

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2019

№ 46

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

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; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR).

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

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

Громыхов Т.И. – отв. редактор (Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, Россия)

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

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

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

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Акимов Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

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

Подписано в печать 19.06.2019 г. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 13,8. Тираж 50 экз. Заказ № 3864. Цена свободная. Дата выхода в свет 27.06.2019 г.

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

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

Founder – Tomsk State University

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

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

Abstracting and Indexing: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR); Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

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

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

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

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

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

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

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

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

Krivova NA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia); **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia);

Krivets SA (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar).

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

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

Passed for printing 19.06.2019. Format 70x108/16. Conventional printed sheets 13.8. Circulation is 50 copies. Orders No 3864. Open price. Date of publication 27.06.2019.

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

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Нестерук (Шипкова) Г.В., Минкина Т.М., Федоров Ю.А., Невидомская Д.Г., Сушкова С.Н., Константинова Е.Ю.** Содержание и распределение Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb в автоморфных почвах Полистовского заповедника 6

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

- Козлов А.В., Куликова А.Х., Селицкая О.В., Уромова И.П.** Устойчивость микробиологической активности дерново-подзолистой почвы в условиях применения диатомита и цеолита 26

БОТАНИКА

- Sumina OI, Koptseva EM.** Seeds distribution at the beginning of disturbed lands colonization: Influence of relief and season..... 48
- Климов А.В., Прошкин Б.В.** Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия..... 64
- Санданов Д.В.** Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России 82

ЗООЛОГИЯ

- Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Стариков В.П., Цыбулин С.М., Жуков В.С.** Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения 115
- Тарасов В.В., Рябицев А.В.** Распространение и численность кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) в Челябинской области..... 135

ЭКОЛОГИЯ

- Никонова Л.Г., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Жмурин В.А., Головацкая Е.А.** Влияние абиотических факторов на разложение опада растений-торфообразователей в инкубационном эксперименте..... 148

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Nesteruk (Shipkova) GV, Minkina TM, Fedorov YuA, Nevidomskaya DG, Sushkova SN, Konstantinova EYu.** The content and distribution of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, and Pb in automorphic soils of Polistovsky Reserve.....6

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

- Kozlov AV, Kulikova AH, Selitskaya OV, Uromova IP.** Stability of microbiological activity of the sod-podsolic soil when applying diatomite and zeolite26

BOTANY

- Sumina OI, Koptseva EM.** Seeds distribution at the beginning of disturbed lands colonization: Influence of relief and season.....48
- Klimov AVI, Proshkin BVI.** Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia64
- Sandanov DV.** Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia.....82

ZOOLOGY

- Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Starikov VP, Tsybulin SM, Zhukov VS.** Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis115
- Tarasov VV, Ryabitsev AV.** Distribution and number of Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in Chelyabinsk Region.....135

ECOLOGY

- Nikonova LG, Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Zhmurin VA, Golovatskaya EA.** Impact of abiotic factors on the decomposition of litter of peat-forming plants in the incubation experiment.....148

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.41

doi: 10.17223/19988591/46/1

**Г.В. Нестерук (Шипкова)¹, Т.М. Минкина², Ю.А. Федоров²,
Д.Г. Невидомская², С.Н. Сушкова², Е.Ю. Константинова³**

¹ Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону, Россия

² Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия

³ Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

Содержание и распределение Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb в автоморфных почвах Полистовского заповедника

Работа выполнена в рамках реализации госзадания ЮНЦ РАН на 2019 г.,
№ гр. проекта 01201363186 и при поддержке проекта № МК-2973.2019.4.

Изучен элементный состав автоморфных почв Полистовского заповедника (Псковская область, Россия) на локальных возвышенных элементах рельефа: бурозёма типичного, ржавозёма типичного, дерново-буро-подзолистого и серогумусовой остаточно-карбонатной почв. Выявлено сильное влияние литологической неоднородности пород на элементный состав, физические свойства почв и процессы почвообразования. Установлены более высокие валовые содержания Fe, Ni, Pb в ржавозёме типичном по сравнению с бурозёмом типичным и серогумусовой остаточно-карбонатной почвой. Выявлена прямая корреляция между валовым содержанием Fe и валовым содержанием Ni, Cu, Zn, Pb. Практически во всех почвах наблюдается возрастание валового содержания Ni, Cu, Zn, Pb от верхних горизонтов к нижним, а в серогумусовой остаточно-карбонатной – уменьшение. Такая дифференциация элементов соответствует профильному изменению содержания физической глины. Наибольшее содержание подвижных форм Mn, Fe, Ni, Pb наблюдается в органогенных горизонтах почв. Содержание подвижных форм Mn в почвах зависит от количества органического вещества. В слабоцелочных горизонтах серогумусовой остаточно-карбонатной почвы происходит увеличение содержания подвижных форм Ni и Mn, в кислых горизонтах бурозёма и дерново-буро-подзолистого почвы – подвижного Fe.

Ключевые слова: микроэлементы; элементный состав почв; бурозём типичный; дерново-буро-подзолистая почва; ржавозём типичный; серогумусовая остаточно-карбонатная почва.

Введение

В связи с возрастающими масштабами воздействия человека на почвенный покров все более актуальным становится вопрос охраны почв. Важную роль в этом играют особо охраняемые природные территории (ООПТ). Ис-

следование содержания микроэлементов в различных компонентах ландшафтов ООПТ имеет большое теоретическое и практическое значение. Характеристики почв эталонных участков служат отправной точкой при мониторинге экологического состояния почвенного покрова, разработке мер по охране почв от загрязнения [1–3]. В настоящее время эталонные участки с ненарушенными почвами можно встретить в пределах некоторых ООПТ, например в Полистовском заповеднике (Псковская область). Этот заповедник занимает часть крупнейшей в Европе Полистово-Ловатской системы верховых болот с ненарушенными природными комплексами, имеющими огромное значение для сохранения живой природы. Широко распространенные на ее территории торфяные залежи служат фильтром для атмосферных осадков, которые через водосбор поступают в реку Неву и Финский залив.

Основная территория Полистовского заповедника занята верховым болотом с множеством озер и малых речек. Внутри болотных массивов распространены минеральные острова. Они представляют собой хорошо дренированные локальные возвышенности, сложенные послеледниковыми моренными отложениями. Уникальность минеральных островов состоит в том, что на этих изолированных образованиях, под лесами из ели, березы и сосны, реже дуба и липы, формируются не типичные для данной местности автоморфные почвы: бурозём типичный, ржавозём типичный, дерново-буро-подзолистая типичная и серогумусовая остаточно-карбонатная почвы.

Известно, что бурозёмы и серогумусовые остаточно-карбонатные почвы – азональные почвы для моренных равнин Северо-Запада России [4–5]. В почвенном покрове исследуемой территории, наряду с дерново-подзолистыми, доминируют дерново-буро-подзолистые почвы. На территории России бурозёмы, дерново-буро-подзолистые и серогумусовые остаточно-карбонатные почвы широко распространены [6]: они формируются под широколиственными и смешанными лесами на элюво-делювии различных по гранулометрическому составу пород. В пределах ООПТ России элементный состав бурозёмов, дерново-карбонатных и других исследуемых почв освещен в работах [7–9].

Аutomорфные почвы Полистовского заповедника остаются малоизученными. Их диагностика и определение классификационного положения до настоящего времени не проводились [10–12]. Выявление факторов накопления и распределения химических элементов в различных типах автоморфных почв Полистовского заповедника остается актуальным вопросом, который рассматривается в данной работе.

Цель настоящего исследования – выявить особенности накопления и распределения валовых и подвижных соединений Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb в различных типах автоморфных почв Полистовского государственного природного заповедника. Данные элементы выбраны по следующим причинам. Mn и Fe являются типоморфными элементами в почвах гумидных ландшафтов [13]. Ni, Cu, Zn представляют собой важнейшие микроэлементы [14], кото-

рые, наряду с Рb, при повышенных концентрациях рассматриваются в качестве опасных загрязняющих веществ почв в практике как российского, так и международного экологического нормирования и мониторинга [15–17].

Материалы и методики исследования

Изученные автоморфные почвы сформированы на хорошо дренированных локальных возвышенностях в пределах системы болотных массивов Полистовского заповедника на территории Псковской области. Использованы профильный и генетический методы исследования. Заложено 5 полно-профильных почвенных разрезов (рис. 1), образцы отобраны из каждого генетического горизонта. Диагностика почв проведена по Классификации почв России [6], международные названия приведены согласно Мировой реферативной базе данных почвенных ресурсов версии 2015 г. [18].

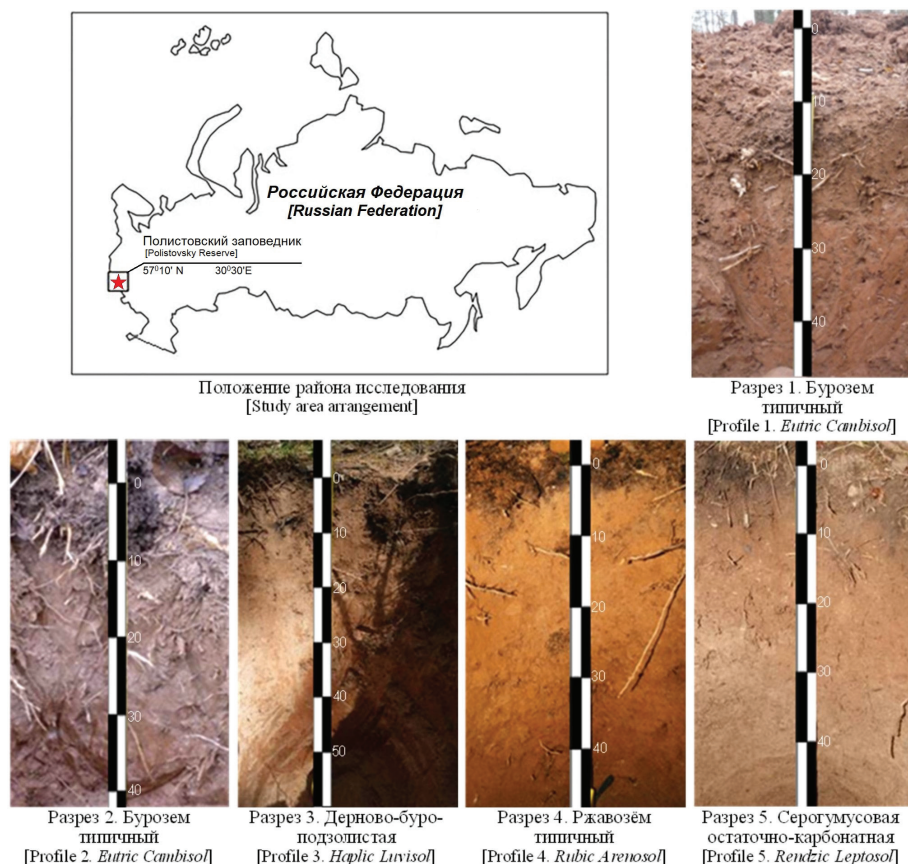


Рис. 1. Карта-схема района исследования и изученные почвенные разрезы.

Автор фото Г.В. Нестерук

[Fig. 1. Schematic map of the survey area and photos of the studied soil profiles. Photos by GV Nesteruk]

Разрезы 1 (57°15'16,60"N, 30°38'7,10"E) и 2 (57°15'16,83"N, 30°38'5,92"E) представлены бурозёмами типичными (*Eutric Cambisols*), расположены на о. Криман в верхней и нижней частях склона соответственно. Почвообразующей породой является моренный суглинок. На склоне распространены дуб, липа, осина, рябина, травяной покров плохо развит, в нижней части появляется багульник болотный. В верхней части склона сформирован маломощный (2 см) лиственный опад, в нижней части – лесная подстилка с большей степенью разложения. Разрез 3 (57°2'54,00"N, 30°25'55,50"E), характеризующий дерново-буро-подзолистую типичную почву (*Haplic Luvisol*), заложен на о. Темный, под ельником кустарниково-травяным (осоки, тростник, ед. *Polytrichum*). Травяной ярус сильно разрежен, мощность подстилки – 2 см. Почвообразующая порода представлена моренным суглинком. На о. Алексеевский на окраине болотного массива разрез 4 (57°6'07,10"N 30°23'30,80"E) вскрыл ржавозём типичный (*Rubic Arenosol*) на моренном суглинке с покровным песком под березо-ельником с рябиной в кустарниковом ярусе и хвощом, тростником, брусникой, багульником в травяно-кустарничковом. Лесная подстилка мощностью 3 см состоит из листьев, ветвей и хвои. Разрез 5 серогумусовой остаточно-карбонатной почвы (*Rendzic Leptosol*) (57°6'55,70" N, 30°26'24,60"E) заложен на о. Чистый под ельником с примесью березы и осины, имеется подрост осины и ели. В кустарниковом ярусе рябина, в травяно-кустарничковом – сныть, костяника, осоки, клевер, земляника и багульник болотный. Подстилка малой мощности и высокой степени разложения. Почвообразующая порода имеет супесчаный состав.

Определены следующие свойства почв: гранулометрический состав методом пипетки Качинского при растирании пробы с пиррофосфатом натрия [19–20], содержание органического углерода – методом бихроматного окисления по И.В. Тюрину, pH солевой и pH водной суспензии – потенциометрическим методом, обменные основания ($\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$) – комплексонометрическим методом, емкость катионного обмена (ЕКО) – аммонийно-ацетатным методом [20–21]. Степень насыщенности почв основаниями (СНО) рассчитана как доля обменных оснований от ЕКО, выраженная в процентах [21].

Валовое содержание Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb определено в воздушно-сухих пробах почв путём рентген-флуоресцентного анализа (РФА) на спектрометре Спектроскан МАКС-GV (Спектрон, Россия). Рассчитаны кларки концентрации (КК), кларки рассеяния (КР) элементов для выявления геохимической неоднородности исследуемых почв (кларки земной коры приняты по [22]). Подвижные (непрочно связанные) формы Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb извлечены из почв с помощью 1 н аммонийно-ацетатного буфера (NH_4Ac) с pH 4,8 при соотношении почва: раствор – 1:10 (время экстракции – 18 ч) [23]. Дальнейшее определение осуществлялось атомно-абсорбционным методом с использованием спектрометра NOVAA300 (Analytik Jena, Германия).

Корреляцию между определенными элементами и основными физико-химическими свойствами изученных почв оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена, рассчитанного с использованием программного пакета StatSoft STATISTICA 10 [24]. Рассматривались статистически значимые значения ($p < 0,05$).

Результаты исследования

Физико-химические свойства изучаемых почв. Некоторые характеристики почв, влияющие на накопление и распределение в них соединений Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb, приведены в табл. 1. Заметна большая опесчаненность и меньшее содержание илистой фракции в серогумусовой остаточно-карбонатной почве и ржавозёме по сравнению с бурозёмом и дерново-буроподзолистой почвой. Процессы оглинивания в горизонтах BM и C бурозёма типичного подтверждаются на макроморфологическом уровне: наблюдается лакировка на гранях педов. На гранях структурных отдельностей горизонта BT и частично C дерново-буро-подзолистой почвы наличие кутан иллювиирования служит диагностическим признаком протекания подзолистого процесса. Содержание физической глины и ила заметно дифференцируется по профилю, что является следствием литологической неоднородности моренных отложений [25]. Почвообразующая и подстилая породы отличаются по гранулометрическому составу [26]. Для бурозёма типичного и дерново-буро-подзолистой почвы установлено увеличение содержания физической глины в горизонтах BM (либо BT) и C в 1,3–2,5 раза по сравнению с вышележащими горизонтами. В горизонтах AY, AB бурозёма типичного и дерново-буро-подзолистой почвы содержание физической глины варьирует от 17 до 26%, в BM (BT), C – от 26 до 41% (см. табл. 1). Ржавозём типичный отличается опесчаненной верхней частью профиля и большей дифференцированностью по содержанию физической глины и ила между почвенными горизонтами и почвообразующей породой, в сравнении с другими почвами. Содержание физической глины в горизонтах BFM и BC – 9–12%, а в C возрастает до 35%, что обусловлено двучленностью отложений. В бурозёме типичном, дерново-буро-подзолистой почве и ржавозёме типичном содержание ила в верхних горизонтах меньше по сравнению с нижними. В серогумусовой остаточно-карбонатной, напротив, наблюдается уменьшение содержания физической глины и ила с глубиной (см. табл. 1).

По значениям pH бурозёмы типичные определены как кислые почвы, в то время как ржавозём типичный – слабокислый и нейтральный, серогумусовая остаточно-карбонатная почва – слабощелочная и щелочная (см. табл. 1). С глубиной значения pH во всех почвах слабо возрастают, кроме ржавозёма типичного, в верхних горизонтах которого наблюдаются максимальные величины pH.

Значения ЕКО серогумусовой остаточно-карбонатной почвы в среднем в 2 раза ниже по сравнению с другими почвами (см. табл. 1). Величины ЕКО

уменьшаются от верхних горизонтов к нижним и возрастают к почвообразующей породе. Сумма обменных оснований выше в ржавозёме типичном и дерново-буро-подзолистой почве типичной по сравнению с серогумусовой остаточно-карбонатной почвой и бурозёмом типичным. СНО бурозёма типичного и дерново-буро-подзолистой почвы минимальна среди исследуемых почв. В серогумусовой остаточно-карбонатной почве СНО всего профиля почвы высокая, что связано со свойствами материнской породы.

Все изученные почвы отличаются регрессивно-аккумулятивным типом распределения органического углерода: повышенное содержание в горизонте АУ и резкое падение в нижележащих горизонтах и почвообразующей породе, что вполне закономерно [9, 27]. Ржавозём типичный характеризуется как максимальным накоплением $C_{\text{орг}}$ в горизонте АУао (см. табл. 1), так и наиболее значительным снижением его содержания с глубиной. Содержание $C_{\text{орг}}$ в горизонте АУ серогумусовой остаточно-карбонатной почвы в 2 раза, а в дерново-буро-подзолистой почве и бурозёмах в 4–7 раз ниже по сравнению с ржавозёмом типичным.

