 после пожара 1998 г. и на участке 2 после пожара 2010 г., промежуточное положение по микросредовым параметрам занимает участок 1 после повторного пирогенного нарушения. Таким образом, наибольшим своеобразием микросредовых характеристик выделяется участок 1 на ранней стадии пирогенной сукцессии после воздействия первого пожара.

Таблица 1 [Table 1]

Значение характеристик среды микроместообитаний грызунов на пирогенных участках территории Висимского заповедника в ранние периоды восстановления фитоценозов после пожаров
[Value of microhabitat characteristics of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve during the early periods of phytocenosis restoration after fires]

Характеристика [Parameter]	Участок 1 [Area] 1		Участок 2 [Area] 2
	1999 г.	2011 г.	2011 г.
	$\overline{X}$ ± m (s)	$\overline{X}$ ± m (s)	$\overline{X}$ ± m (s)
Площадь участка, м^2, покрытая [The area of the plot (m^2) covered with]:			
травой [herb] (HC)	2,84 ± 0,19 (1,87)	6,09 ± 0,20 (2,01)	5,96 ± 0,19 (1,92)
мхом [moss] (MC)	0,95 ± 0,21 (2,09)	1,91 ± 0,24 (2,41)	2,40 ± 0,22 (2,24)
кустарником [shrub] (CS)	2,67 ± 0,18 (1,85)	0,18 ± 0,06 (0,57)	0,77 ± 0,12 (1,22)
лежащими стволами деревьев [fallen dead trunks] (LC)	1,87 ± 0,14 (1,43)	0,89 ± 0,06 (0,64)	0,70 ± 0,06 (0,63)
пнями [stumps] (SC)	0,46 ± 0,09 (0,88)	0,01 ± 0,003 (0,03)	0,01 ± 0,003 (0,03)
веточным опадом [coarse debris] (BC)	0,05 ± 0,01 (0,13)	0	0,05 ± 0,01 (0,13)
Общая численность подроста [Total number of underwood] (AU)	0,02 ± 0,01 (0,14)	0,61 ± 0,18 (1,79)	1,39 ± 0,26 (2,62)
Общая численность живых деревьев [Total number of trees] (AT)	0,02 ± 0,01 (0,14)	0,43 ± 0,09 (0,96)	0,21 ± 0,05 (0,48)
Ширина тропы в пределах участка [Width of the path within area] (BN)	0,54 ± 0,03 (0,26)	0,26 ± 0,02 (0,15)	0,42 ± 0,02 (0,16)

Примечание. $\overline{X}$ – средняя арифметическая ± ошибка средней, в скобках – стандартное отклонение.

[*Note*. $\overline{X}$ - mean value ± error of the mean, in brackets (s) - standard deviation.]

Таблица 2 [Table 2]

Межгодовая и биотопическая изменчивость характеристик среды микроместообитаний грызунов на пирогенно нарушенных участках территории Висимского заповедника
[Interannual and byotopical variability of microhabitat characteristics of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve]

Вид изменчивости [Variability]	Обозначение характеристик [Characteristics abbreviation]								
	HC	MC	CS	LC	SC	BC	AU	AT	BN
Межгодовая [Interannual]	**	**	**	**	**	**	*	**	**
Биотопическая [Byotopical]	ns	*	**	*	ns	**	**	ns	**

Примечание. Уровень значимости отличия статистик от нуля по критерию Манна–Уитни: ** – $p < 0{,}001$; * – $p < 0{,}05$; ns – $p > 0{,}05$.
[*Note.* The significance of differences, estimated using the Mann-Whitney test, is indicated as follows: ** p<0,001; *p<0,05; ns - nonsignificant].

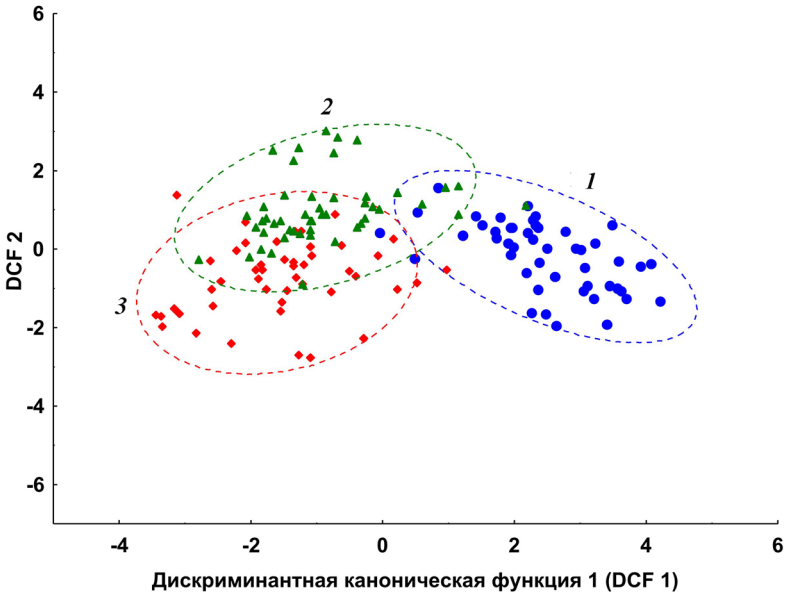


Рис. 3. Дискриминантный анализ микросредовых характеристик местообитаний грызунов (по 9 переменным) на пирогенно нарушенных участках территории Висимского заповедника: *1* – участок 1 после пожара 1998 г.; *2* – участок 1; *3* – участок 2 после пожара 2010 г.
[**Fig. 3.** Discriminant analysis of microhabitat characteristics of rodents (9 variables) in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve: 1 - Area *1* after fire in 1998, 2 - Area *1*, 3 - Area *2* after fire in 2010]

Результаты дискриминантного канонического анализа выявили характеристики микросреды, вносящие наибольший вклад в отличия между участ-