Таблица 1 [Table 1]

Физико-химические свойства автоморфных почв Полистовского заповедника
[Physical and chemical properties of automorphic soils of Polistovsky Reserve]

Горизонт, см [Horizon, cm]	$C_{\text{орг}}$ [C_{org}], %	Ил [Clay, (<1 μm)], %	Физическая глина [Physical clay (<10 μm)], %	pH_{KCl}	ЕКО, смоль(+)/кг [CEC, cmol(+)/kg]	Обменные основания, смоль(+)/кг [Exchangeable bases, cmol(+)/kg]	СНО [BS], %
Разрез 1. Бурозём типичный [Profile 1. <i>Eutric Cambisol</i>]							
О (0–2)	–	–	–	5,0±0,2	22,7±0,9	15,6±2,3	75,0 ±1,1
АУ (2–13)	0,7 ±0,0	1	26	5,1±0,2	13,9±0,0	7,5±2,1	62,5 ±2,0
АВ (13–21)	0,7 ±0,1	4	21	5,7±0,1	10,1±0,2	5,0±1,9	59,5 ±2,0
ВМ (21–39)	0,2 ±0,0	20	36	5,3±0,2	12,8±0,2	8,1±1,8	70,4 ±2,3
С (>39)	0,2 ±0,0	24	40	5,8±0,0	15,1±1,0	11,9±1,1	78,8 ±3,5
Разрез 2. Бурозём типичный [Profile 2. <i>Eutric Cambisol</i>]							
О (0–1,5)	–	–	–	5,0±0,2	28,4±0,7	13,8±0,9	40,9 ±1,5
АУ (1,5–7)	1,3 ±0,2	2	17	4,8±0,2	16,5±0,5	8,1±1,1	45,9 ±1,8
АВ (7–25)	0,5 ±0,1	2	18	5,3±0,2	14,0±0,8	8,8±2,0	57,0 ±1,3

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Гори- зонт, см [Horizon, cm]	C _{орг} [C _{org}], %	Ил [Clay, ($<1\ \mu\text{m}$)], %	Физическая глина [Physical clay ($<10\ \mu\text{m}$)], %	pH _{KCl}	ЕКО, смоль(+)/ кг [CEC, cmol(+)/ kg]	Обменные основания, смоль(+)/кг [Exchangeable bases, cmol(+)/kg]	СНО [BS], %
ВМ (25–40)	0,2 ±0,0	17	32	5,6±0,0	17,5±0,9	11,9±0,7	62,0 ±1,9
С (>40)	0,2 ±0,0	26	38	5,5±0,3	19,2±0,6	15,0±2,1	75,0 ±1,9
Разрез 3. Дерново-буро-подзолистая типичная [Profile 3. <i>Haplic Luvisol</i>]							
AY (2–12)	1,0 ±0,2	5	18	4,6±0,1	21,8±0,5	10,0±3,0	52,1 ±4,0
BEL (12–19)	0,5 ±0,1	5	20	4,7±0,2	18,6±1,3	12,0±0,9	62,8 ±4,2
BT (19–34)	0,3 ±0,1	11	26	4,8±0,1	19,2±2,3	15,4±2,1	80,6 ±1,7
С (>34)	0,2 ±0,1	24	41	5,0±0,1	22,8±0,9	15,0±2,2	83,3 ±1,4
Разрез 4. Ржавозём типичный [Profile 4. <i>Rubic Arenosol</i>]							
О (2–5)	–	–	–	6,7±0,2	20,0±0,9	14,6±2,5	74,8 ±3,2
AYao (5–12)	5,5 ±0,2	0	3	6,2±0,2	19,9±0,6	15,2±2,5	75,6 ±2,5
BFM (12–33)	0,2 ±0,0	1	9	6,0±0,1	18,2±0,7	13,3±0,9	81,6 ±4,3
BC (33–53)	0,2 ±0,0	2	12	5,8±0,2	16,2±0,3	12,5±0,9	78,9 ±2,4
С (>53)	0,2 ±0,0	19	35	5,7±0,1	21,6±0,4	18,8±1,7	86,8 ±4,7
Разрез 5. Серогумусовая остаточно-карбонатная [Profile 5. <i>Rendzic Leptosol</i>]							
AY (2–8)	2,6 ±0,2	3	16	7,0 ±0,1*	17±1,2	16,3±1,9	92,5 ±0,7
AC' _{Ca} (8–14)	0,8 ±0,1	4	14	7,5 0,1*	9,5±1,4	8,2±1,8	91,2 ±1,0
C' _{Ca} (14–34)	0,3 ±0,1	<1	8	7,8 ±0,1*	6,6±1,1	6,2±1,9	94,4 ±1,0
C'' _{Ca} (>34)	0,1 ±0,0	<1	10	8,2 ±0,2*	5,7±1,2	5,6±1,5	98,2 ±0,7

Примечание. ЕКО – ёмкость катионного обмена; СНО – степень насыщенности почв основаниями; * pH_{H₂O}; «–» – данный показатель не определялся.

[Note. CEC - Cation exchange capacity; BS - Base saturation; * pH_{H₂O}; "-" denotes undetermined index].

Валовое содержание Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb в почвах. В ржавозёме типичном по сравнению с другими почвами содержание (Fe, Ni, Cu, Zn, Pb)_{вал} довольно высокое (табл. 2). В ржавозёме типичном валовое содержание Mn варьирует

от 484,3 до 4890,1, Fe – 20720–71820 мг/кг, Ni – 15,3–57,7 мг/кг, Cu – 15,7–61,4 мг/кг, Zn – 30,1–63,3 мг/кг, Pb – 14,0–31,5 мг/кг. В бурозёме типичном и дерново-буро-подзолистой почве наблюдаются близкие значения Mn – 284,9–774,6 мг/кг, Fe – 12250–38010 мг/кг, Ni – 8,5–35,2 мг/кг, Cu – 9,0–35,0 мг/кг, Zn – 25,9–63,2 мг/кг, Pb – 2,3–29,7 мг/кг. В серогумусовой остаточно-карбонатной: Mn – 533,2–2110,0 мг/кг, Fe – 13650–34720 мг/кг, Ni – 19,7–30,8 мг/кг, Cu – 12,8–28,7 мг/кг, Zn – 26,4–43,1 мг/кг, Pb – 6,6–23,4 мг/кг. Полученные данные позволяют построить ряд по убыванию валового содержания элементов в автоморфных почвах Полистовского заповедника: Fe>Mn>Zn>Cu>Ni>Pb.

Изученные почвы характеризуются дифференциацией валового содержания химических элементов по профилю. Концентрации (Fe, Ni, Cu, Zn, Pb)_{вал} в бурозёме типичном, дерново-буро-подзолистой почве и ржавозёме типичном увеличиваются с глубиной, тогда как в серогумусовой остаточно-карбонатной почве, напротив, уменьшаются (см. табл. 2). Максимальные значения Mn_{вал} наблюдаются в горизонтах O и AY (см. табл. 2). Обеднение Mn характерно для опесчаненного горизонта AY ржавозёма типичного и гор. C'_{Ca}, C''_{Ca} серогумусовой остаточно-карбонатной почвы. Уменьшение содержания Mn вниз по профилю бурозёма типичного не столь резкое, как в профилях ржавозёма типичного и серогумусовой остаточно-карбонатной почвы (см. табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Валовое содержание и подвижные формы Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb
в автоморфных почвах Полистовского заповедника, мг/кг**
[The content of total and mobile forms of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn and Pb
in automorphic soils of Polistovsky Reserve (mg·kg⁻¹)]

Горизонт, см [Horizon, cm]	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Pb
Разрез 1. Бурозём типичный [Profile 1. <i>Eutric Cambisol</i>]						
O (0–2)	7,51/694,2	2,02/14700	0,36/8,5	0,27/10,3	0,96/33,0	0,54/6,9
AY (2–13)	6,48/725,6	3,47/17220	0,33/13,3	0,47/16,3	1,37/37,8	0,35/4,5
AB (13–21)	3,62/454,4	3,34/17360	0,10/10,2	0,11/9,4	1,64/37,7	0,32/3,9
BM (21–39)	1,28/328,4	2,09/31290	0,24/24,4	0,40/23,7	1,39/59,2	0,23/2,3
C (>39)	1,13/348,8	1,72/34860	0,30/33,0	0,27/28,1	3,47/63,2	0,45/11,7
Разрез 2. Бурозём типичный [Profile 2. <i>Eutric Cambisol</i>]						
O (0–1,5)	7,51/774,6	12,11/14980	0,34/8,8	0,11/9,0	0,69/35,9	1,00/9,4
AY (1,5–7)	5,11/328,2	8,59/12250	0,26/11,5	0,26/10,9	1,43/25,9	0,59/13,4
AB (7–25)	2,15/370,1	2,28/13650	0,22/19,4	0,22/17,7	0,82/27,2	1,04/12,8
BM (25–40)	1,57/414,2	3,66/25340	0,27/23,7	0,37/23,2	1,23/49,1	0,39/15,6
C (>40)	1,57/475,7	7,62/36680	0,25/31,2	0,41/35,0	0,86/58,8	0,71/14,3
Разрез 3. Дерново-буро-подзолистая типичная [Profile 3. <i>Haplic Luvisol</i>]						
AY (2–12)	1,79/361,9	10,79/14210	0,29/20,4	0,16/23,9	0,68/38,1	0,67/6,8
BEL (12–19)	2,14/398,3	4,56/14420	0,38/22,1	0,38/21,7	0,59/38,3	0,63/9,2

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Горизонт, см [Horizon, cm]	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Pb
BT (19–34)	1,70/406,6	5,87/18200	0,72/20,3	0,25/20,2	0,70/45,7	0,52/15,3
C (>34)	1,13/284,9	16,26/38010	0,86/35,2	0,33/33,1	0,74/55,2	0,51/29,7
Разрез 4. Ржавозём типичный [Profile 4. <i>Rubic Arenosol</i>]						
O (2–5)	58,73/4890,9	0,90/55090	0,42/38,8	0,11/15,7	1,12/62,9	1,45/16,9
AYao (5–12)	15,01/484,3	0,53/20720	0,29/15,3	0,23/17,2	0,55/30,1	0,90/14,0
BFM (12–33)	6,84/1326,9	8,13/28910	0,94/21,7	0,18/23,1	0,46/31,1	1,43/18,6
BC (33–53)	7,78/921,6	1,59/33810	0,44/27,7	0,11/29,9	1,00/50,4	0,30/20,0
C (>53)	5,33/1231,7	1,68/71820	0,91/57,7	0,22/61,4	1,36/63,3	1,23/31,5
Разрез 5. Серогумусовая остаточно-карбонатная [Profile 5. <i>Rendzic Leptosol</i>]						
AY (2–8)	10,85/2000,0	2,29/33250	1,48/30,8	1,00/28,7	4,31/43,1	1,45/23,4
AC'Ca (8–14)	11,70/2110,0	0,94/34720	1,23/25,3	0,37/27,8	0,43/42,5	0,49/6,6
C'Ca (14–34)	10,15/824,1	1,44/20720	1,83/19,7	1,29/12,8	1,32/40,2	0,64/16,6
C''Ca (>34)	5,78/533,2	2,79/13650	1,02/24,3	0,42/26,5	1,03/26,4	0,30/6,6

Примечание. Перед чертой – содержание подвижных форм, за чертой – валовое содержание.
[Note. Before the slash - The content of mobile forms, beyond the slash - The total content of elements].

Согласно рассчитанным значениям КК и КР (табл. 3) во всех исследованных почвах имеется тенденция к накоплению $Pb_{вал}$ и $Cu_{вал}$. В серогумусовой остаточно-карбонатной почве аккумулируется $Mn_{вал}$, что связано с низкой интенсивностью миграции данного элемента в щелочной среде. В ржавозёме типичном накапливается $Fe_{вал}$. Происходит рассеяние $Ni_{вал}$ и $Zn_{вал}$ в изучаемых почвах, $Fe_{вал}$ – в бурозёме типичном, серогумусовой остаточно-карбонатной и $Mn_{вал}$ – в бурозёме типичном.

Таблица 3 [Table 3]

Ряды концентрации и рассеяния элементов в автоморфных почвах
Полистовского заповедника
[Consequences of elemental concentrations in automorphic soils of Polistovsky Reserve]

Почва [Soil]	Кларки концентрации (КК) [Clarkes of concentration]	Кларки рассеяния (КР) [Clarkes of dispersion]
Бурозём типичный [<i>Cambisol Eutric</i>] и дерново-буро-подзолистая типичная [<i>Luvisol Haplic</i>]	$Pb_{1,0}Cu_{1,0}$	$Zn_{1,2}Fe_{1,8}Mn_{1,9}Ni_{2,0}$
Ржавозём типичный [<i>Arenosol Cambic</i>]	$Pb_{2,0}Cu_{1,5}Fe_{1,1}Mn_{1,1}$	$Zn_{1,1}Ni_{1,2}$
Серогумусовая остаточно-карбонатная [<i>Leptosol Rendzic</i>]	$Mn_{1,6}Pb_{1,3}Cu_{1,2}$	$Zn_{1,3}Fe_{1,5}Ni_{1,6}$

Подвижные формы Mn, Fe, Ni, Cu, Zn и Pb в почвах. Исследуемые автоморфные почвы характеризуются низким содержанием $Cu_{подв}$ и $Pb_{подв}$ и высо-

ким содержанием $Mn_{\text{подв}}$ (м. табл. 2). В буроземе типичном отмечаются минимальные содержания $Pb_{\text{подв}}$ в ржавозёме типичном – $Cu_{\text{подв}}$. В ржавозёме типичном величины $Mn_{\text{подв}}$ возрастают (5,33–58,73 мг/кг). Содержания $Cu_{\text{подв}}$ в серогумусовой остаточно-карбонатной выше по сравнению с изученными ржавозёмами и дерново-буро-подзолистыми почвами, что согласуется с данными других исследователей [28]. Содержание $Fe_{\text{подв}}$ в буроземах типичных выше, чем в ржавозёме типичном и серогумусовой остаточно-карбонатной почве. В целом подвижные формы элементов в почвах формируют ряд по убыванию содержаний: $Mn > Fe > Zn > Pb > Ni > Cu$.

Доля подвижных форм элементов от их валового содержания минимальна для Fe (0,002–0,08%), особенно в серогумусовой остаточно-карбонатной почве (0,003–0,02%); для Mn в среднем составляет 0,3–1,6%, для Ni, Cu, Zn и Pb – возрастает до 0,8–10,7%.

Во всех исследуемых почвах наблюдается аккумулятивный тип распределения $Mn_{\text{подв}}$, а именно уменьшение содержания с глубиной (табл. 2). Отмечается элювиально-иллювиальное распределение $Fe_{\text{подв}}$ в бурозёмах типичных, дерново-буро-подзолистой и серогумусовой остаточно-карбонатной почвах, выраженное в снижении содержания от горизонтов O и AY к срединным горизонтам с последующим увеличением в почвообразующей породе. В ржавозёме типичном повышенные значения $Fe_{\text{подв}}$ обнаружены в железисто-метаморфическом горизонте. Во всех почвах распределение (Ni, Cu, Zn)_{подв} от равномерного до выноса в нижние горизонты в кислой среде или песчаных горизонтах. Содержание $Pb_{\text{подв}}$ во всех почвах слабо уменьшается с глубиной.

Обсуждение результатов исследования

Более высокое валовое содержание рассматриваемых элементов наблюдается в дерново-буро-подзолистой почве, что объясняется особенностями состава почвообразующих пород. Во всех изученных почвах наблюдается положительная корреляция содержания Mn, обменных оснований и органического углерода. Профильная дифференциация содержания элементов наиболее выражена в опесчаненных почвах. Валовое содержание большинства элементов в нижних горизонтах бурозёмов типичных и дерново-буро-подзолистой почве выше по сравнению с верхними горизонтами, что согласуется с изменением гранулометрического состава. При этом повышенное валовое содержание большинства элементов в гор. O наблюдается в ржавозёме типичном. В серогумусовой остаточно-карбонатной почве содержание элементов уменьшается от верхних горизонтов к нижним. Для подвижных форм большинства элементов в исследуемых почвах установлено увеличение их содержания по профилю.

Для оценки взаимосвязи между физико-химическими свойствами почв и содержанием элементов рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (табл. 4).

Таблица 4 [Table 4]

**Коэффициенты корреляции Спирмена между содержанием
Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Pb и почвенными свойствами
[Spearman's Rank Order Correlations between the content
of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Pb and soil properties]**

Параметры [Parameters]		Подвижные формы [Mobile forms]						Валовое содержание [Total content]					
		Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Pb	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Pb
Свойства [Properties]	Ил [Clay]	-0,8	0,3	-0,3	0,0	0,2	-0,1	-0,5	0,5	0,6	0,5	0,8	0,0
	Физ. глина [Physical clay]	-0,9	0,3	-0,4	0,1	0,3	-0,2	-0,5	0,4	0,4	0,4	0,7	0,0
	pH	0,5	-0,7	0,5	0,2	0,2	0,1	0,6	0,4	0,4	0,2	0,1	0,2
	ЕКО [CEC]	-0,1	0,3	0,0	-0,4	-0,4	0,5	0,0	0,2	0,0	0,0	0,2	0,4
	Обменные основания [Exchange- able bases]	0,1	0,0	0,2	-0,2	-0,2	0,6	0,2	0,5	0,3	0,3	0,3	0,6
	СНО [BS]	0,3	-0,4	0,8	0,4	0,0	0,1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,5
	C _{орг} [C _{орг}]	0,5	-0,1	-0,1	-0,1	0,0	0,3	0,1	-0,4	-0,6	-0,5	-0,5	-0,2
Под- вижные формы [Mobile forms]	Mn		-0,5	0,5	-0,1	-0,2	0,4	0,8	0,0	-0,2	-0,3	-0,3	0,1
	Fe			-0,2	0,0	-0,2	0,0	-0,5	-0,3	-0,2	0,0	-0,2	0,0
	Ni				0,3	-0,2	0,2	0,6	0,3	0,3	0,3	0,1	0,4
	Cu					0,3	-0,2	-0,1	0,0	0,1	0,2	0,1	-0,1
	Zn						-0,2	-0,1	0,1	0,1	0,0	0,3	0,0
	Pb							0,4	0,1	0,1	-0,1	-0,1	0,5
Валовое содер- жание [Total content]	Mn								0,3	0,2	0,0	0,1	0,3
	Fe									0,8	0,6	0,8	0,5
	Ni										0,8	0,8	0,5
	Cu											0,6	0,4
	Zn												0,4

Примечание. ЕКО – емкость катионного обмена, СНО – степень насыщенности основаниями. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($p < 0,05$).