ками. Обнаружено, что эти различия дискриминированы в первую очередь переменными, оценивающими площадь покрытия мхом и травянистой растительностью (микросредовое своеобразие проявилось вдоль первой дискриминантной оси) (табл. 3). Значения, полученные по второй канонической функции (*DCF* 2) показали, что в дискриминацию микросреды местообитаний грызунов на ранних стадиях пирогенного восстановления также вносят вклад переменные, оценивающие на сравниваемых участках площадь, не занятую растительностью (ширина тропы), и размеры площади покрытия кустарником (см. табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Значение стандартизированных коэффициентов дискриминантных канонических функций (*DCF* 1 и *DCF* 2) переменных среды микроместообитаний мелких млекопитающих на пирогенно нарушенных участках территории Висимского заповедника в годы возникновения двух пожаров [Value of standard regression coefficients of discriminant canonical functions (DCF 1 and DCF 2) of small mammal microhabitat variables in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve in the years of two fires]

Обозначение характеристик [Characteristics abbreviation]	Дискриминантные канонические функции [Discriminant canonical functions]	
	DCF 1	*DCF* 2
HC	0,743	–0,362
MC	0,602	–0,581
CS	–0,205	–0,607
AU	0,355	–0,262
AT	0,328	–0,102
LC	–0,313	–0,036
SC	–0,252	–0,167
BC	–0,162	–0,269
BN	–0,251	–0,671
Собственные числа [Eigenvalues]	3,212	0,638
Канонические корреляции [Canonical correlations]	0,87	0,62
Критерий Уилкса [Wilks'Lambda]	276,197	70,587
Число степеней свободы [Degree of freedom]	18	8
Доля дисперсии [Variance fraction], %	83,42	16,58
Уровень значимости [p-levels]	$p < 0{,}001$	$p < 0{,}001$

Таким образом, результаты сравнительного анализа значений обилия населения рыжей, красно-серой полевок и малой лесной мыши на участках с разной степенью пирогенной нарушенности после воздействия двух отличающихся по времени возникновения пожаров показывают, что процессы формирования численности данных видов грызунов имеют существенные отличия, причины которых могут быть рассмотрены с нескольких позиций. Приоритетной, на наш взгляд, является позиция, объясняющая различия в формировании населения на пирогенных участках особенностями функционирования локальных внутрипопуляционных группировок, определяющих

темпы заселения животными разных видов грызунов естественно трансформированных местообитаний. Согласно данной классификации, предложенной Н.А. Щипановым, виды, проявляя различную степень устойчивости к негативным воздействиям внешней среды, формируют альтернативные типы функционирования [13, 14]. Способность видов формировать группировки с разным типом функционирования дает возможность объединить их в три группы. Такое деление позволяет использовать виды, относящиеся к разным группам, для индикации состояния природных экосистем [14]. Вторая позиция, объясняющая различия в видовых реакциях грызунов на естественную трансформацию среды обитания, взаимосвязана с первой. Полученные нами данные показывают, что сценарий, по которому разворачиваются процессы формирования численности разных видов в нарушенных местообитаниях, определяется состоянием уровня их населения в год, предшествующий пожару, в год его возникновения и на ранних стадиях постпирогенных восстановительных сукцессий. И третья позиция, с которой следует рассматривать причины различия формирования численности грызунов на нарушенных территориях, является интегрирующей, она учитывает особенности видовых биотопических предпочтений, поэтому важно оценивать средовые характеристики местообитаний животных на разных стадиях состояния лесных биогеоценозов.

Заключение

Выявленная в ходе исследования неоднозначность реакций совместно обитающих видов на изменение характеристик среды при воздействии пожаров отражается на процессах формирования численности грызунов в условиях нарушенных местообитаний. Существенные различия в значениях показателей обилия трех сравниваемых видов грызунов связаны с последствиями пирогенной трансформации лесных фитоценозов. На основе анализа возможных причин различий в формировании численности симпатрических видов можно заключить, что пирогенно трансформированные лесные сообщества являются экологически неблагоприятными для красно-серой полевки, численность которой не восстанавливается, и на сгоревших участках население вида имеет стабильно невысокие показатели. Для рыжей полевки и малой лесной мыши микросредовые условия в дважды нарушенных огнем местообитаниях наиболее предпочтительны, о чем свидетельствуют высокие темпы восстановления численности этих видов на второй год после возгорания, в отличие от биотопов, подвергшихся воздействию одного пожара.

Литература

1. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 23–33.
2. Санников С.Н., Захаров А.И., Смольникова Л.Г., Санникова Н.С. Лесные грозовые пожары как индикатор связей между атмосферой, литосферой и биосферой // Экология. 2010. № 1. С. 3–8.

3. Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г. Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 50–61.
4. Kelly L.T., Brotons L. Using fire to promote biodiversity // Science. 2017. Vol. 355, № 6331. PP. 1264–1265. doi: 10.1126/science.aam7672
5. Касаткин М.В., Неронов В.В. Пространственная структура поселений и размножение общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773) при распространении пожаров в полупустыне // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 92–97.
6. Шилова С.А., Неронов В.В., Касаткин М.В., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 4. С. 372–386.
7. Lee E.J., Rhim S.J., Son S.H., Lee W.S. Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices // Ann. Zool. Fennici. 2012. Vol. 49, № 3. PP. 129–138.
8. Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K., Crone E.E. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment // Ecology. 2010. Vol. 91, № 4. PP. 1124–1131.
9. Briani D.C., Palma A.R.T., Vieira E.M., Henriques R.P.B. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil // Biodivers. Conserv. 2004. Vol. 13. PP. 1023–1037.
10. Litt A.R., Stedl R.J. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands // Wildlife Monographs. 2011. Vol. 176. PP. 1–31. doi: 10.1001/WMON.2
11. Lindenmayer D.B., MacGregor C., Welsh F., Doneelly C., Crane M., Michael D., Montague-Drake R., Cunningham R., Brown D., Fortescue V., Dexter N., Hudson M., Gill A.M. Contrasting mammal responses to vegetation type and fire // Wildlife Research. 2008. Vol. 35. PP. 395–408. doi: 10.1071/WR07156
12. Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 5. С. 624–639.
13. Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 73–87.
14. Щипанов Н.А. Функциональная организация популяции – возможный подход к изучению популяционной устойчивости: прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1048–1077.
15. Griffiths A.D., Brook B.W. Effect of fire on small mammals: a systematic review // Internat. J. Wildland Fire. 2014. Vol. 23, № 7. PP. 1034–1043. doi: 10.1071/WF14026
16. Griffiths A.D., Brook B.W. Fire impacts recruitment more than survival of small-mammals in a tropical savanna // Ecosphere. 2015. Vol. 6, № 6. PP. 1–22. doi: 10.1890/ES14-00519.1
17. Kirchner B.N., Green N.S., Sergeant D.A., Mink J.N., Wilkins K.T. Responses of small mammals and vegetation to a prescribed burn in a tallgrass blackland prairie // Am. Midl. Nat. 2011. Vol. 166. PP. 112–125.
18. Pastro L.A., Dickman C.R., Letnic M. Burning for biodiversity or burning biodiversity? Prescribed burn vs. wildfire impacts on plants, lizards, and mammals // Ecol. Applications. 2011. Vol. 21, № 8. PP. 3238–3253.
19. Stefano J.D., Owen L., Morris R., Duff T., York A. Fire, landscape change and models of small mammal habitat suitability at multiple spatial scales // Austral Ecology. 2011. Vol. 36. PP. 638–649. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x
20. Kelly L.T., Nimmo D.G., Spence-Bailey L.M., Taylor R.S., Watson S.J., Clarke M.F., Bennett A.F. Managing fire mosaics for small mammal conservation: a landscape perspective // J. Applied Ecology. 2012. Vol. 49. PP. 412–421. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x
21. Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K., Crone E.E. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal // Can. J. Zool. 2012. Vol. 90, № 1. PP. 51–60.

22. Moreno S., Rouco C. Responses of a small-mammal community to habitat management through controlled burning in a protected Mediterranean area // Acta Oecologica. 2013. Vol. 49. PP. 1–4.
23. Plavsic M.J. Proximate and ultimate drivers of small-mammal recolonization after fire: microhabitat conditions, rainfall and species traits // Animal Conservation. 2014. Vol. 17. PP. 573–582. doi: 10.1111/acv.12124
24. Mowat E.J., Webb J.K., Crowther M.S. Fire-mediated niche-separation between two sympatric small mammal species // Austral Ecology. 2015. Vol. 40, № 1. PP. 50–59. doi: 10.1111/aec.12166
25. Lindenmayer D.B., Blanchard W., MacGregor C., Barton P., Banks S.C., Crane M., Michael D., Okada S., Berry L., Florance D., Gill M. Temporal trends in mammal responses to fire reveals the complex effects of fire regime attributes // Ecological Applications. 2016. Vol. 26, № 2. PP. 557–573. doi: 10.1890/15-0575.1
26. Баженов Ю.А. Особенности населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ тайги и лесостепных боров Восточного Забайкалья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 50–61.
27. Лукьянова Л.Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // Сибирский экологический журнал. 2015. № 6. С. 832–841. doi: 10.15372/SEJ20150603
28. Сибгатуллин Р.З. Начальные этапы пирогенной сукцессии растительности в Висимском заповеднике // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала : материалы науч.-практ. конф. Екатеринбург, 2011. С. 250–253.
29. Марин Ю.Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала : материалы науч. конф. Екатеринбург, 2001. С. 337–346.
30. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области : справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.
31. Буяльска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
32. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 5. С. 541–552.

Поступила в редакцию 08.06.2017 г.; повторно 10.08.2017 г.; принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Лукьянова Лариса Ефимовна – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

For citation: Lukyanova LE. Formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:172-189. doi: 10.17223/19988591/39/11 In Russian, English Summary

Larisa E. Lukyanova

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats

The research of the stability of natural ecosystems to the influence of external negative factors is an important and urgent problem, as in recent decades there has been an increase in the frequency and scale of natural forest fires, both on the territory of Russia and in the world as a whole. The aim of the research was to study the formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats after two differently occurring natural fires using the example of their three co-inhabiting species. We investigated fire-damaged biocenoses of the Visimsky Reserve (57°20'-57°31'N, 59°30'-59°50'E, Middle Urals, Russian Federation).

We conducted our study in two adjacent sites affected by fire to varying degrees: site 1 burned twice - in 1998 and 2010, site 2 was subjected to a single exposure to a fire in 2010. The objects of study were cohabiting (sympatric) rodent species of the genus *Clethrionomys* (*Myodes*) - bank vole (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) and grey-sided vole (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846), as well as a representative of the genus *Sylvaemus*, small forest mouse (*S. uralensis* Pallas, 1811). The animals were caught by a standard trap-line method. The total number of traps placed at 10 m from each other in two sites was 200 (100 traps each). The relative abundance of individuals was assessed by their number in the first five days of catching in converting of 100 trap-days (samples/100 trap-days). A comparative analysis of the relative abundance of the three species of rodents at two disturbed sites was carried out in the two previous catastrophes (1996-1997, 2008-2009), during the years of fires (1998 and 2010), and annually during the five-year period after the impact of each of the fires (1999-2013 and 2011-2015, respectively). Traps throughout the study period were located in the center of the same test squares of 10 m^2, in which quantitative descriptions of the characteristics of the protective and feeding microhabitat conditions of animals in 9 variables were carried out. The area of the cover was assessed by moss, grassy vegetation, shrub, lying tree trunks, tree branches, stumps and dry trunks. We also considered the total number of underwood, living trees and measured the width of the path within the plots. This study uses the results of quantitative descriptions conducted in 1999 and 2011, i.e. a year after the occurrence of each of the two fires.