[Note. CEC - Cation exchange capacity, BS - Base saturation. Statistically significant values are in bold ($p < 0.05$)).

Содержание ила прямо коррелирует с содержанием (Fe, Ni, Cu, Zn)_{вал}, вместе с тем, наблюдается обратная зависимость с содержанием Mn_{вал} и Mn_{подв} (см. табл. 4). Увеличение доли физической глины приводит к увеличению Zn_{вал} и уменьшению Mn_{вал} и Mn_{подв}. Повышенные содержания (Mn, Ni)_{подв} и Mn_{вал} наблюдаются в щелочных условиях, например, в серогумусовой остаточно-карбонатной почве, тогда как Fe_{подв} – в кислых почвах, таких как дерново-буро-подзолистая типичная. Важным фактором, определяющим интенсивность миграции элементов, является степень насыщенности основаниями [29]. При увеличении значений СНО возрастает концентрация Ni_{подв} и (Mn, Fe, Ni, Cu, Pb)_{вал}. Установлена прямая связь между содержанием органического углерода и Mn_{подв}, обратная связь – с (Ni, Cu, Zn)_{вал}. Содержания подвижных форм и валовое содержание некоторых элементов тесно связаны между собой (см. табл. 4). Отмечается тесная положительная связь между (Ni, Cu, Zn, Pb)_{вал} с Fe_{вал}.

Вариации величин КК Pb (1,0–2,0), Cu (1,0–1,5) и КР Zn (1,1–1,3), Ni (1,2–2,0) в автоморфных почвах Полистовского заповедника связаны с разнообразием почвообразующих пород и особенностями их химического состава. Полученные результаты согласуются с данными других исследователей [30–32] для схожих условий в районах распространения моренных и водно-ледниковых отложений. Значения КР также различаются в исследуемых почвах: Fe_вал в бурозёме типичном (1,8) и серогумусовой остаточно-карбонатной почве (1,5), Mn_вал в бурозёме типичном (1,9).

Выводы

Исследованы автоморфные почвы Полистовского заповедника, сформированные на различных по физическим свойствам и химическому составу моренных отложениях: бурозёмы типичные, дерново-буро-подзолистые, серогумусовые остаточно-карбонатные и ржавозёмы типичные. Установлено, что литологическая неоднородность почвообразующих пород определяет уровни содержания Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Pb в изучаемых почвах.

Валовое содержание Fe, Ni и Pb выше в ржавозёме типичном (42900; 32,2 и 20,2 мг/кг соответственно) по сравнению с бурозёмом типичным (21700, 18,4 и 9,5 мг/кг соответственно) и серогумусовой остаточно-карбонатной почвой (25600; 25,0 и 13,3 мг/кг соответственно). По профилю дерново-буро-подзолистой почвы и ржавозёма типичного валовое содержание элементов увеличивается, а в серогумусовой остаточно-карбонатной – уменьшается, находясь в прямой зависимости от содержания физической глины в почве. Валовое содержание Mn во всех почвах снижается вниз по профилю, прямо пропорционально уменьшению содержания гумуса. Установлен ряд по уменьшению валового содержания элементов в автоморфных почвах: Fe>Mn>Zn>Ni>Cu>Pb.

Доля подвижных форм относительно валовой концентрации минимальна для Fe (0,002–0,08%), особенно в серогумусовой остаточно-карбонатной почве (0,003–0,02%), для остальных элементов она составляет от 0,3 до 10,7%. Установлен ряд содержаний подвижных форм элементов в автоморфных почвах: Mn>Fe>Zn>Pb>Ni>Cu.

Отмечается увеличение валового содержания Fe, Ni, Cu и Zn с возрастанием доли илстых частиц в почве. Аккумуляция Mn характерна для опесчаненных горизонтов с высоким содержанием гумуса. Высокие значения pH приводят к накоплению подвижных форм Ni и Mn, повышению валового содержания Mn, а низкие – к накоплению подвижных форм Fe. В органогенных горизонтах изученных почв наблюдаются максимальные содержания подвижных форм Mn, Fe, Ni и Pb, тогда как в нижних минеральных горизонтах (кроме дерновой остаточно-карбонатной) выявлены повышенные валовые содержания Fe, Ni, Cu, Zn и Pb. Установлена тесная корреляция между валовым содержанием Fe и Ni, Cu, Zn, Pb.

Литература

1. Герасимова М.И., Богданова М.Д., Никитин Е.Д. Географо-генетические аспекты Красной книги почв России // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2014. № 2. С. 3–8.
2. Mazurek R., Kowalska J.B., Gąsiorek M., Zadrożny P., Wieczorek J. Pollution indices as comprehensive tools for evaluation of the accumulation and provenance of potentially toxic elements in soils in Ojców National Park // Journal of Geochemical Exploration. 2019. Vol. 201. PP. 13–30. doi: [10.1016/j.gexplo.2019.03.001](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2019.03.001).
3. Timofeeva Y.O., Kosheleva Y., Semal V., Burdukovskii M. Origin, baseline contents, and vertical distribution of selected trace lithophile elements in soils from nature reserves, Russian Far East // Journal of Soils and Sediments. 2018. Vol. 18, № 3. PP. 968–982. doi: [10.1007/s11368-017-1847-5](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1847-5).
4. Зонн С.В. Общие географические предпосылки // Буроземообразование и псевдоподзоливание в почвах Русской равнины / под ред. С.В. Зонна. М. : Наука, 1974. С. 82–83.
5. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Особенности формирования почв и почвенного покрова Карело-Кольского региона // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 12. С. 39–51. doi: [10.17076/eco358](https://doi.org/10.17076/eco358).
6. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
7. Еремченко О.З., Шестаков И.Е., Чирков Ф.В., Филькин Т.Г. Дерново-карбонатные почвы Пермского края как объекты особой охраны // Фундаментальные исследования. 2008. № 7. С. 72–73.
8. Абакумов Е.В., Гагарина Э.И., Исакадзе А.С. Эволюционно-генетические аспекты почвообразования в горной части Жигулевского заповедника // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Специальный выпуск: Актуальные проблемы экологии. 2004. № 3. С. 57–71.
9. Самофалова И.А., Рогова О.Б., Лузянина О.А., Савичев А.Т. Геохимические особенности распределения макроэлементов в почвах ненарушенных ландшафтов Среднего Урала (на примере заповедника «Басеги») // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2016. № 85. С. 56–76. doi: [10.19047/0136-1694-2016-85-57-76](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2016-85-57-76).
10. Федоров Ю.А., Минкина Т.М., Шипкова Г.В. Тяжелые металлы в ландшафтах верховых болот Псковской области // География и природные ресурсы. 2017. № 2. С. 46–55. doi: [10.21782/GiPR0206-1619-2017-2\(46-55\)](https://doi.org/10.21782/GiPR0206-1619-2017-2(46-55)).
11. Shipkova G.V., Minkina T.M., Fedorov Yu.A., Goncharova L.Yu., Sherstnev A.K., Mandzhieva S.S. Accumulation and distribution features of micro- and macroelements in Luvisols of plain and mountainous regions // Journal of Geochemical Exploration. 2018. Vol. 184, Pt B. PP. 394–399. doi: [10.1016/j.gexplo.2016.09.004](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2016.09.004).
12. Шипкова Г.В., Минкина Т.М., Федоров Ю.А. Особенности накопления тяжелых металлов в почвах и растениях ландшафтов верховых болот Псковской области // Биогеохимия химических элементов и соединений в природных средах : материалы II Международной школы-семинара молодых исследователей, посвященной памяти профессора В.Б. Ильина (Тюмень, 16–20 мая 2016 г.) / под ред. В.А. Боева, А.И. Сысо, В.Ю. Хорошавина. Тюмень : Издательство Тюменского государственного университета, 2016. С. 315–318.
13. Водяницкий Ю.Н. Соединения железа и их роль в охране почв. М. : ГНУ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева Россельхозакадемии», 2010. 155 с.
14. Alloway B.J. Heavy Metals and Metalloids as Micronutrients for Plants and Animals // Heavy Metals in Soils. Environmental Pollution, vol 22. / B.J. Alloway (ed.) Dordrecht: Springer, 2013. PP. 195–209. doi: [10.1007/978-94-007-4470-7_7](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4470-7_7).

15. Водяницкий Ю.Н. Нормативы содержания тяжелых металлов и металлоидов в почвах // Почвоведение. 2012. № 3. С. 368–375.
16. Swartjes F.A., Rutgers M., Lijzen J.P.A., Janssen P.J.C.M., Otte P.F., Wintersen A., Brand E., Posthuma L. State of the art of contaminated site management in The Netherlands: Policy framework and risk assessment tools // Science of The Total Environment. 2012. Vol. 427–248. PP. 1–10. doi: [10.1016/j.scitotenv.2012.02.078](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.078).
17. Antoniadis V., Shaheen S.M., Levizou E., Shahid M., Niazi N.K., Vithanage M., Ok Y.S., Bolan N., Rinklebe J. A critical prospective analysis of the potential toxicity of trace element regulation limits in soils worldwide: Are they protective concerning health risk assessment? - A review // Environment International. 2019. Vol. 127. PP. 819–847. doi: [10.1016/j.envint.2019.03.039](https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.03.039).
18. IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2015. 192 p.
19. Katschinski N.A. Die mechanische Bodenanalyse und die Klassifikation der Boden nach ihrer mechanischen Zusammensetzung // Rapports au Sixieme Congres International de la Science du Sol. Vol. B. Paris : Laboureur et Cie, 1956. pp. 321–327. URL: https://iuss.boku.ac.at/files/vi_e_congres_international_de_la_science_du_sol_volume_b_paris_1956_compressed.pdf (дата обращения: 26.04.2019).
20. Soil Survey Laboratory Information Manual. Soil Survey Investigations Report No. 45, Version 2.0 / Burt R. (ed.). Lincoln : U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, 2011. 506 p.
21. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
22. Виноградов А.П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М. : Изд-во Академии наук СССР, 1957. 237 с.
23. Motuzova G.V., Minkina T.M., Karpova E.A., Barsova N.U., Mandzhieva S.S. Soil contamination with heavy metals as a potential and real risk to the environment // Journal of Geochemical Exploration. 2014. Vol. 144, Pt B. PP. 241–246. doi: [10.1016/j.gexplo.2014.01.026](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2014.01.026).
24. de Sá J.P.M. Applied Statistics Using SPSS, STATISTICA, MATLAB and R. Second Edition. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. 505 p. doi: [10.1007/978-3-540-71972-4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-71972-4).
25. Kacprzak A., Derkowski A. Cambisols developed from cover-beds in the Pieniny Mts. (southern Poland) and their mineral composition // CATENA. 2007. Vol. 71, № 2. PP. 292–297. doi: [10.1016/j.catena.2007.01.004](https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.01.004).
26. Даниловский И.В. Геологическое строение бассейна р. Ловать в пределах 27-го листа 10-верстной геологической карты // Труды Главного геологоразведочного управления ВСНХ СССР. 1931. Вып. 125. С. 49–56.
27. Латышева Л.А. Влияние антропогенной трансформации лесной растительности на динамику содержания и состава гумуса в буроземах островных территорий юга Приморья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 23–32. doi: [10.17223/19988591/26/2](https://doi.org/10.17223/19988591/26/2).
28. Wójcikowska-Kapusta A., Niemczuk B. Copper speciation in different-type soil profiles // Journal of Elementology. 2009. Vol. 14, № 4. PP. 815–824. doi: [10.5601/jelem.2009.14.4.815-824](https://doi.org/10.5601/jelem.2009.14.4.815-824).
29. Lafuente A.L., González C., Quintana J.R., Vázquez A., Romero A. Mobility of heavy metals in poorly developed carbonate soils in the Mediterranean region // Geoderma. 2008. Vol. 145, № 3–4. PP. 238–244. doi: [10.1016/j.geoderma.2008.03.012](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.03.012).
30. Гагарина Э.И., Соколова Т.А., Сухачева Е.Ю. Глинистые минералы в слабоподзоленных почвах абрадированных моренных равнин Северо-Запада России // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2014. № 4. С. 3–12.

31. Chojnicki J., Kwasowski W., Piotrowski M., Oktaba L., Kondras M. Trace elements in arable Cambisols and Luvisols developed from boulder loam and fluvioglacial sands of the Skierniewicka Upland (central Poland) // Soil Science Annual. 2015. Vol. 66, № 4. PP. 198–203. doi: [10.1515/ssa-2015-0037](https://doi.org/10.1515/ssa-2015-0037).
32. Świtoniak M., Mroczek P., Bednarek R. Luvisols or Cambisols? Micromorphological study of soil truncation in young morainic landscapes - Case study: Brodnica and Chełmno Lake Districts (North Poland) // CATENA. 2016. Vol. 137. PP. 583–595. doi: [10.1016/j.catena.2014.09.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.09.005).

*Поступила в редакцию 22.06.2017 г.; повторно 11.05.2018 г. и 23.05.2019 г.;
принята 29.05.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.*

Авторский коллектив:

Нестерук (Шипкова) Галина Владимировна – н.с. лаборатории палеогеографии, отдел Океанологии и географии, Южный научный центр РАН (Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41).
ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-2473-8806>

E-mail: galina_shipkova@mail.ru

Минкина Татьяна Михайловна – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой почвоведения и оценки земельных ресурсов, Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Иванковского, Южный федеральный университет (Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая 105).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-2473-8806>

E-mail: tminkina@mail.ru

Федоров Юрий Александрович – д-р геогр. наук, профессор, зав. кафедрой физической географии, экологии и охраны природы, Институт наук о Земле, Южный федеральный университет (Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая 105).

E-mail: fed29@mail.ru

Невидомская Дина Георгиевна – канд. биол. наук, в.н.с. кафедры почвоведения и оценки земельных ресурсов, Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Иванковского, Южный федеральный университет (Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая 105).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-0138-4443>

E-mail: dnevidomskaya@mail.ru

Сушкова Светлана Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с., НИИ биологии, Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Иванковского, Южный федеральный университет (Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая 105).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3470-9627>

E-mail: terra_rossa@mail.ru

Константинова Елизавета Юрьевна – аспирант кафедры геоэкологии, Институт наук о Земле, Тюменский государственный университет (625002, г. Тюмень, ул. Осипенко, 2).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

For citation: Nesteruk (Shipkova) GV, Minkina TM, Fedorov YuA, Nevidomskaya DG, Sushkova SN, Konstantinova EYu. The content and distribution of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, and Pb in automorphic soils of Polistovsky Reserve. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:6-25. doi: [10.17223/19988591/46/1](https://doi.org/10.17223/19988591/46/1). In Russian, English Summary

Galina V. Nesteruk (Shipkova)¹, Tatiana M. Minkina², Yuriy A. Fedorov²,
Dina G. Nevidomskaya², Svetlana N. Sushkova², Elizaveta Yu. Konstantinova³

¹ Southern Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation

² Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

³ University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation

The content and distribution of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, and Pb in automorphic soils of Polistovsky Reserve

The intensive human impact on the environment leads to a significant change in the components of landscapes, in general, as well as the soil cover in particular. Currently, areas with undisturbed soils are mainly preserved within specially protected natural areas. The characteristics of reference soils serve as a starting point for environmental monitoring. One of these objects is Polistovsky Reserve in Pskov region, created to protect the upper marshes. On the territory of the reserve among the wetlands, unique landscapes are present, i.e. mineral islands, formed by postglacial morainic deposits, not buried under a layer of peat, on which soils, that are unusual for the given terrain, developed under mixed forests. Automorphic soils, formed within the boundaries of these isolated formations, remain poorly understood. The relevance of the presented research is due to the importance of mineral island soils as one of the key components of the natural systems of the Polistovo-Lovatsky bog massif. Data on the composition and properties of autonomous soils can be used in the planning of environmental protection measures, as well as to predict their stability in the intensification of anthropogenic impact. The aim of this research is to identify accumulation and distribution of total content and mobile forms of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, and Pb in various types of automorphic soils in Polistovsky State Nature Reserve.

The automorphic soils of Polistovsky Reserve (57°10'N, 30°30'E), formed within the mineral islands, were investigated: *Eutric Cambisol*, *Haplic Luvisol*, *Rendzic Leptosol* and *Rubic Arenosol* (See Fig. 1). We studied soils using profile and genetic methods based on the Classification and Diagnostics of Russian Soils (Shishov LL et al., 2004). International names are given according to the World Reference Base of Soil Resources, version 2015 (IUSS Working Group WRB, 2015). The following soil properties were determined: particle size fractions by pipet analysis (Katschinski NA, 1956, Burt R, 2011), organic carbon content by bichromate oxidation method according to IV Tyurin, exchangeable bases by complexometric method, cation exchange capacity by ammonium acetate method, KCl pH and pH of aqueous suspension by potentiometric method (Vorobeva LA, 2006; Burt R, 2011). The total content of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn and Pb was determined by X-ray fluorescence analysis using a spectrometer Spectroscan MAX-GV "Spectron" (Russia), and the content of mobile forms extracted from the soil by ammonium acetate buffer (Motuzova GV et al., 2014) was determined by atomic absorption using a spectrometer NOVAA300 "Analytik Jena" (Germany). Clarkes of concentration and Clarkes of dispersion of elements in the studied soils were calculated relative to the clarkes of elements in the soils according to AP Vinogradov (1957). A correlation analysis was carried out to evaluate the relationship between the physical and chemical properties of soils and the content of elements with the calculation of Spearman's rank order correlation coefficient.

In this research, we found out that the lithological heterogeneity of the soil-forming rocks of mineral islands leads to a significant differentiation of soils both by morphological features and by physicochemical properties. *Eutric Cambisols* form on moraine loams on the slopes under oak forests with thin grass cover, while *Haplic*

Luvisols are characteristic of spruce forests. *Rubic Arenosols* are common in binomial deposits under a mixed birch and spruce forest. *Rendzic Leptosols* are confined to sandy sediments. The considered soils are quite different in a range of parameters (See Table 1). The typical differentiation of the profile according to the content of physical clay is characteristic of *Eutric Cambisols* and *Haplic Luvisols*. In terms of pH values, *Eutric Cambisols* and *Haplic Luvisols* are defined as acidic soils, *Rubic Arenosols* are slightly acidic or neutral, and *Rendzic Leptosols* are slightly or moderately alkaline. The organic carbon content in the horizon AY of *Rendzic Leptosols* is 2 times lower, while in *Eutric Cambisols* and *Haplic Luvisols* it is 4-7 times lower than in *Rubic Arenosols*. The studied soils are differentiated by the content and profile distribution of elements (See Table 2). With the depths, the total content of elements in *Haplic Luvisols* and *Rubic Arenosol* increases, while in *Rendzic Leptosol* it decreases. It was established that the total content of elements in automorphic soils was reduced in the following order: Fe > Mn > Zn > Ni > Cu > Pb. The proportion of mobile forms relative to the total content was minimal for Fe (0.002-0.08%), especially in *Rendzic Leptosols* (0.003-0.02%), for other elements it varied from 0.3 to 10.7%. The total content of Ni, Pb and Fe is higher in *Rubic Arenosols* than in a *Haplic Luvisols* and *Rendzic Leptosols* (See Table 3). The chemical composition and physical properties of moraine deposits determine the conditions for migration and accumulation of elements (See Table 4). An increase in the total content of Ni, Cu, Zn, and Fe is linked with an increase in the proportion of silty particles in the soils; their maximum values are noted in the lower horizons of the soil. Mn accumulation was observed in sandy horizons with high humus content. High pH values lead to accumulation of mobile forms of Ni and Mn, while low values lead to accumulation of mobile forms of Fe. Mobile forms of Mn, Fe, Ni and Pb are accumulated in the organogenic horizons. It was revealed that Fe and Mn in the soils of the considered landscapes were typomorphic elements whose content significantly influences the behavior of Ni, Cu, Zn and Pb. The results show that the soils of autonomous positions, even despite the limited distribution area within Polistovsky Reserve, demonstrated significant diversity. Differences in the composition and properties of rocks affect soil properties, the severity of soil-forming processes, and the contrast of geochemical differentiation of the profile, which should be taken into account when planning environmental monitoring of both the lands protected and affected by human activity in the territory under consideration.

The paper contains 1 Figure, 4 Tables and 32 References.

Key words: trace elements; elemental composition; *Eutric Cambisol*; *Haplic Luvisol*; *Rubic Arenosol*; *Rendzic Leptosol*.

Funding: This research was carried out within the state task of the Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences for 2019 (Project No 01201363186), and with the support of the Project No MK-2973.2019.4.

References

1. Gerasimova MI, Bogdanova MD, Nikitin ED. Geographic and pedogenetic aspects of the *Red Book of Russian Soils*. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2014;2:3-8. doi: [10.3103/S0147687414020045](https://doi.org/10.3103/S0147687414020045)
2. Mazurek R, Kowalska JB, Gąsiorek M, Zadrożny P, Wiczorek J. Pollution indices as comprehensive tools for evaluation of the accumulation and provenance of potentially toxic elements in soils in Ojców National Park. *J Geochemical Exploration*. 2019;201:13-30. doi: [10.1016/j.gexplo.2019.03.001](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2019.03.001)
3. Timofeeva YO, Kosheleva Y, Semal V, Burdukovskii M. Origin, baseline contents, and vertical distribution of selected trace lithophile elements in soils from nature reserves,

- Russian Far East. *J Soils and Sediments*. 2018;18(3):968-982. doi: [10.1007/s11368-017-1847-5](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1847-5)
4. Zonn SV. General geographical background. In: *Burozem formation and pseudopodzolization in the soils of the Russian Plain*. Zonn SV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1974. pp. 82-83. In Russian
 5. Fedorets NG, Bakhmet ON. Soil and soilcover formation peculiarities of Karelian – Kola region. *Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2016;12:39-51. doi: [10.17076/eco358](https://doi.org/10.17076/eco358). In Russian
 6. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Russian Soil Classification System]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
 7. Eremchenko OZ, Shestakov IE, Chirkov FV, Fil'kin TG. Dernovo-karbonatnye pochvy Permskogo kraja kak ob'ekty osoboy okhrany [Sod-carbonate soils of Perm Krai as objects of special protection]. *Fundamental Research*. 2008;7:72-73. In Russian
 8. Abakumov EV, Gagarina EI, Isakadze AS. Evolyutsionno-geneticheskie aspekty pochvoobrazovaniya v gornoy chasti Zhigulevskogo zapovednika [Evolutionary and genetic aspects of soil formation in the mountainous part of the Zhigulevsky Reserve]. *Izvestiya Samarского nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Spetsial'nyy vypusk: Aktual'nye problemy ekologii*. 2004;6(3):57-71. In Russian
 9. Samofalova IA, Rogova OB, Luzyanina OA, Savicthiev AT. The Geochemical specificities of distribution of macroelements within the soils of undisturbed landscapes of Middle Ural (on the example of “Basegi” Preserve). *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2016;85:56-76. doi: [10.19047/0136-1694-2016-85-57-76](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2016-85-57-76). In Russian, English Summary
 10. Fedorov YuA, Minkina TM, Shipkova GV. Heavy metals in landscapes of raised bogs in Pskov oblast. *Geography and Natural Resources*. 2017;2:46-55. doi: [10.21782/GiPR0206-1619-2017-2\(46-55\)](https://doi.org/10.21782/GiPR0206-1619-2017-2(46-55)). In Russian, English Summary
 11. Shipkova GV, Minkina TM, Fedorov YuA, Goncharova LYu, Sherstnev AK, Mandzhieva SS. Accumulation and distribution features of micro- and macroelements in luvisols of plain and mountainous regions. *J Geochemical Exploration*. 2018;184(B):394-399. doi: [10.1016/j.gexplo.2016.09.004](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2016.09.004)
 12. Shipkova GV, Minkina TM, Fedorov YuA. Osobennosti nakopleniya tyazhelykh metallov v pochvakh i rasteniyakh landshaftov verkhovykh bolot Pskovskoy oblasti [Features of heavy metal accumulation in soils and plants in the landscapes of the upper marshes of Pskov region] In: *Biogeokhimiya khimicheskikh elementov i soedineniy v prirodnykh sredakh*. Materialy II Mezhdunarodnoy shkoly-seminara molodykh issledovateley [Biogeochemistry of chemical elements and compounds in natural media. Proc. of the II International School-Seminar of Young Researchers (Tyumen, Russia, 16-20 May, 2016)]. Tyumen: Tyumen State University Publ.; 2016. pp. 315-318. In Russian
 13. Vodyanitskii YuN. Soedineniya zheleza i ikh rol' v okhrane pochv [Iron compounds and their role in soil conservation]. Moscow: VV Dokuchaev Soil Science Institute Publ.; 2010. 155 p. In Russian
 14. Alloway BJ. Heavy metals and metalloids as micronutrients for plants and animals. In: *Heavy Metals in Soils*. Environmental Pollution. Vol 22. Alloway BJ, editor. Dordrecht: Springer Publ.; 2013. pp. 195-209. doi: [10.1007/978-94-007-4470-7_7](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4470-7_7)
 15. Vodyanitskii YuN. Standards for the contents of heavy metals and metalloids in soils. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(3):321-328. doi: [10.1134/S1064229312030131](https://doi.org/10.1134/S1064229312030131)
 16. Swartjes FA, Rutgers M, Lijzen JPA, Janssen PJCM, Otte PF, Wintersen A, Brand E, Posthuma L. State of the art of contaminated site management in The Netherlands: Policy framework and risk assessment tools. *Science of the Total Environment*. 2012;427-248:1-10. doi: [10.1016/j.scitotenv.2012.02.078](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.078)

17. Antoniadis V, Shaheen SM, Levizou E, Shahid M, Niazi NK, Vithanage M, Ok YS, Bolan N, Rinklebe J. A critical prospective analysis of the potential toxicity of trace element regulation limits in soils worldwide: Are they protective concerning health risk assessment? - A review. *Environment International*. 2019;127:819-847. doi: [10.1016/j.envint.2019.03.039](https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.03.039)
18. IUSS Working Group WRB. *World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015*. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO; 2015. 192 p.
19. Katschinski NA. Die mechanische Bodenanalyse und die Klassifikation der Boden nach ihrer mechanischen Zusammensetzung [Mechanical analysis of soil and its classification based on mechanical composition]. In: *Rapports au Sixieme Congres International de la Science du Sol*. Vol. B. Paris: Laboureur et Cie Publ.; 1956. pp. 321–327. Available at: https://iuss.boku.ac.at/files/vi_e_congres_international_de_la_sciences_du_sol_volume_b_paris_1956_compressed.pdf (accessed: 26.04.2019). In German, English Summary
20. *Soil Survey Laboratory Information Manual*. Soil Survey Investigations Report No. 45, Version 2.0. Burt R, editor. Lincoln: U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service Publ.; 2011. 506 p.
21. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soils chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
22. Vinogradov AP. Geokhimiya redkikh i rasseyannykh khimicheskikh elementov v pochvakh [Geochemistry of rare and dispersed chemical elements in soils]. Moscow: Akademii nauk SSSR Publ.; 1957. 237 p. In Russian
23. Motuzova GV, Minkina TM, Karpova EA, Barsova NU, Mandzhieva SS. Soil contamination with heavy metals as a potential and real risk to the environment. *J Geochemical Exploration*. 2014;144(B):241-246. doi: [10.1016/j.gexplo.2014.01.026](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2014.01.026)
24. de Sá JPM. *Applied Statistics Using SPSS, STATISTICA, MATLAB and R*. Second Edition. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2007. 505 p. doi: [10.1007/978-3-540-71972-4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-71972-4)
25. Kacprzak A., Derkowski A. Cambisols developed from cover-beds in the Pieniny Mts. (southern Poland) and their mineral composition. *CATENA*. 2007;71(2):292-297. doi: [10.1016/j.catena.2007.01.004](https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.01.004)
26. Danilovskiy IV. Geologicheskoe stroenie basseyna r. Lovat' v predelakh 27-go lista 10-verstnoy geologicheskoy karty [Geological structure of the Lovat' river basin within the limits of the 27th sheet of the 10-verst geological map]. *Trudy Glavnogo geologorazvedochnogo upravleniya VSNKh SSSR*. 1931;125:49-56. In Russian
27. Latysheva LA. Influence of forest vegetation anthropogenic transformation on dynamics of humus content and composition in burozems of the island territory in the southern part of Primorskii Krai (Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;2(26):23-32. doi: [10.17223/19988591/26/2](https://doi.org/10.17223/19988591/26/2). In Russian, English Summary
28. Wójcikowska-Kapusta A, Niemczuk B. Copper speciation in different-type soil profiles. *J Elementology*. 2009;14(4):815-824. doi: [10.5601/jelem.2009.14.4.815-824](https://doi.org/10.5601/jelem.2009.14.4.815-824)
29. Lafuente AL, González C, Quintana JR, Vázquez A, Romero A. Mobility of heavy metals in poorly developed carbonate soils in the Mediterranean region. *Geoderma*. 2008;145(3-4):238-244. doi: [10.1016/j.geoderma.2008.03.012](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.03.012)
30. Gagarina EI, Sokolova TA, Sukhatcheva EYu. Clay minerals in weakly podzolised soils of abraded moraine plains in northwestern Russia. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2014;69(4):147-155. doi: [10.3103/S0147687414040048](https://doi.org/10.3103/S0147687414040048)
31. Chojnicki J, Kwasowski W, Piotrowski M, Oktaba L, Kondras M. Trace elements in arable Cambisols and Luvisols developed from boulder loam and fluvio-glacial sands of the Skierniewicka Upland (central Poland). *Soil Science Annual*. 2015;66(4):198-203. doi: [10.1515/ssa-2015-0037](https://doi.org/10.1515/ssa-2015-0037)

32. Świtoniał M, Mroczek P, Bednarek R. Luvisols or Cambisols? Micromorphological study of soil truncation in young morainic landscapes - Case study: Brodnica and Chełmno Lake Districts (North Poland). *Catena*. 2016;137:583-595. doi: [10.1016/j.catena.2014.09.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.09.005)

Received 22 June 2017; Revised 11 May 2018 and 23 May 2019;

Accepted 29 May 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Nesteruk (Shipkova) Galina V, Researcher, Laboratory of Paleogeography, Department of Oceanology and Geography, Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 41 Chehova Ave., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-2473-8806>

E-mail: galina_shipkova@mail.ru

Minkina Tatiana M, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Soil Science and Land Resources Assessment, DI Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University, 105 Bolshaya Sadovaya Str., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

E-mail: tminkina@mail.ru

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3022-0883>

Fedorov Yuriy A, Dr. Sci. (Geogr.), Professor, Head of the Department of Physical Geography, Ecology and Nature Conservation, Institute of Earth Sciences, Southern Federal University, 105 Bolshaya Sadovaya Str., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

E-mail: fed29@mail.ru

Nevidomskaya Dina G, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Department of Soil Science and Land Resources Assessment, DI Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University, 105 Bolshaya Sadovaya Str., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-0138-4443>

E-mail: dnevidomskaya@mail.ru

Sushkova Svetlana N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Research Institute of Biology, DI Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University, 105 Bolshaya Sadovaya Str., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3470-9627>

E-mail: terra_rossa@mail.ru

Konstantinova Elizaveta Yu, Postgraduate, Department of Geoecology, Institute of Earth Sciences, University of Tyumen, 2 Osipenko Str., Tyumen 625002, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 631.461:631.82

doi: 10.17223/19988591/46/2

А.В. Козлов¹, А.Х. Куликова², О.В. Селицкая³, И.П. Уромова¹

¹Нижегородский государственный педагогический университет
имени Козьмы Минина, г. Нижний Новгород, Россия

²Ульяновский государственный аграрный университет
имени П.А. Столыпина, г. Ульяновск, Россия

³Российский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

Устойчивость микробиологической активности дерново-подзолистой почвы в условиях применения диатомита и цеолита

Впервые определена изменчивость численности основных сапротрофных микроорганизмов и ферментативной активности почвы в методическом контексте определения устойчивости ее микробиологической активности в рамках оценки разностороннего взаимодействия диатомовой и цеолитовой пород с дерново-подзолистой легкосуглинистой почвой. На основе полученных данных рассчитаны интегральные показатели направления трансформации органического вещества почвы и установлен уровень ее микробиологической стабильности. Зафиксирована активизация аммонифицирующей и ингибирование амилитической функций микробиоты почвы: в большей степени под действием высоких доз диатомита, в меньшей – цеолита. Под влиянием диатомовой породы выявлены относительная сохраняемость аммонифицирующей части микробного пула в почве, снижение микробиологической минерализации ее органического вещества и увеличение микробной биомассы. Установлены оптимизация биологической окультуренности почвы и повышение устойчивости ее микробиологической активности при применении диатомита в дозах 6 и 12 т/га. В отношении взаимодействия цеолита с почвой схожие направления в активности микробиоты нестабильны за счет отсутствия пролонгированности и вида тенденции.

Ключевые слова: опал-кристобалитовые и клиноптилолитовые породы; численность сапротрофных микроорганизмов; гидролазная ферментативная активность; микробиологическая устойчивость почвы.

Введение

Почва как четырехфазная динамическая система функционирует в единстве физических, химических и биологических процессов почвенного про-

филя [1, 2]. При отсутствии систематического наблюдения за изменением микробиологических и биохимических показателей почвенного покрова, например, в условиях агроэкосистем нашей страны, ряд отечественных и зарубежных фундаментальных работ [3–6] указывает на приоритетность мониторинга данных параметров как при оценке устойчивости агроландшафтов, так и при анализе геохимической стабильности почвенного тела в условиях естественных и техногенных преобразований. Основной причиной служит эволюционно сложившееся функционирование почвенной системы через узкую микробиотическую нишу, поскольку оборот поступающей мертвой зоо- и фитомассы напрямую сопряжен с биохимией педобиоты, метаболизм почвенных микроорганизмов участвует во всех элементарных почвенно-биотических процессах, а их масса составляет до 85% от всей находящейся в ней живой биомассы и до 5% органического вещества почвы. С одной стороны, это динамический приток органогенных компонентов в почву, который должен подвергаться оптимальной для каждого почвенного типа минерализации с оттоком и резервацией стабильных гумусовых веществ, с другой – это физико-химическое взаимодействие почвенного раствора с органоминеральной и коллоидной частями каждого почвенного горизонта и последующим элювиально-иллювиальным переносом, сорбцией и отложением продуктов редокс-трансформации. При этом в экологически устойчивом почвенном теле зона гомеостаза микробного сообщества, инициированного определенным воздействием на почву, не должна превышать естественную буферную емкость конкретной гетеротрофной микробиоты.

В связи с этим в современной научной литературе [1, 3] под стабильным функционированием почвенного покрова сельскохозяйственных ландшафтов понимается оптимизированная сопряженность физико-химических и микробиологических процессов почвенного профиля, которая во многом индивидуально устанавливает свойства эффективного плодородия пахотного горизонта и оптимально высокую продуктивность агрофитоценозов.

Вопрос об устойчивости микробиоты почвенного покрова как таковой, так и к различным воздействиям в научной литературе обсуждается сравнительно давно [7–16]. Кроме того, среди данных исследований показаны результаты [9, 10, 16], которые подчеркивают положительное влияние почвообитающих и иных микроорганизмов на устойчивость сельскохозяйственных культур к неблагоприятным явлениям. Однако в настоящее время нет единого методологического подхода к оценке устойчивости почвы как естественноисторического природного образования.

Эффективность применения в агроэкосистемах кремнийсодержащих природных материалов в качестве удобрений, мелиорантов и почвенных кондиционеров также рассматривается уже длительное время [17, 18]. Опки, диатомиты, трепелы, цеолиты и различные глины способны оказывать положительное влияние на физико-химические и агрохимические свойства почв, оптимизируя их структурное состояние и кислотно-основной режим,

а также фосфорное и кремниевое питание культурных растений, что в итоге положительно сказывается на их урожайности и качестве получаемой продукции [19–21]. Кроме того, ряд таких материалов способен проявлять сорбционные свойства в отношении ионов многих тяжелых металлов и алюминия, остаточных количеств пестицидов и полициклических ароматических углеводородов, мышьяка и других экотоксикантов. Данные показатели предусматривают широкие возможности использования кремниевых пород в агроэкосистемах. Однако к настоящему времени в недостаточной степени накоплено сведений, описывающих поведение микробиоты почвы при ее взаимодействии с веществом кремниевых материалов. Кроме того, устойчивость таких значимых аспектов, как углеродный и азотный циклы биохимического превращения вещества в почве, при применении высококремнистых пород не рассматривалась.