We showed that the formation of the number of three sympatric species of rodents at the sites disturbed by fires occurs at different rates. The revealed differences are explained on the one hand by intrapopulation characteristics (types of functioning of local groupings), and on the other hand by the abundance level of species and their biotopical preferences at the initial stages of post-pyrogenic successions of forest biocenoses. The analysis allows us to conclude that pyrogenically transformed forest communities are ecologically unfavorable for the grey-sided vole, but microhabitat conditions are most preferable for the bank vole and small forest mouse at the twice-disturbed site, as evidenced by higher rates of recovery of the numbers of these species, in contrast to biotopes damaged by one fire.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 32 References.

Key words: forest voles; small forest mouse; *Clethrionomys glareolus; Clethrionomys rufocanus*; *Sylvaemus uralensis*; microhabitat; reserve.

Funding: This work was partially supported by the Program of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences “Wildlife” № 12 (Project No 15-12-4-25).

References

1. Sannikov SN. Lesnye pozhary kak faktor preobrazovaniya struktury, vozobnovleniya i evolyutsii biogeotsenozov [Forest fires as a factor of structure transformation, restoration and evolution of biogeocenoses]. *Ekologiya*. 1981;6:23-33. In Russian
2. Sannikov SN, Zakharov AI, Smol'nikova LG, Sannikova NS. Forest fires caused by lightning as an indicator of connections between atmosphere, lithosphere, and biosphere. *Russian Journal of Ecology*. 2010;41(1):1-6. doi: 10.1134/S1067413610010017
3. Shvidenko AZ, Shchepashchenko DG. Climate changes and wildfires in Russia. *Lesovedenie*. 2013;5:50-61. In Russian
4. Kelly LT, Brotons L. Using fire to promote biodiversity. *Science*. 2017;355(6331):1264-1265. doi: 10.1126/science.aam7672
5. Kasatkin MV, Neronov VV. Space usage and reproduction in social voles in semi-desert under recently erased fire factor. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie biologicheskoe = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2005;110(4):92-97. In Russian
6. Shilova SA, Neronov VV, Kasatkin MV, Savinetskaya LE, Tchabovsky AV. Fires at the current stage of evolution of semi-desert in southern Russia: the influence on vegetation and rodent populations. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2007;127(4):372-386. In Russian
7. Lee EJ, Rhim SJ, Son SH, Lee WS. Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices. *Ann. Zool. Fennici*. 2012;49(3):129-138. doi: 10.5735/086.049.0301
8. Zwolak R, Pearson DE, Ortega YK, Crone EE. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment. *Ecology*. 2010;91(4):1124-1131. PMID: 20462126
9. Briani DC, Palma ART, Vieira EM, Henriques RPB. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity & Conservation*. 2004;13(5):1023-1037.
10. Litt AR, Stedl RJ. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands. *Wildlife Monographs*. 2011;176:1-31. doi: 10.1001/WMON.2
11. Lindenmayer DB, MacGregor C, Welsh A, Donnelly C, Crane M, Michael D, Montague-Drake R, Cunningham R, Brown D, Fortescue V, Dexter N, Hudson M, Gill AM. Contrasting mammal responses to vegetation type and fire. *Wildlife Research*. 2008;35(5):395-408. doi: 10.1071/WR07156
12. Shchipanov NA, Shilova SA, Smirin YuM. Struktura i funktsii razlichnykh poseleniy lesnoy myshi (*Apodemus uralensis*) [Structure and functions of different habitats of the forest mouse (*Apodemus uralensis*)].*Uspekhi sovremennoy biologii.* 1997;117(5):624-639. In Russian
13. Shchipanov NA. Nekotorye aspekty populyatsionnoy ustoychivosti melkikh mlekopitayushchikh [Some aspects of population stability of small mammals]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2000;120(1):73-87. In Russian
14. Shchipanov NA. Functional organization of population as an approach to studies of population resistance. Applied aspect (small mammals as examples]. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological Journal*. 2002:81(9):1048-1077. In Russian
15. Griffiths AD, Brook BW. Effect of fire on small mammals: a systematic review. *International Journal Wildland Fire*. 2014;23:1034-1043. doi: 10.1071/WF14026
16. Griffiths AD, Brook BW. Fire impacts recruitment more than survival of small-mammals in a tropical savanna. *Ecosphere*. 2015;6(6):1-22. doi: 10.1890/ES14-00519.1
17. Kirchner BN, Green NS, Sergeant DA, Mink JN, Wilkins KT. Responses of small mammals and vegetation to a prescribed burn in a tallgrass blackland prairie. *Am. Midl. Nat.* 2011;166:112-125.
18. Pastro LA, Dickman CR, Letnic M. Burning for biodiversity or burning biodiversity? Prescribed burn vs. wildfire impacts on plants, lizards, and mammals. *Ecological Applications*. 2011;21(8):3238-3253. doi: 10.1890/10-2351.1
19. Stefano JD, Owen L, Morris R, Duff T, York A. Fire, landscape change and models of small mammal habitat suitability at multiple spatial scales. *Austral Ecology*. 2011;36(6):638-649. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x

20. Kelly LT, Nimmo DG, Spence-Bailey LM, Taylor RS, Watson SJ, Clarke MF, Bennett AF. Managing fire mosaics for small mammal conservation: a landscape perspective. *J. Applied Ecology*. 2012;49:412-421. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x
21. Zwolak R, Pearson DE, Ortega YK, Crone EE. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal. *Can. J. Zool*. 2012;90(1):51-60. doi: 10.1139/z11-111
22. Moreno S, Rouco C. Responses of a small-mammal community to habitat management through controlled burning in a protected Mediterranean area. *Acta Oecologica*. 2013;49:1-4. doi: 10.1016/j.actao.2013.02.001
23. Plavsic MJ. Proximate and ultimate drivers of small-mammal recolonization after fire: microhabitat conditions, rainfall and species traits. *Animal Conservation*. 2014;17:573-582. doi: 10.1111/acv.12124
24. Mowat EJ, Webb JK, Crowther MS. Fire-mediated niche-separation between two sympatric small mammal species. *Austral Ecology*. 2015;40(1):50-59. doi: 10.1111/aec.12166
25. Lindenmayer DB, Blanchard W, MacGregor C, Barton P, Banks SC, Crane M, Michael D, Okada S, Berry L, Florance D, Gill M. Temporal trends in mammal responses to fire reveals the complex effects of fire regime attributes. *Ecological Applications*. 2016;26(2):557-573. doi: 10.1890/15-0575.1
26. Bazhenov YuA. Features of taiga and forest-steppe pine forest mammals of pyrogenic communities in the Eastern Transbaikalia. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):50-61. doi: 10.17223/19988591/33/4 In Russian, English Summary
27. Lukyanova LE. Postcatastrophic successions of a rodent population. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(6):687-694. doi: 10.1134/S1995425515060104
28. Sibgatullin RZ. Nachal'nye etapy pirogennoy suktsessii rastitel'nosti v Visimskom zapovednike [Initial stages of pyrogenic succession of vegetation in the Visimsky Reserve]. In: *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya OOPT Urala.* Materialy nauch.-prakt. konf. [Current state and development prospects of the Ural Protected Area. Proc. Sci. Pract. Conf.]. Larin EG, editor.Yekaterinburg: YIPC Publ.; 2011. pp. 250-253. In Russian
29. Marin YuF. Osnovnye rezul'taty uchetov melkikh mlekopitayushchikh na postoyannykh uchetnykh liniyakh lovushek v Visimskom zapovednike v 1982-2000 gg. [Main results of recording small mammals on permanent trap lines in the Visim Nature Reserve in 1982-2000]. In: *Issledovaniya etalonnykh prirodnykh kompleksov Urala*. Materialy nauch. konf. [Studies of standard natural complexes of the Urals. Proc. of the Sci. Conf.]. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 2001. pp. 337-346. In Russian
30. Bol'shakov VN, Berdyugin KI, Vasil'eva IA, Kuznetsova IA. Mlekopitayushchie Sverdlovskoy oblasti: spravochnik-opredelitel' [Mammals of Sverdlovsk Oblast: Identification guide]. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 2000. 240 p. In Russian
31. Buyal'ska G, Luk'yanov OA, Meshkovska D. Determinanty lokal'nogo prostranstvennogo raspredeleniya chislennosti ostrovnoy populyatsii ryzhey polevki [Determinants of local spatial distribution of the abundance of the red-headed vole island population]. *Ekologiya.* 1995;1:35-45. In Russian
32. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Local distribution of sympatric forest vole species in microhabitats under destabilized and stable conditions. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2008;128(5):541-552. In Russian

Received 08 June 2017; Revised 10 August 2017;
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Lukyanova Larisa E, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Evolution Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 190–198

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.571.1/6
doi: 10.17223/19988591/39/12

В.В. Зуев

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
Новосибирский государственный национальный исследовательский университет, г. Новосибирск, Россия

Систематика секции *Frigidae* (Kusn.) Zuev рода *Dasystephana* Adans. (*Gentianaceae* Juss.) в Сибири

Рассмотрены сибирские виды сложной в систематическом отношении секции Frigidae (Kusn.) Zuev рода Dasystephana Adans.: D. algida (Pall.) Borkh., D. glauca (Pall.) Borkh., D. romanzowii (Ledeb. ex Bunge) Rydb., D. vodopjanovae Zuev. Исследованы таксономические признаки, экологические особенности, ареал. Сделан вывод, что D. romanzowii (Ledeb. ex Bunge) Rydb., принимавшийся рядом авторов в качестве разновидности D. algida (Pall.) Borkh., необходимо рассматривать в качестве самостоятельного вида. Приводится система секции Frigidae (Kusn.) Zuev.

Ключевые слова: *Gentianaceae; Dasystephana; секция Frigidae; диагностические признаки; система.*

Введение

Секция *Frigidae* Kusn. описана Н.И. Кузнецовым в 1894 г. [1] в составе рода *Gentiana* L., в нее он включил 22 вида, из них *Gentiana algida* Pall. он привел для Сибири, а для Восточной Сибири – *G. glauca* Pall. и разновидность *G. algida* Pall. var. *romanzowii* (Ledeb.) Kusn., первоначально описанную К.Ф. Ледебуром в 1829 г. в качестве вида, с о-ва Св. Лаврентия. Основные разногласия между исследователями касались вида, описанного Ледебуром. Н.И. Кузнецов рассматривает его в качестве разновидности var. *romanzowii* (Ledeb.) Kusn. и отмечает отличительные признаки: стебель короткий, цветки одиночные или в числе двух, чашечка цельная, равная 1/3 венчика, с долями продолговатыми, почти равными между собой, венчик почти колокольчатый с долями овальными острыми. В 1952 г. А.А. Гроссгейм во «Флоре СССР» [2] восстанавливает ледебуровский вид и в качестве диагностических признаков этого вида приводит из отмеченных Кузнецовым: цветки одиночные или в числе двух. В настоящее время некоторые ав-

торы принимают точку зрения Кузнецова, например, в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» С.С. Харкевич [3] приводит *Gentiana algida* Pall. и в качестве ее синонима – *G. romanzowii* Ledeb. ex Bunge. А.А. Егорова в «Конспекте флоры арктической Якутии» [4] принимает род *Dasystephana* Adans. и отмечает для Якутии *D. algida* (Pall.) Borkh., но не упоминает *D. romanzowii*.

До 2012 г. *G. romanzowii* Ledeb. ex Bunge в Сибири коллекторами не собирался. В обработке семейства *Gentianaceae* во «Флоре Сибири» [5] секция *Frigidae* (Kusn.) Zuev рассматривается в составе рода *Dasystephana* Adans., включая виды *D. algida* (Pall.) Borkh., *D. vodopjanovae* Zuev, *D. glauca* (Pall.) Borkh. В 2012 г. сотрудница Гербария Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск) Л.В. Кузнецова привезла гербарий и фотографии растений рода *Dasystephana* Adans., собранных в окрестностях пос. Тикси и из бухты Тикси (Республика Саха (Якутия)), которые определены автором как *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb. Вместе с тем встала проблема определения статуса этого таксона: вид это или разновидность?