Ранее [22, 23] изучены микробиотические отклики гетеротрофных прокариот L-отбора (на примере целлюлозосапротрофных бактерий), а также бактерий R- и K-стратегий (олиготрофы и представители бактериального автохтонного микробионаселения) на вещество природных кремнийсодержащих материалов в условиях полевого опыта. Цель данного исследования – оценка состояния базисных микробных участников L-отбора стратегии выживания (аммонифицирующая и амилалитическая консорции) в сопряжении с гидролазной ферментативной активностью дерново-подзолистой почвы под действием высоких доз диатомовой и цеолитовой пород с последующей оценкой стабильности рассматриваемой части микробиоты.

Материалы и методики исследования

Полевые исследования проведены в период 2015–2017 гг. на опытном участке картофелеводческого предприятия Борского муниципального района Нижегородской области ООО «Элитхоз» (56°31'13.00"N 44°06'57.37"E). Объекты исследования – диатомит из Инзенского месторождения (Ульяновская область) и цеолит из Хотынецкого месторождения (Орловская область).

Диатомиты входят в опал-кристобалитовую группу и представляют собой осадочную породу органогенного генеза, которая состоит из остатков панцирей диатомовых водорослей. Отличительными особенностями материала являются его биогенное происхождение, наличие нанопористой структуры и высокое содержание аморфного (неокристаллизованного) кремнезема – до 50%. Диатомиты обладают рядом различных свойств, питательность и каталитическая способности которых являются наиболее значимыми с точки зрения агрономического почвоведения. В валовом составе диатомитов Инзенского месторождения в среднем содержится (%): SiO_2 – 83,1, CaO – 0,52, MgO – 0,48, P_2O_5 – 0,05, K_2O – 1,25. Катионообменный комплекс породы включает (мг/кг) обменные соединения кальция (Ca^{2+}) – 10, магния (Mg^{2+}) – 39 и фосфора (PO_4^{3-}) – 37 [23]. Отличительной особенностью рассматрива-

емого диатомита является очень высокое содержание аморфного кремния (SiO_2) – 12 200 мг/кг и калия (K^+) – 350 мг/кг, что определяет высокую емкость катионного обмена (ЕКО), которая, по данным разных авторов, может достигать 80–100 мг-экв./100 г породы. Такие свойства материала изначально могут определять ее высокую доступность к биоразложению почвенными микроорганизмами. Данные свойства определяют выраженные ионообменные способности материала и его доступность к микробиологической минерализации.

Цеолиты – осадочные полигидратированные каркасные алюмосиликаты преимущественно гидротермального экзогенного происхождения, в составе которых доминируют клиноптилолит, опал-кристобалит, гидрослюда, кальцит, каолинит и другие минералы. Цеолит Хотынецкого месторождения сложен более, чем на 37%, клиноптилолитом, а также в своем составе содержит свыше 15% опал-кристобалита, около 11% гидрослюд, 10% тонкозернистого кварца и 8–10% монтмориллонита [24]. В валовом составе цеолитовой породы в среднем содержится (%): SiO_2 – 56,6, CaO – 13,3, MgO – 1,90, P_2O_5 – 0,23, K_2O – 1,82, Na_2O – 0,23, SO_3 – 0,13, Al_2O_3 – 10,41, $\text{FeO} + \text{Fe}_2\text{O}_3$ – 3,87 и другие элементы. Катионообменный комплекс породы включает (мг-экв./100 г) очень большое содержание обменных соединений кремния (SiO_3^{2-}) – 900, высокое содержание магния (Mg^{2+}) – 160 и еще больше кальция (Ca^{2+}) – 480, а также достаточно высокое содержание обменных соединений фосфора (до 26) и калия (до 25), что характеризует высокую питательную ценность материала для фитоценозов и почвенной микробиоты. Такие свойства цеолита изначально могут определять его податливость к биохимической деструкции почвообитающими микроорганизмами и, как следствие, влияние на химические свойства почвы.

За счет полиминерального состава цеолиты имеют ряд отличительных свойств, в частности, такие как сорбционная активность, нейтральная реакция и высокая катионообменность.

В микрополевым опыте породы вносили однократно в пахотный горизонт в летний сезон 2014 г. при закладке опыта и разбивке участка на делянки. Схема опыта включала вариант без использования удобрений (Контроль, Control), а также варианты с внесением в почву высоких доз диатомита и цеолита – из расчета 3 т/га (Диатомит-1 (Diatomite-1) и Цеолит-1 (Zeolite-1)), 6 т/га (Диатомит-2 (Diatomite-2) и Цеолит-2 (Zeolite-2)) и 12 т/га (Диатомит-3 (Diatomite-3) и Цеолит-3 (Zeolite-3)).

Опытное поле сложено дерново-подзолистой среднедерновой неглубокооподзоленной неоглеенной легкосуглинистой почвой, сформированной на покровном суглинке; по [25] – тип дерново-элювиезема типичный AY-EL-BT-D (C) (по WRB – Retisols). На момент закладки опыта почва характеризовалась среднекислой реакцией (pH_{KCl} 4,8 ед. pH), гидролитической кислотностью H_+ 2,83 мг-экв./100 г, средним содержанием обменных соединений кальция (5,10 мг-экв./100 г) и магния (1,17 мг-экв./100 г), средней степенью насыщен-

ности почвы основаниями (V_s 69%), низким содержанием гумуса (1,21%), средней обеспеченностью подвижными соединениями фосфора (86 мг/кг) и калия (110 мг/кг) – по Кирсанову, а также средним уровнем дефицита в балансе актуальных (16 мг/кг) и потенциальных (213 мг/кг) соединений кремния – по Матыченкову.

В годы исследования выращивали зерновые культуры, сорта которых районированы по Волго-Вятскому региону: озимая пшеница сорта Московская 39 (2015 г.), ячмень сорта Велес (2016 г.) и горох посевной сорта Чишминский 95 (2017 г.). Агротехника выращивания культур – общепринятая для микрополевых экспериментов, все работы проводили вручную. Учетная площадь делянки – 1 м², расположение делянок рендомизированное, повторность в опыте – четырехкратная.

Образцы почвы отбирали в дни уборки урожая культур: точечные – методом конверта из пяти точек с делянки, соединяя их в один объединенный образец. Отбор проводили из гумусо-аккумулятивного (пахотного) горизонта, поскольку именно в этой части почвенного профиля сосредоточена основная часть сапротрофных микроорганизмов, отвечающих за превращение вещества углеродного и азотного циклов [26]. Далее почвенные образцы доставляли в лабораторию, отбирали посторонние включения и просеивали через сито с диаметром ячеек в 5 мм.

Затем проводили подготовку образцов к анализам по методике В.Д. Мухи и Л.И. Васильевой с определением инактивированного и мобилизованного количества микроорганизмов [27]. Объединенный образец высушивали естественным путем в тени, затем разделяли на две части, одну из которых оставляли (инактивированный образец), а другую увлажняли до 60% от КВ и помещали в термостат на инкубацию в течение 12 суток при +28°C (мобилизованный образец).

Далее численность микроорганизмов определяли дважды – в инактивированной и мобилизованной почве методом Коха с разведением почвы по Пастеру [28] на мясопептонном (МПА, ВЕА) и крахмало-аммиачном (КАА, Inorganic Salt Starch Agar) агарях. Состав МПА, г/л среды: гидролизат панкреатический – 12; пептон ферментативный – 12, натрий хлористый – 6, агар-агар – 15. Состав КАА, г/л среды: крахмал – 10, сульфат аммония – 2, гидроортофосфат калия – 1, хлорид натрия – 1, сульфат магния – 1, карбонат кальция – 3, агар-агар – 20. Ферментативную активность определяли из свежих образцов. Активность протеолитических ферментов определяли спектрофотометрически нингидриновым методом по Галстяну и Арутюнян при помощи спектрофотометра ПЭ-5400 ВИ (ООО «Экротхим», Россия), активность инвертазных ферментов – гравиметрическим методом по Купревичу и Щербаковой с реактивом Феллинга [29] при помощи сухожарового шкафа ГП-40 СПУ (ОАО «Смоленское СКТБ СПУ», Россия). Также в свежих почвенных образцах определяли интенсивность выделения CO₂ почвой газометрическим методом по Галстяну (CDT), общую биомассу микроор-

ганизмов оценивали по углероду микробной массы, определенному регидратационным методом по Благодатскому (C_{BIOMASS}). Аналитическая часть исследования выполнена на базе лабораторного комплекса «Эколого-аналитическая лаборатория мониторинга и защиты окружающей среды» и научно-образовательного центра «Биотехнология» Мининского университета (г. Нижний Новгород, Россия) в период 2014–2017 гг.

Устойчивость почвенной микробиоты оценивали по методике В.Д. Мухи и Л.И. Васильевой [27], рассчитывая коэффициент минерализации (C_M) как показатель, характеризующий интенсивность микробного разложения органического вещества в почве, степень N-микробиологической устойчивости (DMS_N) активности аммонифицирующих (DMS_{BEA}) и амилолитических (DMS_{SAA}) групп микробиоты, а также коэффициент интенсивности микробной трансформации N-содержащих органических веществ (IMT_N) – как показатели, описывающие стабильность сапротрофного микробного пула почвы. Кроме того, рассчитывался коэффициент микробиологической окультуренности почвы (DMC_N) как условный показатель, отражающий характер ее микробного насыщения, свойственного для типичного культурного почвообразования (агропедогенеза).

Математическую обработку полученных данных проводили методами вариационной статистики [30] (среднее арифметическое, стандартное отклонение, коэффициент вариации и критерий Фишера) с использованием программного пакета Microsoft Office Excel 2007.

Результаты исследования и обсуждение

Жизнедеятельность микроорганизмов, участвующих в биохимическом упрощении органических веществ, является одним из ключевых процессов генезиса почвенного профиля, который, в свою очередь, формирует его естественную геохимическую устойчивость [31]. При этом микробные ассоциации L-стратегии жизнеобеспечения (экологический отбор нестабильных условий) здесь проявляют определяющую роль, поскольку их представители содержатся в почвах в небольших количествах, но массово и активно реагируют на свежее органическое вещество. Численность данных микроорганизмов является индикатором ремиссии всего микробного пула в экстремальных условиях. Согласно многолетним исследованиям [27] оценка состояния стабильности почвенной микробиоты возможна при его двухфазном анализе. Фаза инактивированного состояния характеризует способность почвы к сохранению определенной микробной ниши (микробиологическая устойчивость), в то время как мобилизованная фаза описывает потенциальную микробиологическую активность в почве, т.е. наиболее возможный биохимический «запас» исследуемой микробной консорции.

Поскольку в настоящем исследовании взаимодействие диатомита и цеолита в почве сопряжено исключительно с ее естественными органическими компо-

нентами и в том числе с гумусом, необходимой оказывается оценка вариабельности в количестве сапротрофов L-стратегии в инактивированном и мобилизованном состояниях, возникающей под действием изучаемых материалов.

Данные табл. 1 отражают изменения численности аммонифицирующих и амилолитических микроорганизмов в почве, происходящие под действием исследуемых материалов в течение 3 лет.

Прежде всего нужно отметить стабильное увеличение численности аммонифицирующих и уменьшение численности амилолитических микроорганизмов в почве по годам исследований, происходившее под действием изучаемых материалов. Причем данные изменения происходили как при инактивации почвы, так и при ее мобилизации.

Выявлено, что на вариантах с применением диатомита количество аммонификаторов в инактивированной почве возрастает. Рост числа данных бактерий продолжался до 2-го года, а максимальная эффективность в отношении показателя прослеживалась на вариантах с внесением в почву 6 т/га породы – до 31%, 46% и 43% соответственно по годам исследования. Аналогичная, но менее активная закономерность отражалась и в мобилизованных образцах. При этом активность показателя сохранялась до 3-го года исследования. В среднем за время проведения эксперимента численность инактивированных аммонификаторов максимально возростала до 42%, а мобилизованных – до 13%.

Таблица 1 [Table 1]

Численность аммонифицирующих и амилолитических микроорганизмов в дерново-подзолистой почве из инактивированных (верхнее значение) и мобилизованных (нижнее значение) образцов в зависимости от вида и дозы высококремнистой породы
[Number of ammonifying and amylolytic microorganisms in the sod-podsolic soil from inactivated (the top value) and mobilized (the lower value) samples depending on the type and dose of high-siliceous rock]

Вариант [Variant]	Динамика численности по годам исследования [Number dynamics by years of research]						В среднем за 3 года [Average for 3 years]
	2015		2016		2017		
	m ± SD	V	m ± SD	V	m ± SD	V	
Аммонифицирующие микроорганизмы (МПА) × 10 ⁷ КОЕ/г почвы [Ammonifying microorganisms (BEA) × 10 ⁷ CFU/g of soil]							
Control	1,24±0,10	16	2,18±0,09	9	3,36±0,06	4	2,26
	4,83±0,10	4	7,64±0,11	3	9,85±0,04	1	7,44
Diatomite-1	1,56±0,04	5	2,94±0,06	4	3,98±0,11	6	2,83
	5,12±0,07	3	7,89±0,27	7	11,03±0,07	1	8,01
Diatomite-2	1,63±0,07	9	3,18±0,06	4	4,80±0,11	5	3,20
	5,24±0,09	4	8,38±0,13	3	11,68±0,08	1	8,43
Diatomite-3	1,59±0,08	11	3,07±0,06	4	4,62±0,09	4	3,09
	5,19±0,11	4	8,32±0,13	3	11,46±0,17	3	8,32
F _r (F _r = 3,86)	5,83 / 3,58		37,76 / 7,89		120,35 / 50,08		–
Zeolite-1	1,34±0,07	10	2,44±0,14	11	3,44±0,05	3	2,41
	4,96±0,15	6	7,92±0,26	7	9,92±0,22	4	7,60
Zeolite-2	1,39±0,03	5	2,60±0,18	14	3,67±0,05	3	2,55
	5,03±0,19	8	8,00±0,09	2	10,19±0,33	6	7,74

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Вариант [Variant]	Динамика численности по годам исследования [Number dynamics by years of research]						В среднем за 3 года [Average for 3 years]
	2015		2016		2017		
	m ± SD	V	m ± SD	V	m ± SD	V	
Zeolite-3	1,42±0,06	8	2,47±0,10	8	3,89±0,07	4	2,59
	5,13±0,13	5	8,14±0,31	8	10,31±0,13	3	7,86
F _r (F _t = 3,86)	1,65 / 0,71		1,31 / 1,09		19,42 / 1,36		–
Амилолитические микроорганизмы (КАА) × 10 ⁷ КОЕ/г почвы [Amylolytic microorganisms (Inorganic Salt Starch Agar) × 10 ⁷ CFU/g of soil]							
Control	1,38±0,03	5	2,33±0,11	9	4,66±0,08	4	2,79
	4,92±0,12	5	7,86±0,19	5	8,80±0,16	4	7,19
Diatomite-1	1,01±0,03	6	2,08±0,04	4	4,41±0,08	4	2,50
	4,11±0,15	7	7,14±0,11	3	8,24±0,14	4	6,50
Diatomite-2	0,82±0,05	14	1,51±0,04	5	3,19±0,09	5	1,84
	3,86±0,14	7	6,69±0,36	11	7,39±0,07	2	5,98
Diatomite-3	0,87±0,06	15	1,67±0,09	11	2,85±0,08	6	1,80
	4,02±0,15	7	6,84±0,24	7	7,21±0,17	5	6,02
F _r (F _t = 3,86)	26,40 / 12,47		29,48 / 6,56		117,69 / 21,95		–
Zeolite-1	1,04±0,07	13	2,26±0,05	5	4,57±0,03	2	2,62
	4,30±0,19	9	7,50±0,20	5	8,62±0,09	2	6,81
Zeolite-2	1,01±0,09	19	2,18±0,07	7	4,43±0,04	2	2,54
	4,20±0,16	8	7,32±0,18	5	8,54±0,09	2	6,69
Zeolite-3	0,93±0,07	16	2,01±0,08	8	4,39±0,08	4	2,44
	4,18±0,08	4	7,22±0,16	5	8,48±0,09	2	6,63
F _r (F _t = 3,86)	7,16 / 5,05		4,77 / 2,00		3,54 / 1,65		–

Примечание. Здесь и далее: m ± SD – средняя арифметическая ± стандартное отклонение; V – коэффициент вариации (%); F_r – расчетный критерий Фишера в сравнении вариантов при статистическом уровне значимости p < 0,05; F_t = 3,86 – теоретический критерий Фишера при n₁ = 3 и p < 0,05.

[Note. Hereinafter: m ± SD - Arithmetic mean ± Standard deviation; V - Variation factor (%); F_r - Settlement Fisher's ratio test in comparison of variants with statistical significance value equal to p < 0.05; F_t = 3.86 - Theoretical Fisher's ratio test at n₁ = 3 and p < 0.05].

При использовании цеолитовой породы намечена тенденция оптимизации обеих фаз аммонифицирующей группы микроорганизмов, которая только на 3-й год оказалась статистически существенной в отношении инактивированной микробной ассоциации. По-видимому, оптимизация условий жизнедеятельности данных групп микроорганизмов обусловлена как повышением доступности кремниевых веществ в почве, так и улучшением ее кислотно-основного режима, происходящим за счет диатомита и цеолита [21].

В отличие от аммонифицирующих L-стратегов амилолитическая группа микробиоты иначе реагировала на взаимодействие изучаемых материалов с почвой. Здесь численность амилолитиков в инактивированной почве снижалась до варианта с 6 т/га диатомита и до варианта с 12 т/га цеолита.

В среднем за годы исследования количество амилолитических микроорганизмов уменьшилось на 34% в условиях применения диатомовой породы и на 13% при применении цеолита. Мобилизация почвенных образцов показала схожую, но менее интенсивную ингибирующую закономерность: до

17% снижения численности на вариантах с диатомитом и до 8% снижения – на вариантах с цеолитом. Вероятно, что такая особенность взаимодействия пород с почвой, проявившаяся на количестве амилотических L-стратегов, связана со степенью доступности минеральных соединений азота, а также с наличием легкоразлагаемого безазотистого органического вещества.