Материалы и методики исследования

В качестве материала исследования использовались гербарные образцы *D. algida* (Pall.) Borkh. – сокольницы холодной, *D. vodopjanovae* Zuev – с. Водопьяновой, *D. glauca* (Pall.) Borkh. – с. сизой, *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb. – с. Романцова, хранящиеся в крупнейших гербариях России: Ботанического института им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, MW), Главного ботанического сада им. М.В. Цицина РАН (Москва, MHA), Томского государственного университета (Томск, TK), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NS, NSK, USU_440537).

Исследованы образцы растений: *D. algida* – около 400 гербарных листов из различных районов Европы, Сибири, Дальнего Востока; *D. vodopjanovae* – 7 гербарных листов (3 листа с хребта Кодар, 4 листа с хребта Удокан); *D. romanzowii* – 7 гербарных листов (3 листа из окрестностей пос. Тикси, 3 листа из бухты Тикси, 1 гербарный лист с о-ва Св. Лаврентия – типовой материал). Также проводились наблюдения за живыми растениями *D. algida* и *D. vodopjanovae* в природе: в горах Южной Сибири и в Якутии. Для исследованных видов непосредственные наблюдения в природе и фотоматериалы сыграли очень важную роль, поскольку большое диагностическое значение имеет цвет венчика в целом, а также цвет лопастей и промежуточных складок венчика, в гербарии же естественный цвет венчика утрачивается. Вероятно, именно поэтому данные виды не различаются многими авторами.

Методы исследования: сравнительно-морфологический, эколого-географический. В рамках сравнительно-морфологического метода проведен сравнительный анализ особенностей диагностических признаков растений

исследуемой таксономической группы. Изучены качественные (форма, характер, цвет) и количественные (соотношения размеров и пропорции) признаки растений. Проведен эколого-географический анализ: исследованы особенности экологии и ареала представителей рассматриваемой таксономической группы.

Результаты исследования и обсуждение

D. romanzowii и *D. algida* отнесены А.А. Гроссгеймом к ряду *Frigidae* Grossh. с диагностическими признаками: венчик беловатый с фиолетовыми точками и пятнами. Сюда же мы отнесли *D. vodopjanovae*. *D. glauca* среди сибирских видов занимает особое положение и выделена А.А. Гроссгеймом в отдельный ряд *Glaucae* Grossh. с диагностическими признаками: венчик одноцветный темно-синий. Главная задача исследования – установление статуса *D. romanzowii*, которая по признакам сходна с *D. algida* и *D. vodopjanovae*. В ходе исследования были установлены важные диагностические признаки видов ряда *Frigidae* Grossh., а также подтвержден видовой статус *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb.

Рис. 1. *Dasystephana algida* (Pall.) Borkh. Алтайский край, Чарышский р-н, Коргонский хр., верховья р. Сентелек, среди ерника. 02.08.2006. Фото П.А. Косачева
[**Fig. 1.** *Dasystephana algida* (Pall.) Borkh. Altay region, Charyshsky district, Korgon mountain ridge, upper reaches of the Sentelek river, dwarf birch thicket, 02.08.2006. Photo by PA Kosachev]

Рис. 2. *Dasystephana vodopjanovae* Zuev, Читинская обл., хр. Удокан, мохово-лишайниковая тундра. Фото Л.В. Кузнецовой
[**Fig. 2.** *Dasystephana vodopjanovae* Zuev, Chita region, Udokan mountain ridge, moss-lichen tundra. Photo by LV Kuznetsova]

Характер окраски венчика – имеют значение цвет венчика в целом, цвет лопастей и складок:

– *D. algida* – венчик в целом желтоватый или желтый, лопасти венчика зеленые с темно-синими пятнами и точками, складки венчика желтоватые (рис. 1);

– *D. vodopjanovae* – венчик в целом белый, лопасти венчика фиолетовые, складки венчика белые, густо усеянные фиолетовыми штрихами (рис. 2);

– *D. romanzowii* – венчик в целом белый, лопасти венчика фиолетовые, складки венчика чисто белые (рис. 3).

Характер зубцов и степень рассеченности чашечки – признаки чашечки и зубцов имеют очень важное значение в систематике рода Dasystephana Adans.; так, степень рассечения чашечки и характер зубцов – главные признаки при разграничении видов *D. triflora* (Pall.) Borkh. и *D. pneumonanthe* (L.) Zuev; *D. decumbens* (L.fil.) Zuev и *D. dahurica* (Fisch.) Zuev; чашечка может быть слабо (до 1/3) или сильно (более 1/2) рассеченной, зубцы могут быть расставленными или собранными вместе:

– *D. algida* – чашечка глубоко рассеченная с зубцами, собранными вместе (см. рис. 1);

Рис. 3. *Dasystephana romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb.
Республика Саха (Якутия). Окрестности пос. Тикси,
горная тундра. Фото Л.В. Кузнецовой
[**Fig. 3**. *Dasystephana romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb. Republic of Sakha
(Yakutia). Surroundings of Tiksi village, mountain tundra. Photo by LV Kuznetsova]

– *D. vodopjanovae* – чашечка глубоко рассеченная с зубцами, собранными вместе (см. рис. 2);

– *D. romanzowii* – чашечка неглубоко рассеченная, с расставленными зубцами (см. рис. 3).

Экология – по степени увлажненности местообитаний наиболее влаголюбивый *D. romanzowii*, промежуточное положение занимает *D. algida*, наименее влаголюбивый вид *D. vodopjanovae*:

– *D. romanzowii* – луга, болота, торфяники;

– *D. algida* – влажные тундры и альпийские луга;

– *D. vodopjanovae* – мохово-лишайниковые тундры, альпийские луга, заросли кустарников, каменистые берега рек.

Ареал – *D. romanzowii* встречается в арктических районах Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки, *D. algida* – в Европе, южных районах Сибири, Средней Азии, на Дальнем Востоке, в Японии, *D. vodopjanovae*

встречается в Забайкалье (хребты Удокан и Кодар) и на Дальнем Востоке (хребет Дуссе-Алинь).