Как показано ранее [23], применение рассматриваемых высококремнистых пород способствовало оптимизации развития некоторых олиготрофов в почве и стабилизации ее гумусовых компонентов в виде сохранения количества специфического органического вещества на одном уровне в течение лет исследования. Это, очевидно, связано с активизацией биохимического образования сложных кремнийорганических веществ в гумусо-аккумулятивной части профиля [32, 33]. В связи с этим можно предполагать, что трансформация мобильных органических матриц в большей мере на вариантах с диатомитом и в меньшей – с цеолитом, направлена в сторону замедления их минерализации до простых компонентов. Наоборот, снижение активности амилотической группы зимогенной ниши могло быть обусловлено вовлечением NH_4^+ -формы азота в циклы полимеризации и поликонденсации безазотистого органического контента в предгумусовые матрицы автохтонной консорцией микроорганизмов [34, 35]. Данные процессы снижают концентрацию минерального азота и относительно простых углеводов в микроразнообразии метаболизма амилотиков, что явно не способствует оптимизации их развития.

Ферментативная активность почвы, определенная по величинам наиболее значимых гидролазных ферментов – протеазных и инвертазных, изменялась в схожих с численностью микроорганизмов направлениях под действием пород (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Активность ферментов дерново-подзолистой почвы в зависимости от вида и дозы высококремнистой породы
[Activity of sod-podsolic soil enzymes depending on the type and dose of high-siliceous rock]

Вариант [Variant]	Динамика ферментативной активности почвы по годам исследования [Dynamics of soil enzymatic activity by years of research]						В среднем за 3 года [Average for 3 years]
	2015		2016		2017		
	m ± SD	V	m ± SD	V	m ± SD	V	
Протеазная активность, мг глицина/г почвы/24 ч [Protease activity glycine, mg/g of soil/24 h]							
Control	2,12±0,02	2	3,21±0,04	3	3,96±0,05	3	3,10
Diatomite-1	2,69±0,01	1	3,90±0,03	2	4,60±0,05	2	3,73
Diatomite-2	3,03±0,03	2	4,68±0,10	4	5,13±0,02	1	4,28
Diatomite-3	2,90±0,06	4	4,57±0,07	3	5,02±0,06	2	4,16
F _r (F _r = 3,86)	96,49		89,53		150,42		—
Zeolite-1	2,26±0,03	3	3,42±0,03	2	4,09±0,10	5	3,26
Zeolite -2	2,31±0,04	3	3,58±0,03	2	4,21±0,05	2	3,37

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вариант [Variant]	Динамика ферментативной активности почвы по годам исследования [Dynamics of soil enzymatic activity by years of research]						В среднем за 3 года [Average for 3 years]
	2015		2016		2017		
	m ± SD	V	m ± SD	V	m ± SD	V	
Zeolite -3	2,38±0,03	3	3,64±0,05	3	4,29±0,05	2	3,44
F _f (F _t = 3,86)	9,47		24,42		3,48		–
Инвертазная активность, мг глюкозы/г почвы/24 ч [Invertase activity glucose, mg/g of soil/24 h]							
Control	8,66±0,07	2	9,73±0,06	1	9,89±0,10	2	9,43
Diatomite-1	8,46±0,13	3	9,21±0,06	1	9,11±0,11	2	8,93
Diatomite-2	8,40±0,07	2	9,09±0,19	4	8,83±0,12	3	8,77
Diatomite-3	8,32±0,10	2	8,94±0,10	2	8,78±0,10	2	8,68
F _f (F _t = 3,86)	1,91		7,42		31,67		–
Zeolite-1	8,59±0,06	2	9,55±0,10	2	9,50±0,11	2	9,21
Zeolite-2	8,50±0,04	1	9,47±0,06	1	9,33±0,14	3	9,10
Zeolite-3	8,44±0,15	4	9,42±0,05	1	9,26±0,05	1	9,04
F _f (F _t = 3,86)	1,56		4,98		6,98		–

В ходе проведения исследования выявлена активизация протеолитической ферментной системы почвы, которая выражалась в увеличении активности ее энзимов на 30–46% на варианте с 2-й дозой диатомита, но в меньшей степени (на 8–13%) – на варианте с 3-й дозой цеолита. В среднем за 3 года активность протеазных ферментов возросла до 38% от применения диатомитовой и до 11% – цеолитовой пород.

Активность инвертазных ферментов, биохимия которых сопряжена с деградацией молекул сложных углеводов до простых мономеров, начала достоверно снижаться на 2-й год исследования с увеличением дозы каждой из пород и пролонгированно усиливалась вплоть до конца эксперимента. Однако мера снижения оказалась значительнее на вариантах с диатомитовым материалом (до 8–11%), чем с цеолитом (до 3–6%).

Поскольку активность ферментной системы почвы, как правило, зависит от численности ее соответствующих микроорганизмов, на основании сопоставления двух параметров показано, что активизирующее действие на аммонифицирующую функцию почвы в большей степени проявил диатомит, а ингибирующее действие на амилалитическую функцию – цеолит. Такие закономерности проявлялись в отношении инактивированной части микробиоты, что говорит о прямом положительном воздействии диатомовой породы на сохраняемость аммонифицирующей части зимогенной экологической ниши. Мобилизованная часть почвенных микроорганизмов также позитивно реагировала на вещество диатомита, что свидетельствует о возможности его влияния на стабилизацию потенциального микробиотического запаса аммонификаторов.

Отражением полученных изменений в численности изучаемых микроорганизмов служит микробиологический коэффициент минерализации органического вещества почвы, динамика которого представлена на рис. 1.

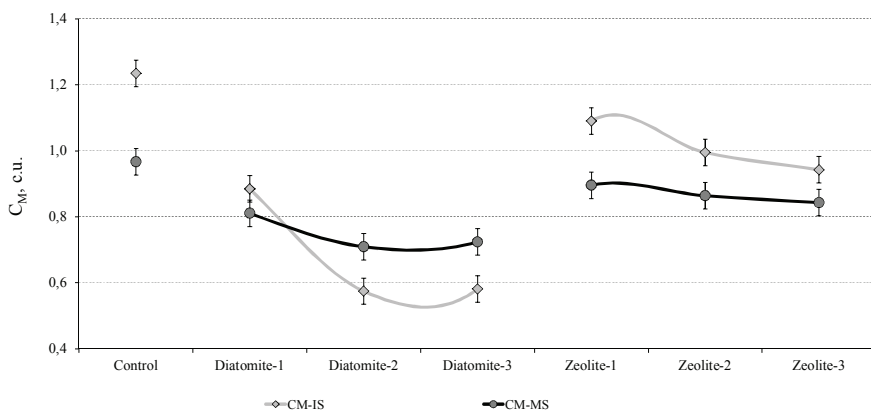


Рис. 1. Коэффициент микробиотической минерализации органического вещества в дерново-подзолистой почве в зависимости от вида и дозы высококремнистой породы (в среднем за 2015–2017 гг.). По горизонтали: вариант исследования, CM-IS и CM-MS – коэффициент минерализации инактивированной и мобилизированной почвы соответственно; по вертикали: C_M , c.u. – коэффициент минерализации, условные единицы [Fig. 1. Coefficient of microbiotic mineralization of organic matter in the sod-podsolic soil depending on the type and dose of high-siliceous rock (on average for 2015–2017). CM-IS - Coefficient of mineralization of inactivated soil and CM-MS - Coefficient of mineralization of mobilized soil; on the Y-axis: C_M , c.u. - Coefficient of mineralization, conventional unit]

Показано, что применение обеих пород в целом снижало значение коэффициента C_M . При этом в инактивированных образцах степень их воздействия на показатель оказалась значительнее. Наименьшие значения C_M установлены на вариантах с внесением в почву 6 и 12 т/га, где снижение доходило до 54% на вариантах с диатомитом и до 24% – с цеолитом по отношению к контрольным значениям. Из их полученной вариабельности показателей следует, что применение диатомовой породы, и особенно в высоких дозах способствовало снижению активности микробиологических процессов разложения органического вещества в почве (инактивированная часть микробиоты) с одновременным сохранением потенциала данной функции (уровень мобилизированной части). Внесение цеолита в почву также в незначительной степени снижало рассматриваемый показатель, однако однозначно не способствовало повышению потенциальной микробиологической активности в трансформации органического вещества, поскольку уровень кривой CM-MS по цеолиту оказался ниже его уровня C_M из устойчивой составляющей микробиоты (инактивированная часть).

Показатели общего количества микроорганизмов на МПА и КАА в инактивированном образце и в образце, максимально биологически активном, позволяют отразить степень микробиологической устойчивости почвы (рис. 2).

Вследствие изменения численности сапротрофных микроорганизмов в почве, произошедшего под действием диатомита, степень ее микробиологи-

ческой устойчивости повышалась на 17–27% по аммонифицирующей функции и снижалась на 21–23% по амилолитической функции в зависимости от дозы породы.

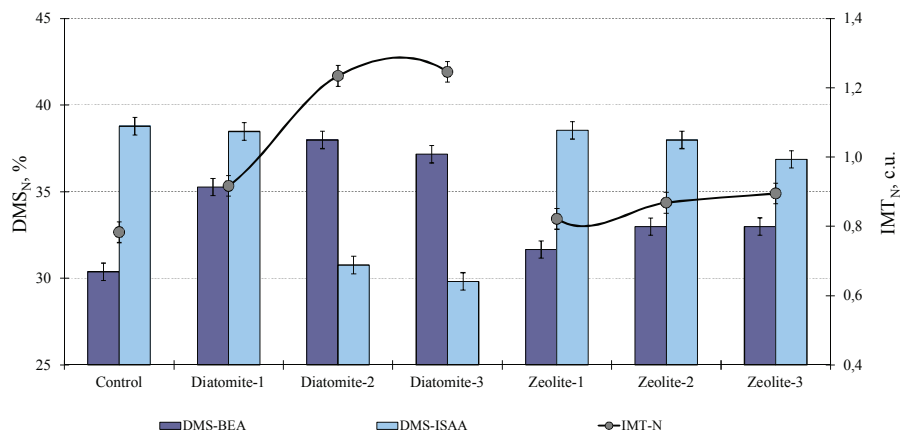


Рис. 2. Степень микробиологической устойчивости дерново-подзолистой почвы в зависимости от вида и дозы высокремнистой породы (в среднем за 2015–2017 гг.)

По горизонтали: вариант исследования, DMS-BEA и DMS-SAA – степень N-микробиологической устойчивости активности аммонифицирующих и амилолитических микроорганизмов соответственно, IMT-N – коэффициент интенсивности микробной трансформации N-содержащих органических веществ; по вертикали: DMS_N, % – микробиологическая устойчивость почвы, в процентах, IMT_N, c.u. – интенсивность микробной трансформации N-содержащих органических веществ, условные единицы.

[Fig. 2. Degree of microbiological stability of the sod-podsolic soil depending on the type and dose of high-siliceous rock (on average for 2015–2017). On the X-axis: research variant, DMS-BEA - Degree of N-microbiological stability of ammonifying microorganisms' activity and DMS-ISAA - Degree of N-microbiological stability of amyolytic microorganisms' activity, IMT-N - Coefficient of microbial transformation intensity of N-containing organic substances; on the Y-axis: DMS_N, % - Soil microbiological stability, as percentage, IMT_N, c.u. - Intensity of microbial transformation of N-containing organic substances, conventional units]

В результате чего показатель микробиологической трансформации азот-содержащего органического вещества возрастал до 58–60% по отношению к контролю.

На вариантах с применением цеолита в среднем за 3 года исследования наблюдалась схожая, но незначительная по активности тенденция. Здесь показатель DMS_N возрастал на 12–14% на вариантах с 2-й и 3-й дозами породы.

В целом по активности рассмотренной части сапротрофного микробного пула дерново-подзолистой почвы степень ее микробиологической окультуренности возрастала при применении обоих материалов (рис. 3).

Расчет данного коэффициента показал, что на фоне общего усиления микробиологической активности почвы (более чем в 2 раза на вариантах с

диатомитом и на 12–29% на вариантах с цеолитом) достаточно весомо повышалась сохраняемость потенциального микробного запаса L-стратегов (на 19–31% на вариантах с диатомитом и на 7–14% на вариантах с цеолитом). Ранее рассмотренное относительное расширение соотношения численности микроорганизмов в системе «МПА : КАА» диатомита позволяет говорить о его положительном влиянии на процессы насыщения сапротрофного микробного пула, что в итоге приводило к оптимизации микробиологической окультуренности почвы, в обычных условиях свойственной для типичного культурного процесса стабильного агроценоза дерново-подзолистых почв.

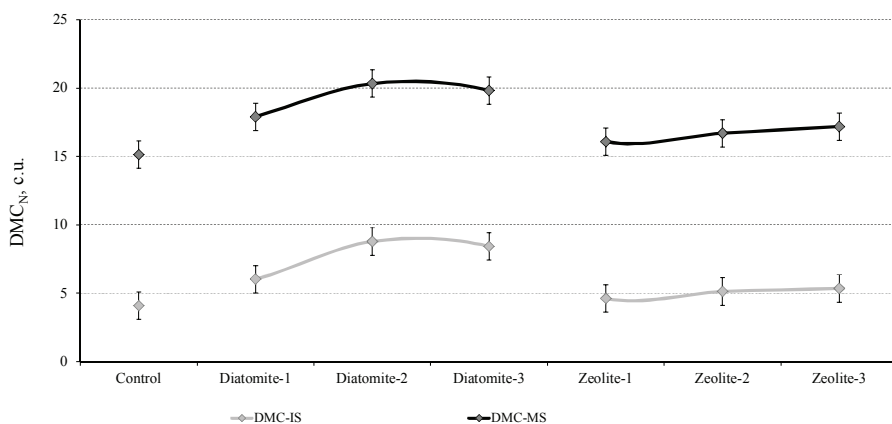


Рис. 3. Коэффициент микробиологической окультуренности почвы в зависимости от вида и дозы высококремнистой породы (в среднем за 2015–2017 гг.). По горизонтали: вариант исследования, DMC-IS и DMC-MS – коэффициент микробиологической окультуренности инактивированной и мобилизированной почвы соответственно; по вертикали: DMC_N , с. е. – микробиологическая окультуренность почвы, условные единицы [Fig. 3. Coefficient of microbiological cultural level of the soil depending on the type and dose of high-siliceous rock (on average for 2015–2017). DMC-IS - Coefficient of microbiological cultural level of inactivated soil and DMC-MS - Coefficient of microbiological cultural level of mobilized soil; on the Y-axis: DMC_N , c.u. - Microbiological cultural level of the soil, conventional units]

Количественным отражением рассмотренных выше биотических процессов, протекающих в почве под действием изучаемых пород, послужили относительное увеличение в ней микробной биомассы и оптимизация выделения углекислого газа («дыхания» почвы), динамика которых представлена на рис. 4.

Показано, что на вариантах с применением диатомовой породы при постепенном ежегодном увеличении углерода микробомассы в почве (с 5 до 11% на варианте Д1, с 6 до 16% на варианте Д2 и с 7 до 15% на варианте Д3) активность ее выделения углекислого газа снижалась относительно контрольных значений.

На вариантах с внесением цеолита отмечена схожая тенденция: более слабая в отношении микробной биомассы (в среднем за 3 года на 4% вне зависимости от дозы) и существенно резкая в отношении транспирации CO_2 – на 11–21%.

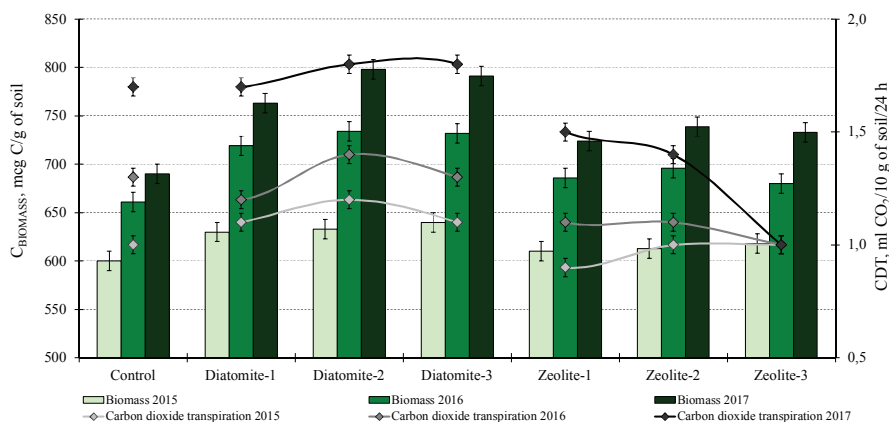


Рис. 4. Общая биомасса микроорганизмов в дерново-подзолистой почве и активность транспирации CO_2 в зависимости от вида и дозы высококремнистой породы. По горизонтали: вариант исследования, Biomass 2015, 2016 и 2017 – биомасса микроорганизмов в почве по годам исследования, Carbon dioxide transpiration 2015, 2016 и 2017 – интенсивность выделения углекислого газа («дыхания») из почвы по годам исследования; по вертикали: C_{BIOMASS} , mcg C/g of soil – количество мкг углерода микробной биомассы на г почвы, CDT, ml CO_2 /10 g of soil/24 h – количество мл углекислого газа на 10 г почвы в суточной экспозиции

[Fig. 4. General biomass of microorganisms in the sod-podsolic soil and activity of CO_2 transpiration depending on the type and dose of high-siliceous rock. Biomass 2015, 2016 and 2017 - Biomass of microorganisms in the soil by years of research, Carbon dioxide transpiration 2015, 2016 and 2017 - Intensity of carbon dioxide release ("respiration") from soil by years of research; on the Y-axis: C_{BIOMASS} , mcg C/g of soil - Number of mcg of microbic biomass carbon in g of soil, CDT, ml CO_2 /10 g of soil/24 h - Number of ml of carbon dioxide in 10 g of soil in daily exposition]

По-видимому, вещество диатомита способствовало повышению микробной биомассы почвы за счет активной микробной деградации. Цеолитовые компоненты также оптимизировали данный показатель, однако, судя по интенсивности почвенного «дыхания», в большей степени способствовали ингибированию процессов разложения органического вещества почвы до конечных продуктов.

Выводы

1. Взаимодействие высоких доз диатомита с дерново-подзолистой легкосуглинистой почвой приводит к увеличению активности ее аммонифицирующей микробной ассоциации в 1,3–1,5 раза и снижению активности аμιлолитической группы микроорганизмов в 1,4–1,7 раза. Применение цеолитовой породы имеет аналогичное, но менее выраженное направление.

2. Степень устойчивости микробиологической активности почвы под действием диатомита возрастает на 17–27% относительно аммонифицирующих Л-стратегов и снижается на 21–23% относительно аμιлолитической группы

бактерий. В данных условиях показатель микробиологической окультуренности почвы возрастает более чем в 2 раза в сохраняемой части микробиоты и на 31–34% в биохимически активной части. Активность микробной трансформации азотсодержащего органического вещества увеличивается до 58–60%. Поскольку в течение лет исследования на фоне действия диатомита микробная биомасса в почве увеличивалась в среднем на 11%, интенсивность ее транспирации CO_2 постепенно снижалась, а гумусовое состояние имеет удерживаемый характер, очевидно, что процессы трансформации органических компонентов направлены в сторону усложнения и активно вовлекаются непосредственно в метаболизм почвообитающих микроорганизмов. Последнее, несомненно, имеет позитивное значение с точки зрения активного участия микробиоты в образовании гумусовых матриц в почве.

Коллектив авторов выражает благодарность генеральному директору ООО «Элитхоз» (Борский район Нижегородской области) Анатолию Германовичу Пушкинову за предоставленную возможность проведения микрополевых исследований – участок поля и высококачественный посевной материал зерновых культур.

Литература

1. Иванов И.В. Общие вопросы эволюции почв // Эволюция почв и почвенного покрова. Теория, разнообразие природной эволюции и антропогенных трансформаций почв. М.: ГЕОС, 2015. С. 20–38.
2. Griffiths B.S., Bonkowski M., Roy J., Ritz K. Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 16. PP. 49–61. doi: 10.1016/S0929-1393(00)00081-0
3. Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экология почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2012. 412 с.
4. Соколов М.С., Марченко А.И., Санин С.С., Торопова Е.Ю., Чулкина В.А., Захаров А.Ф. Здоровье почвы агроценозов как атрибут ее качества и устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам // Известия ТСХА. 2009. № 1. С. 13–22.
5. Kuan H.L., Hallett P.D., Griffiths B.S., Gregory A.S., Watts C.W., Whitmore A.P. The biological and physical stability and resilience of a selection of Scottish soils to stresses // European Journal of Soil Science. 2007. Vol. 58. PP. 811–821. doi: 10.1111/j.1365-2389.2006.00871.x
6. van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., van Diepeningen A.D., de Vos O.J., Blok W.J. Relation between soil health, wave like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management // European Journal of Plant Pathology. 2006. Vol. 115. PP. 105–122. doi: 10.1007/s10658-005-1250-8
7. Козлов А.В., Селицкая О.В. Значение микроорганизмов в поддержании устойчивости почв к воздействию антропогенных факторов // Вестник Мининского университета. 2015. № 3 (11). С. 27.
8. Колесников С.И., Ярославцев М.В., Спивакова Н.А., Казеев К.Ш. Сравнительная оценка устойчивости биологических свойств черноземов юга России к загрязнению Cr, Cu, Ni, Pb в модельном эксперименте // Почвоведение. 2013. № 2. С. 195–200. doi: 10.7868/S0032180X13020081

9. Кураков А.В., Козлова Ю.Е. Устойчивость микробного комплекса дерново-подзолистых почв к действию минеральных удобрений // Почвоведение. 2002. № 5. С. 595–600.
10. Мосина Л.В., Мерзлая Г.Е. Микробиологическая диагностика состояния системы почва – растение на сенокосах при внесении компостов на основе осадков сточных вод // Известия ТСХА. 2010. № 1. С. 18–27.
11. Сорокин Н.Д., Гродницкая И.Д., Шапченко О.А., Евграфова С.Ю. Экспериментальная оценка устойчивости почвенного микробиоценоза при химическом загрязнении // Почвоведение. 2009. № 6. С. 701–707.
12. Чимитдоржиева И.Б., Цыдыпов В.Ц., Абашеева Н.Е. Влияние лантана на биологическую активность и экологическую устойчивость аммонифицирующих и нитрифицирующих микроорганизмов в вегетационных опытах // Агрохимия. 2009. № 3. С. 60–65.
13. Crecchio C., Gelsomino A., Ambrosoli R., Minati J.L., Ruggiero P. Functional and molecular responses of soil microbial communities under differing soil management practices // Soil Biology & Biochemistry. 2004. Vol. 36. PP. 1873–1883. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.05.008
14. Karthikeyan S., Wolfaardt G.M., Korber D.R., Caldwell D.E. Functional and structural responses of degradative microbial community to substrates with varying degrees of complexity in chemical stricture // Microbial Ecology. 1999. Vol. 38. PP. 215–224. doi: 10.1007/s002489900171
15. Orwin K.H., Wardle D.A. Plant species composition effects on belowground properties and the resistance and resilience of the soil microflora to a drying disturbance // Plant and Soil. 2005. Vol. 278. PP. 205–221. doi: 10.1007/s11104-005-8424-1
16. Seghers D., Kristof V., Reheul D., Bulcke R., Siciliano S.D., Verstraete W., Top E.M. Effect of long term herbicide applications on the bacterial community structure and function in an agricultural soil // Microbial Ecology. 2003. Vol. 46(2). PP. 139–146. doi: 10.1016/S0168-6496(03)00205-8
17. Бочарникова Е.А., Матыченков В.В., Матыченков И.В. Кремниевые удобрения и мелиоранты: история изучения, теория и практика применения // Агрохимия. 2011. № 7. С. 84–96.
18. Самсонова Н.Е. Кремний в растительных и животных организмах // Агрохимия. 2019. № 1. С. 86–96. doi: 10.1134/S0002188119010071
19. Матыченков И.В., Хомяков Д.М., Пахненко Е.П., Бочарникова Е.А., Матыченков В.В. Подвижные кремниевые соединения в системе почва–растение и методы их определения // Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение. 2016. № 3. С. 37–46.
20. Kulikova A.Kh., Kozlov A.V., Toigildin A.L. Influence of silicon containing preparations on agrochemical properties of sod and podzolic soil and yielding capacity of crops // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. 2018. Vol. 9(2). PP. 432–436.
21. Козлов А.В., Куликова А.Х., Копосова Н.Н. Влияние диатомита, цеолита и бентонитовой глины на показатели физико-химического состояния дерново-подзолистой почвы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2-2. С. 275–280.
22. Козлов А.В., Куликова А.Х. Влияние высококремнистых пород на структуру, численность и ферментативную активность целлюлозосапротрофного микробного пула дерново-подзолистой почвы в условиях выращивания озимой пшеницы и картофеля // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2016. № 1 (33). С. 56–65.
23. Козлов А.В., Куликова А.Х., Уромова И.П. Влияние высококремнистых пород (диатомита, цеолита и бентонитовой глины) на активность олиготрофного и автохтонного микробного пула дерново-подзолистой почвы // Вестник Томского

- государственного университета. Биология. 2017. № 4 (40). С. 44–65. doi: 10.17223/19988591/40/3
24. Кусова Н.В., Степанова Л.П. Кипящие камни (цеолиты): список литературы. Орел : ОрелГАУ, 2005. 18 с.
25. Наумов В.Д. География почв. Почвы России. М. : Проспект, 2016. 344 с.
26. Экология микроорганизмов / под ред. А.И. Нетрусова. М. : Юрайт, 2015. 268 с.
27. Муха В.Д. Естественно-антропогенная эволюция почв (общие закономерности и зональные особенности). М. : КолосС, 2004. 271 с.
28. Практикум по микробиологии : учеб. пособие для студентов вузов / А.И. Нетрусов, М.А. Егорова, Л.М. Захарчук и др. ; под ред. А.И. Нетрусова. М. : Академия, 2005. 608 с.
29. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.
30. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : ИД Альянс, 2011. 352 с.
31. Коростелева Л.А., Кошаев А.Г. Основы экологии микроорганизмов. СПб. : Лань, 2013. 240 с.
32. van Diepeningen A.D., de Vos O.J., Korthals G.W., van Bruggen A.H.C. Effects of organic versus conventional management on chemical and biological parameters in agricultural soils // *Applied Soil Ecology*. 2006. Vol. 31. PP. 120–135. doi: 10.1016/j.apsoil.2005.03.003
33. Zelenev V.V., van Bruggen A.H.C., Semenov A.M. Modeling wave-like dynamics of oligotrophic and copiotrophic bacteria along wheat roots in response to nutrient input from a growing root tip // *Ecological Modeling*. 2005. Vol. 188 (2–4). PP. 404–417. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.01.046
34. Туев Н.А. Микробиологические процессы гумусообразования. М. : Агропромиздат, 1989. 239 с.
35. Govaerts B., Mezzalama M., Unno Y., Sayre K.D., Luna-Guido M., Vanherck K., Dendooven L., Deckers J. Influence of tillage, residue management, and crop rotation on soil microbial biomass and catabolic diversity // *Applied Soil Ecology*. 2007. Vol. 37. PP. 18–30. doi: 10.1016/j.apsoil.2007.03.006

*Поступила в редакцию 26.10.2018 г.; повторно 09.03.2019 г.;
принята 15.05.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.*

Авторский коллектив:

Козлов Андрей Владимирович – доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры экологического образования и рационального природопользования, зав. лабораторным комплексом «Эколого-аналитическая лаборатория мониторинга и защиты окружающей среды», факультет естественных, математических и компьютерных наук, Нижегородский государственный педагогический университет имени К. Минина (Россия, 603950, г. Нижний Новгород, ул. Ульянова, 1).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3034-656>

E-mail: a_v_kozlov@mail.ru

Куликова Алевтина Христововна – д-р с.-х. наук, профессор, зав. кафедрой почвоведения, агрохимии и агроэкологии, Факультет агротехнологий, земельных ресурсов и пищевых производств, Ульяновский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина (Россия, 432017, г. Ульяновск, б-р Новый Венец, 1).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-7327-3742>

E-mail: agroec@yandex.ru

Селицкая Ольга Валентиновна – канд. биол. наук, доцент, зав. кафедрой микробиологии и иммунологии, Факультет почвоведения, агрохимии и экологии, Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева (Россия, 127750, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49).

E-mail: selitskayaolga@gmail.com

Уромова Ирина Павловна – д-р с.-х. наук, доцент, профессор кафедры биологии, химии и биолого-химического образования, зав. научно-образовательным центром «Биотехнология», факультет естественных, математических и компьютерных наук, Нижегородский государственный педагогический университет имени К. Минина (Россия, 603950, г. Нижний Новгород, ул. Ульянова, 1).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-1000-3603>

E-mail: uromova2012@yandex.ru

For citation: Kozlov AV, Kulikova AH, Selitskaya OV, Uromova IP. Stability of microbiological activity of the sod-podsolic soil when applying diatomite and zeolite. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:26-47. doi: 10.17223/19988591/46/2 In Russian, English Summary

Andrey V. Kozlov¹, Alevtina H. Kulikova², Olga V. Selitskaya³, Irina P. Uromova¹

¹Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Nizhny Novgorod, Russian Federation

²Stolypin Ulyanovsk State Agricultural University, Ulyanovsk, Russian Federation

³Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

Stability of microbiological activity of the sod-podsolic soil when applying diatomite and zeolite

At present, the analysis of the state of soil biotic complex when using non-traditional materials, such as high-silicon rocks is an important problem in the field of agronomic soil science. The aim of this research was to assess the state of the basic microbial participants of the L-selection survival strategy (ammonifying and amylolytic consortia) in conjunction with hydrolase enzymatic activity of the sod-podzolic soil under high doses of diatomite and zeolite rocks with subsequent assessment of the stability of the considered part of microbiota.

We studied the effect of different doses (3, 6 and 12 t/ha) of diatomite of the Inzensky deposit (Ulyanovsk region) and zeolite of the Hotynetsky deposit (Oryol region) on the number of ammonifying and amylolytic microorganisms and on hydrolase enzymatic activity of soil in a microfield experiment (2015-2017) carried out in the sod-podzolic light loamy soil (WRB - Retisols) of Nizhny Novgorod region (56°31'13.00"N 44°06'57.37"E). Field experiments were conducted according to the generally accepted rules for small-plot field studies (the registration area of the plot was 1 m², the location of the plot was randomized, and replication was fourfold). Analytical studies included the number of microorganisms with Koch's pour plate method using beef-extract agar (BEA) and Inorganic Salt Starch Agar (ISSA), protease enzymatic activity using the ninhydrin spectrophotometric method, invertase using the gravimetric method with Fehling's solution, the intensity of carbon dioxide gas transpiration from soil by standard gasometrical method, and the biomass of microorganisms in the soil by rehydration method. The stability of the soil microbial pool was assessed by a two-phase method, in which the inactivated state characterizes the soil capacity to preserve a certain microbial niche (microbiological resistance), and the mobilized phase describes the potential microbiological activity in the soil, that is the most possible biochemical "reserve" of the microbial consortium under study.

The results of our three-year microfield experiment with the use of diatomite showed that, on average, during a three-year microfield experiment with the use of diatomite, the number of inactivated ammonifying microorganisms maximally increased up to 42%, and that of mobilized ones up to 13% (See Table 1). A similar, but a less active pattern was observed in the mobilized samples. When using zeolite rock, we observed a tendency to optimize both phases of the ammonifying group of microorganisms.

The number of inactivated amylolytic microorganisms decreased by 34% when using diatomite and by 13% when using zeolite, and when mobilizing the soil, there was a decrease to 17% and 8% respectively. The activity of the proteolytic enzyme system of the soil was found: on average, over 3 years the activity of protease enzymes increased up to 38% due to the use of diatomite and up to 11% of zeolite rock (See Table 2). The activity of invertase enzymes began to decline in the second year of the study with an increase in the dose of each of the rocks and was prolonged to the end of the experiment. The measure of decline turned out to be more significant in the variants with diatomite material (up to 8-11%) than with zeolite (up to 3-6%). The use of both rocks reduced the value of the mineralization coefficient of the organic matter of C_M (See Fig. 1). In inactivated samples, the degree of their impact on the indicator was more significant. The smallest C_M values were established in the variants with 6 and 12 t/ha of application in the soil, where the decline reached 54% in the variants with diatomite and up to 24% with zeolite. The use of diatomite rock, especially in high doses, contributed to a decrease in the activity of microbiological processes of decomposition of organic matter in the soil (inactivated part of the microbiota), while maintaining the potential of this function (the level of the mobilized part). The application of zeolite in the soil slightly reduced the indicator under consideration, but it definitely did not contribute to an increase in potential microbiological activity in the transformation of organic components. The degree of microbiological resistance of the soil, depending on the dose of diatomite, increased by 17-27% in ammonifying function and decreased by 21-23% in amylolytic one. The index of microbiological transformation of nitrogen-containing organic matter increased up to 58-60% relative to the control group (See Fig. 2). In variants with the use of zeolite, on average over 3 years of research, we observed a similar trend but with an insignificant activity. Here, the exponent of N-microbiological resistance (DMS_N) increased by 12-14% in variants with the 2nd and 3rd doses of rocks. The coefficient of soil microbiological cultivation DMC_N showed (See Fig. 3) that against the background of a general increase in soil microbiological activity (more than 2 times in variants with diatomite and by 12-29% in tests with zeolite) the persistence of potential microbial reserve of L-strategies significantly increased (by 19-31% in tests with diatomite and by 7-14% in variants with zeolite). We demonstrated (See Fig. 4) that in the variants with the use of diatomite rock with a gradual annual increase in carbon of the microbial mass in the soil (from 5% to 11% with D1, from 6% to 16% with D2 and from 7% to 15% with D3) the activity of carbon dioxide release from it decreased. The tests with the application of zeolite showed a similar tendency: a weak one with respect to the microbial biomass (on average, for 3 years by 4%, regardless of dose) and significantly sharp with respect to CO_2 transpiration by 11-21%. Due to the above-described change in the number of basic saprotrophic soil microorganisms, its hydrolase activity, soil microbial biomass and its "respiration" under the influence of diatomite, as well as due to shifts in microbially-dependent indicators of the organic matter mineralization, microbiological stability and soil cultivation, components are subject to change under its action, are directed towards complication and are actively and directly involved in the microbial metabolism. The latter, undoubtedly, has a positive meaning in terms of active participation of the microbial pool in the formation of humic substances in the soil.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 35 References.

Key words: opal-cristobalite and clinoptilolite rocks; number of saprotrophic microorganisms; glycolase enzymatic activity; microbiological stability of soil.

Acknowledgment: The authors are grateful to AG Pushkov, General Director of "Elithoz" LLC (Borsky district, Nizhny Novgorod Region) for the given opportunity to carry out microfield studies: a field site and high-quality crop seeds.