Таким образом, все три рассмотренных вида достаточно четко различаются по признакам чашечки и венчика, а также экологией и ареалом.

Заключение

В заключение приводим систему сибирских видов секции *Frigidae* (Kusn.) Zuev.

Genus *Dasystephana* Adans. 1763, Fam. Pl., 2: 503. – Genus *Gentiana* L. 1753, Sp. Pl.: 227.

Typus: *Dasystephana asclepiadea* (L.) Borkh.

Sect. *Frigidae* (Kusn.) Zuev 1990, Бот. журн. 75, 9. 1301. – Sect. *Frigidae* Kusn. в Подрод *Eugentiana* Kusnez. рода *Gentiana* Tournefort. СПб, 1894: 100.

Typus: *Dasystephana frigida* (Haenke) Zuev

Ser. *Frigidae* (Grossh.) Zuev comb. nova – Genus *Gentiana* L. Ser. *Frigidae* Grossh. 1952 в Флора СССР, 18: 559.

Typus: *Dasystephana frigida* (Haenke) Zuev

1. *D. algida* (Pall.) Borkh. 1796 in J.J. Roemer, Arch. Bot. 1: 26. – *Gentiana algida* Pall. 1788, Fl. Ross. 2:107. Тип по протологу: «In. summis cacuminibus et jugis nivalibus alpium Sibiriae orientalis, ad Jeniseam, circa Baïcalem, in Dauuria et in Camtschatca… copiose crescit, nunquam in depressis vel declivioribus» (LE).

2. *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydberg 1906 in Bull. Torrey Club 33: 148. – *Gentiana romanzowii* Ledeb. ex Bunge 1829, Mém. Soc. Nat. Mosc. 1, 7: 215. Тип по протологу: «In terra Tschuktschorum ad sinum St. Laurentii! (Chamisso ex Eschscholtz)» (LE).

3. *D. vodopjanovae* Zuev 1997 в Флора Сибири, 11: 66. Тип: «хр. Удокан, верховья правого притока р. Токко, в подгольцовом поясе, 1380 м. абс. выс., на каменистом берегу реки» (NSK).

Ser. *Glaucae* (Grossh.) Zuev comb. nova – Genus *Gentiana* L. Ser. *Glaucae* Grossh. 1952 в Флора СССР, 18: 561.

Typus: *D. glauca* (Pall.) Borkh.

4. *D. glauca* (Pall.) Borkh. 1796 in J.J. Roemer, Arch. Bot. 1: 26. – *Gentiana glauca* Pall. 1788, Fl.Ross. 2: 209. Тип по протологу: «Crescit in summis alpibus Camtschatcae, a latere humido plagam septentrionalem spectante, magna copia, cum Ranunculis alpinis» (LE).

Автор выражает благодарность н.с. Л.В. Кузнецовой, любезно предоставившей гербарий и фотографии D. romanzowii и D. vodopjanovae (Гербарий Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) и канд. биол. наук П.А. Косачеву (кафедра ботаники биологического факультета Алтайского государственного университета, г. Барнаул), предоставившему фотографию D. algida.

Литература

1. Кузнецов Н.И. Подрод *Eugentiana* Kusnez. Рода *Gentiana* Tournefort. СПб. : тип. В. Демакова, 1894. 531 с.
2. Гроссгейм А.А. *Gentianaceae* Dumort. // Флора СССР / ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. XVIII С. 556–561.
3. Харкевич С.С. *Gentianaceae* Dumort. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С.С. Харкевич. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 259–261.
4. Егорова А.А. Конспект флоры арктической Якутии. Сосудистые растения / отв. ред. Е.Г. Николин. Новосибирск : Наука, 2016. 186 с.
5. Зуев В.В. *Gentianaceae* Juss. // Флора Сибири / отв. ред. Л.И. Малышев. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 56–66.

Поступила в редакцию 04.04.2017 г.; повторно 07.06.2017 г.; принята 26.06.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

Зуев Василий Викторович – д-р филос. наук, канд. биол. наук, в.н.с. Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101); доцент кафедры философии Института философии и права, Новосибирский государственный национальный исследовательский университет (Россия, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 1).
E-mail: vasily.zueff@yandex.ru

Zuev VV. Systematics of the section *Frigidae* (Kusn.) Zuev of the genus *Dasystephana* Adans. (*Gentianaceae* Juss.) in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;39:190-198. doi: 10.17223/19988591/39/12 In Russian, English Summary

Vasiliy V. Zuev

[1] *Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*
[2] *Novosibirsk State National Research University, Novosibirsk, Russian Federation*

Systematics of the section *Frigidae* (Kusn.) Zuev of the genus *Dasystephana* Adans. (*Gentianaceae* Juss.) in Siberia

In this paper, Siberian species of the section *Frigidae* (Kusn.) Zuev of the genus *Dasystephana* Adans. (*Gentianaceae* Juss), which are complex from the point of view of systematics (*D. algida* (Pall.) Borkh., *D. glauca* (Pall.) Borkh., *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb., *D. vodopjanovae* Zuev), were reviewed. Their taxonomic characteristics, ecological features, and habitats were investigated. It was concluded that *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb., viewed as a variety of *D. algida* (Pall.) Borkh. by a number of authors, should be considered a separate species.

The following aspects were studied: **The nature of the color of the corolla.** It was established that the color of the corolla, in general, the color of the blades and folds are important; *D. algida* : the corolla is generally yellowish or yellow, the corolla lobes are green with dark blue spots and dots, the folds of the corolla are yellowish; *D. vodopjanovae*: the corolla is generally white, the corolla lobes are violet, the folds of the corolla are white, densely dotted with violet streaks; *D. romanzowii*: the corolla is generally white, the corolla lobes are violet, the folds of the corolla are pure white. **The nature of the teeth and the degree of dissection of the calyx**: features of the calyx and the teeth are very important in the taxonomy of the genus *Dasystephana* Adans.; thus, the degree of dissection of the calyx and the character of teeth are the main characteristics

separating *D. triflora* (Pall.) Borkh. and *D. pneumonanthe* (L.) Zuev; *D. decumbens* (L.fil.) Zuev and *D. dahurica* (Fisch.) Zuev; the calyx can be weakly (1/3) or strongly (more than 1/2) dissected, the teeth can be set apart or gathered together; *D. algida*: the calyx is deeply lobed with teeth gathered together; *D. vodopjanovae*: the calyx is deeply lobed with teeth gathered together; *D. romanzowii*: the calyx is shallowly lobed with teeth set apart. **Ecology:** according to the degree of moisture of the habitats of species, *D. romanzowii* is the most hygrophilous, *D. algida* occupies an intermediate position, and *D. vodopjanovae* is the least hygrophilous species: *D. romanzowii*: meadows, marshes, peatlands; *D. algida*: moist tundra and Alpine meadows; *D. vodopjanovae*: moss-lichen tundra, Alpine meadows, bush thickets, rocky banks of rivers. **Habitat**: *D. romanzowii* is found in Arctic regions of Siberia, the Far East, and North America; *D. algida* is encountered in Europe, southern Siberia, Central Asia, the Far East, and Japan; *D. vodopjanovae* grows in Transbaikalia (Udokan and Kodar mountain ridges) and the Far East (Dusse-Alin mountain range).

In conclusion, the system of Siberian species of the section *Frigidae* (Kusn.) Zuev is given: Genus *Dasystephana* Adans. *Fam. Pl.*, 1763;2:503 - Genus *Gentiana* L., *Sp. Pl.* 1753;227. Typus: *Dasystephana asclepiadea* (L.) Borkh. Sect. *Frigidae* (Kusn.) Zuev, In: *Bot. Journ*. 1990;75(9):1301. - Sect. *Frigidae* Kusn. *Subgenus Eugentiana Kusnez. the genus Gentiana Tournefort.* SPb, 1894;100. Typus: *Dasystephana frigida* (Haenke) Zuev. **Ser. *Frigidae* (Grossh.) Zuev comb. nova -** Genus *Gentiana* L. Ser. *Frigidae* Grossh. In: *Flora of the USSR*. 1952;18:559. Typus: *Dasystephana frigida* (Haenke) Zuev. 1) *D. algida* (Pall.) Borkh., In: JJ Roemer, *Arch. Bot*. 1796;1:26 - *Gentiana algida* Pall. *Fl. Ross.* 1788;2:107. Protologue type: "In. summis cacuminibus nivalibus alpium jugis et Sibiriae orientalis, ad Jeniseam, circa Baïcalem, in Dauuria et in Camtschatca... ...copiose crescit, vel nunquam in depressis declivioribus" (LE). 2) *D. romanzowii* (Ledeb. ex Bunge) Rydb. In: *Bull. Torrey Club*. 1906;33:148. - *Gentiana romanzowii* Ledeb. ex Bunge. In: *Mém. Soc. Nat. Mosc.* 1829;1,7:215. Protologue type: "In terra Tschuktschorum ad sinum St. Laurentii!" (Chamisso ex Eschscholtz) (LE). 3. *D. vodopjanovae* Zuev. In: *Flora of Siberia*. Vol. 11: *Pyrolaceae-Lamiaceae* (*Labiatae*). 1997;66. Type: Udokan Ridge, upper, right tributary of the Tocco river, bald zone of 1380 m. abs. height, on the rocky banks of the river (NSK). **Ser. *Glaucae* (Grossh.) Zuev comb. nova** - Series *Glaucae* Grossh. In: *Flora of the USSR*. 1952;18:561. Typus: *D. glauca* (Pall.) Borkh. 4) *D. glauca* (Pall.) Borkh. In: JJ Roemer, *Arch. Bot*. 1796;1:26 - *Gentiana glauca* Pall. *Fl. Ross.* 1788;2:209 Protologue type: "Crescit in summis alpibus Camtschatcae, a humido plagam latere septentrionalem spectante, magna copia, cum Ranunculis alpinis" (LE).

The article contains 3 Figures and 5 References.

Key words: *Gentianaceae; Dasystephana;* section *Frigidae;* diagnostic signs; system.

Acknowledgment: The author thanks LV Kuznetsova, Researcher, who kindly provided *Dasystephana romanzowii* and *D. vodopjanovae* herbarium and photographs (Herbarium of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone, SB RAS, Yakutsk, Russia) and PA Kosachev, Cand. Sci. (Biol.) (Department of Botany, Faculty of Biology, Altai State University, Barnaul, Russia), who provided a photo of *D. algida*.

References

1. Kuznetsov NI. Podrod *Eugentiana* Kusnez. Roda *Gentiana* Tournefort [Subgenus *Eugentiana* Kusnez. Genus *Gentiana* Tournefort]. Saint Petersburg: V. Demakova Publ.; 1894. 531 p.
2. Grossgeym AA. Gentianaceae Dumort. In: *Flora SSSR.* T. XVIII. [Flora of the USSR. Vol. XVIII]. Shishkin BK and Bobrov EG, editors. Moscow, Leningrad: AN SSSR Publ.; 1952. pp. 556-561.

3. Kharkevich SS. Gentianaceae Dumort. In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka*. T. 7. [Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 7]. Kharkevich SS, editor. Saint Petersburg: Nauka Publ.; 1995. pp. 259-261.
4. Egorova AA. Konspekt flory arkticheskoy Yakutii. Sosudistye rasteniya [Overview of the flora of Arctic Yakutia. Vascular plants]. Nikolin EG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch, Publ.; 2016. 186 p.
5. Zuev VV. Gentianaceae Juss. In: *Flora Sibiri*. T. 11 [Flora of Siberia. Vol. 11]. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch, Publ.; 1997. pp. 56-66.

Received 04 April 2017; Revised 07 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 22 September 2017

Author info:
Zuev Vasiliy V, PhD, Cand. Of Sci. (Biol.), Leading Researcher, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation; Assoc. Prof., Department of Philosophy, Institute of Philosophy and Law, Novosibirsk State National Research University,1 Pirogova Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: vasily.zueff@yandex.ru