References

1. Ivanov IV. Obshchiye voprosy evolyutsii pochv [General questions of soil evolution]. In: *Evolutsiya pochv i pochvennogo pokrova. Teoriya, raznoobraziye prirodnoy evolyutsii i antropogennykh transformatsiy pochv* [Evolution of soils and soil cover. Theory, diversity of natural evolution and anthropogenic transformations of soils]. Ivanov IV and Kudayarov VN, editors. Moscow: GEOS Publ.; 2015. pp. 20-38. In Russian
2. Griffiths BS, Bonkowski M, Roy J, Ritz K. Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology*. 2001;16:49-61. doi: [10.1016/S0929-1393\(00\)00081-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00081-0)
3. Dobrovolyskiy GV, Nikitin ED. *Ekologiya pochv* [Soil Ecology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2012. 412 p. In Russian
4. Sokolov MS, Marchenko AI, Sanin SS, Toropova EYu, Chulkina VA, Zakharov AF. Zdorov'ye pochvy agrotsenozov kak atribut eye kachestva i ustoychivosti k bioticheskim i abioticheskim stressoram [Health of agrocenosis soil as an attribute of its quality and resistance to biotic and abiotic stressors]. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skokhozyaystvennoy Akademii*. 2009;1:13-22. In Russian
5. Kuan HL, Hallett PD, Griffiths BS, Gregory AS, Watts CW, Whitmore AP. The biological and physical stability and resilience of selection of Scottish soils to stresses. *European J Soil Science*. 2007;58:811-821. doi: [10.1111/j.1365-2389.2006.00871.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00871.x)
6. van Bruggen AHC, Semenov AM, van Diepeningen AD, de Vos OJ, Blok WJ. Relation between soil health, wave like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management. *Eur J Plant Pathol*. 2006;115:105-122. doi: [10.1007/s10658-005-1250-8](https://doi.org/10.1007/s10658-005-1250-8)
7. Kozlov AV, Selitskaya OV. Value of microorganisms in maintenance of soils stability to influence of anthropogenesis factors. *Vestnik Mininskogo Universiteta = Vestnik of Minin University*. 2015;3(11):27. In Russian
8. Kolesnikov SI, Yaroslavtsev MV, Spivakova NA, Kazeev KS. Comparative assessment of the biological tolerance of chernozems in the south of Russia towards contamination with Cr, Cu, Ni, and Pb in a model experiment. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(2):176-181. doi: [10.7868/S0032180X13020081](https://doi.org/10.7868/S0032180X13020081)
9. Kurakov AV, Kozlova YuE. Ustoychivost' mikrobnogo kompleksa dernovo-podzolistykh pochv k deystviyu mineral'nykh udobreniy [Tolerance of the microbial complex of soddy-podzolic soils to the impact of mineral fertilizers]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 2002;5:595-600. In Russian
10. Mosina LV, Frozen GE. Mikrobiologicheskaya diagnostika sostoyaniya sistemy pochva – rasteniye na senokosakh pri vnesenii kompostov na osnove osadkov stochnykh vod [Microbiological diagnostics of the soil-plant system condition at haymakings when introducing composts on the basis of sewage rainfall]. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skokhozyaystvennoy Akademii*. 2010;1:18-27. In Russian
11. Sorokin ND, Grodnitskaya ID, Shapchenkova OA, Evgrafova SYu. Experimental assessment of the microbocenosis stability in chemically polluted soils. *Eurasian Soil Science*. 2009;42(6):701-707.
12. Chimtdorzhieva IB, Tsydyrov VT, Abasheeva NE. Vliyaniye lantana na biologicheskuyu aktivnost' i ekologicheskuyu ustoychivost' ammonifitsiruyushchikh i nitrifitsiruyushchikh mikroorganizmov v vegetatsionnykh opytakh [Effect of lanthanum on the biological activity and ecological stability of ammonifying and nitrifying microorganisms in pot experiments]. *Agrokhimiya = Agricultural Chemistry*. 2009;3:60-65. In Russian
13. Crecchio C, Gelsomino A, Ambrosoli R, Minati JL, Ruggiero P. Functional and molecular responses of soil microbial communities under differing soil management practices. *Soil Biology & Biochemistry*. 2004;36:1873-1883. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.05.008](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.008)

14. Karthikeyan S, Wolfaardt GM, Korber DR, Caldwell DE. Functional and structural responses of degradative microbial community to substrates with varying degrees of complexity in chemical structure. *Microbial Ecology*. 1999;38:215-224. doi: [10.1007/s002489900171](https://doi.org/10.1007/s002489900171)
15. Orwin KH, Wardle DA. Plant species composition effects on belowground properties and the resistance and resilience of the soil microflora to a drying disturbance. *Plant and Soil*. 2005;278:205-221. doi: [10.1007/s11104-005-8424-1](https://doi.org/10.1007/s11104-005-8424-1)
16. Seghers D, Kristof V, Reheul D, Bulcke R, Siciliano SD, Verstraete W, Top EM. Effect of long term herbicide applications on the bacterial community structure and function in an agricultural soil. *Microbial Ecology*. 2003;46(2):139-146. doi: [10.1016/S0168-6496\(03\)00205-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00205-8)
17. Bocharnikova EA, Matychenkov VV, Matychenkov IV. Kremniyevyye udobreniya i melioranty: istoriya izucheniya, teoriya i praktika primeneniya [Silicon fertilizers and ameliorants: The history of study and the theory and practice of application]. *Agrokimiya = Agricultural Chemistry*. 2011;7:84-96. In Russian
18. Samsonova N.E. Silicon in soils, plant and animal organisms. *Agrokimiya = Agricultural Chemistry*. 2019;1:86-96. doi: [10.1134/S0002188119010071](https://doi.org/10.1134/S0002188119010071) In Russian
19. Matychenkov IV, Khomiakov DM, Pakhnenko EP, Bocharnikova EA, Matychenkov VV. The mobile Si-rich compounds in the soil-plant system and methods for their determination. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie = Moscow University Soil Science Bulletin*. 2016;3:37-46. In Russian
20. Kulikova AH, Kozlov AV, Toigildin AL. Influence of silicon containing preparations on agrochemical properties of sod and podzolic soil and yielding capacity of crops. *Research J Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. 2018;9(2):432-436.
21. Kozlov AV, Kulikova AH, Kuposova NN. Influence of diatomite, zeolite and bentonite clay on indicators of physical and chemical condition of cespitose-podzolic soil. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(2-2):275-280. In Russian
22. Kozlov AV, Kulikova AH. Influence of high-silicon rocks on the structure, quantity and enzymatic activity of cellulose saprotrophic microbial pool derno-podzolic soil under the conditions of winter wheat and potatoes. *Vestnik Ul'yanovskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii = Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy*. 2016;1(33):56-65. In Russian
23. Kozlov AV, Kulikova AH, Uromova IP. Effect of high-siliceous rocks (diatomite, zeolite and bentonite clay) on the activity of the oligotrophic and autochthonous microbial pool in sod-podzolic soil. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:44-65. doi: [10.17223/19988591/40/3](https://doi.org/10.17223/19988591/40/3) In Russian, English Summary
24. Kusova NV, Stepanova LP. Kipyashchiye kamni (tseolity): spisok literatury [The boiling stones (zeolites): List of references]. Orel: Orel'GAU Publ.; 2005. 18 p. In Russian
25. Naumov VD. Geografiya pochv. Pochvy Rossii [Geography of soils. Soils of Russia]. Moscow: Prospekt Publ.; 2016. 344 p. In Russian
26. Netrusov AI, Bonch-Osmolovskaya EA, Gorlenko VM, Ivanov MV, Karavayko GI, Kozhevin PA, Kolotilova NN, Kotova IB, Maksimov VN, Nozhevnikova AN, Semenov AM, Turova TP, Yudina TG. Ekologiya mikroorganizmov [Ecology of microorganisms]. Netrusov AI, editor. Moscow: Yurayt Publ.; 2015. 268 p. In Russian
27. Muha VD. Estestvenno-antropogennaya evolyutsiya pochv (obshchiye zakonomernosti i zonal'nyye osobennosti) [Natural and anthropogenic evolution of soils (General regularities and zone features)]. Moscow: Kolossus Publ.; 2004; 271 p. In Russian
28. Netrusov AI, Egorova MA, Zakharchuk LM, Kolotilova NN, Kotova IB, Semenova EV, Tatarinova NYu, Ugol'kova NV, Tsavkelova EA, Bobkova AF, Bogdanov AG, Danilova IV, Dinarieva TYu, Zinchenko VV, Ismailov AD, Kurakov AV, Maksimov VN, Mil'ko ES,

- Nikitina EP, Ryzhkova EP, Semenov AM, Khomyakova DV, Cherdyntseva TA, Yudina TG. Praktikum po mikrobiologii [Workshop on Microbiology]. Netrusov AI, editor. Moscow: Akademiya Publ.; 2005. 608 p. In Russian
29. Khaziev FKh. Metody pochvennoy enzimologii [Methods of soil enzymology]. Moscow: Nauka Publ.; 2005. 252 p. In Russian
30. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Methods of field experiment (With the basics of statistical processing of research results)]. Moscow: Alyans Publ.; 2011. 352 p. In Russian
31. Korosteleva LA, Koshchayev AG. Osnovy ekologii mikroorganizmov [Fundamentals of microbial ecology]. Saint-Petersburg: Lan Publ.; 2013. 240 p. In Russian
32. van Diepeningen AD, de Vos OJ, Korthals GW, van Bruggen AHC. Effects of organic versus conventional management on chemical and biological parameters in agricultural soils. *Applied Soil Ecology*. 2006;31:120-135. doi: [10.1016/j.apsoil.2005.03.003](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.03.003)
33. Zelenov VV, van Bruggen AHC, Semenov AM. Modeling wave-like dynamics of oligotrophic and copiotrophic bacteria along wheat roots in response to nutrient input from a growing root tip. *Ecological Modeling*. 2005;188(2-4):404-417. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2005.01.046](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.046)
34. Tuev NA. Mikrobiologicheskiye protsessy gumusobrazovaniya [Microbiological processes of humus formation]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 239 p. In Russian
35. Govaerts B, Mezzalama M, Unno Y, Sayre KD, Luna-Guido M, Vanherck K, Dendooven L, Deckers J. Influence of tillage, residue management, and crop rotation on soil microbial biomass and catabolic diversity. *Applied Soil Ecology*. 2007;37:18-30. doi: [10.1016/j.apsoil.2007.03.006](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.03.006)

Received 26 October 2018; Revised 09 March 2019;

Accepted 15 May 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Kozlov Andrey V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Ecological Education and Rational Environmental Management, Head of the Laboratory Complex "Ecological and Analytical Laboratory of Monitoring and Environment Protection", Faculty of Natural, Mathematical and Computer Sciences, Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, 1 Ulyanov Str., Nizhny Novgorod 603950, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3034-6566>

E-mail: a_v_kozlov@mail.ru

Kulikova Alevtina H, Dr. Sci. (Agric.), Professor, Head of the Department of Soil Science, Agrochemistry and Agroecology, Faculty of Agrotechnologies, Land Resources and Food Productions, Stolypin Ulyanovsk State Agricultural University, 1 Novyy Venets Bl., Ulyanovsk 432017, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-7327-3742>

E-mail: agroec@yandex.ru

Selitskaya Olga V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Head of the Department of Microbiology and Immunology, Faculty of Soil Science, Agrochemistry and Ecology, Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, 49 Timiryazevskaya Str., Moscow 127550, Russian Federation

E-mail: selitskayaolga@gmail.com

Uromova Irina P, Dr. Sci. (Agric.), Professor, Head of the Department of Biology, Chemistry and Biological and Chemical Education, Head of the Scientific and Educational Center "Biotechnology", Faculty of Natural, Mathematical and Computer Sciences, Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, 1 Ulyanov Str., Nizhny Novgorod 603950, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-1000-3603>

E-mail: uromova2012@yandex.ru

БОТАНИКА

UDC 581.524.2(470.56)
doi: 10.17223/19988591/46/3

Olga I. Sumina, Elena M. Koptseva

Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russian Federation

Seed distribution drivers at an early stage of vegetation development in a sand quarry

Distribution of viable seeds on the bare ground slope in a sand quarry located in the vicinity of Saint-Petersburg was studied in relation to the relief of the ground surface, species composition of pioneer communities and surrounding vegetation, as well as the timing of a growing season. Seeds were found even on bare ground and poorly vegetated sites. Ground contains three times more seeds in autumn than in early summer. Most of seeds belonged to perennial grasses (mainly anemochorous, apophytes, and weeds), with a few coming from other life-forms (from annuals to trees), which were spread in the quarry or in the surrounding vegetation. Seeds concentrated on the slope, their number was the lowest in the quarry bottom in both observation periods, since conditions favored to plant germination there. The microrelief of the ground surface can also influence seed distribution: in June, viable seeds mostly located in depressions. We suppose that in dissemination period, seeds of anemochorous plants concentrate on hillocks which trap them; however, more data is needed to conclusively prove this hypothesis.

The paper contains 3 Tables, 3 Figures and 49 References.

Keywords: seed bank; natural recovery; pioneer vegetation; viable seeds; seasonal dynamics; relief; safe sites.

Introduction

Seed bank, consisting of all viable seeds present in soil [1, 2] is not only a “common characteristic of many plant species, which allow storage of genetic diversity” [3:29] or “plant regeneration strategy, buffering environmental variation to allow species persistence” [4:201], but also one of the mechanisms of plant communities’ self-regulation [5] and the source of their hidden biodiversity.

Seed banks have been studied extensively since the 19-th century (the first publication in 1825 belongs to Dureau de la Malle [6]), and the obtained results showed that the role of the below-ground plant community is much more significant than just the above-ground part we observe. Most research focused on comparison of plant community and seed bank species composition or assessment of its quantifying changes, but “the processes that govern assembly of the soil seed

bank following severe habitat disturbance are poorly understood” [7:58]. Little is known about details of seed bank formation process during the early plant community development. E. Chaideftou and co-authors [8] noted that especially little is known about the seed bank inter-annual temporal turnover, and they studied the seed bank composition in permanent plots from year to year. However, the seed bank dynamics during a single year period also has evident ecological importance and must be investigated.

Nowadays, large areas of land are impacted by mechanical disturbances, which destroy their soil and vegetation covers completely. The natural recovery of these bare grounds and the set of colonist-species depend on local flora resources [9-12]. Most of pioneer species are anemochorous [13], so the seed bank should form via “seed rain”. Seeds inflow and outflow from the soil bank (via germination, death, water erosion, etc.) happen constantly, so the seed bank is a very dynamic unit.

The species diversity of pioneer communities does not only depend on the success of seed distribution, but also on plant germination, growth, and endurance [14]. The reserve of propagules is always more than the number of seedlings and thriving plants, and the quality of substrate plays an important role in the safety of pioneer species [15]. For example, the high ground density causes a reduction in germination [16] or lack of moisture leads to the death of seedlings [17]. It is well known that natural vegetation recovery is strongly influenced by substrate properties [18, 19]. Open grounds of disturbed sites are unfavorable to plant sprouts because of intensive insolation, extreme fluctuations of soil temperatures, rapid drying of substrate surface, etc. [20]. Plant individuals distribution depends on micro-topography of the ground surface [21, 22], even small depressions contributing to seed accumulation [23, 24]. Seeds gathering in depressions keep their viability better [25], thanks to accumulation of fine material and snow, leading to better moistening. The speed of colonization and pioneer species richness depend on proportion of fine (clay) fractions in the substrate [12, 26-28], due to the fact that the high content of these fractions increases water holding capacity of soil [23]. At the initial stage of primary succession, moistening plays an extremely important role, since plants suffer from nutrient deficit [26, 29], so the colonization process always depends on ground moisture [30, 31].

The territory disturbed by bulldozing or other techniques is often a patchwork of microhabitats (or “microsites”), which differ sharply in their properties (temperature, moisture, nutrients, etc.), including their suitability for settlement, survival, and growth of plants [1, 32]. The favorable microhabitats are referred to as “safe sites” [1]. Natural vegetation recovery is controlled by various abiotic factors, which can be unfavorable to plants (dryness, high temperature of ground surface, excessive solar lighting, strong wind, etc.), and as a result, species are able to survive within safe sites only [24].

The trend of regenerative succession depends on habitat local conditions, according to one point of view [18, 29, 33], or on plant diasporas’ distribution at the

beginning of colonization, according to another [15, 34]. One of the interpretations of the Egler's Initial Floristic Composition model [35] suggests that seeds from all seral stages are present in the initial vegetation [36], but another scenario (gradual seed bank formation) is possible, as well.

The aim of our research is to receive data on seed distribution on the disturbed territory under influence of the surface relief, the season of the vegetation period and plant cover species composition. The study used the example of a sand quarry, because such quarries are widespread in different regions, which gives an opportunity to compare the obtained results in the future.

Materials and methods

The study was carried out in 2014, in the vicinity of Saint-Petersburg, Russia (southern taiga subzone; 60°05'30"N, 30°26'52"E). A small sand quarry (about 7500 m²) was located on a hill, previously occupied by a grass birch forest. The top of the hill and its eastern slope were completely destroyed by quarrying. In spite of sand extraction ceasing in 2006, even 8 years later there were sites of open ground within the quarry. In 2015, sand extraction was restarted, and we had no possibility to continue our study, so all obtained results were collected during one year.

The data were collected on a sandy slope (eastern exposition, approximately 30-35°, the length about 25 m) covered by patchy vegetation, so the total plant cover varied from 0 to 20% in different places. Adjacent vegetation consisted of a fragment of the birch forest, meadows with grasses and weeds, and communities dominated by *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. or *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, occurring in spots at the quarry bottom.

We address the following questions: (1) Is the seed bank (consisting of viable seeds) present at disturbed sites with bare ground and poorly developed pioneer vegetation? (2) What is the difference between the seed bank composition in the beginning and the end of a growing season? (3) How is the seed bank composition influenced by the relief of the ground surface and the surrounding vegetation?

Ground samples were taken by core with cross section of 4×4 cm, immersed to the depth of 5 cm [37], their number was determined in accordance with the published recommendations [38] (See below). The samples were placed in craft-paper bags and kept in a dark dry place. The plan of data collection allowed us to assess such factors affecting the seed bank as:

Timing of the growing season. To reveal the dynamics of seeds in the ground, we collected data when most of viable seeds germinated at the end of June (28.06.2014), and at the end of the growing season (7.09.2014), when most of new seeds had already matured.

Location. Ground samples were collected from 4 positions in the relief: top of the slope, its middle and foot, and the bottom of the quarry (Fig. 1).

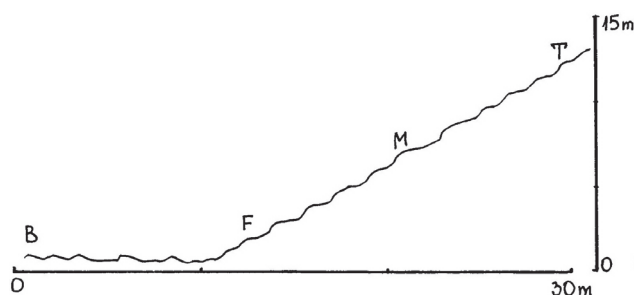


Fig. 1. Sampling scheme: 4 positions in the relief of the quarry: top of the slope (T), its middle (M) and foot (F), and the bottom of the quarry (B). At each position, 3 depressions and 3 hillocks were sampled

Microrelief of ground surface. The surface of sand was not smooth, various hillocks, small ridges as well as dimples and grooves formed an irregular microrelief. Vertical and horizontal sizes of these elements varied from 10 to 40 cm. In each of the aforementioned positions on the slope and quarry bottom, samples were collected from 3 elevated elements of the microrelief (named as “hillocks”) and 3 from lower ones (“depressions”). Thus, 24 samples were studied in each from two observation periods. Therefore, the total number of samples was 48.

Vegetation of the slope. Each ground sample was collected inside of 30×30 cm plot, after all plant species were recorded. On 24 plots in June and another 24 plots in September, the total list of species, total plant cover and each species percentage cover estimations were made. As it was mentioned above, study plots were established in correlation with elements of the microrelief, and one of each three plots situated on hillocks or depressions was always located on a bare substrate.

Surrounding vegetation. The total list of species in the surrounding plant communities was made in 2014, also we used the floristic data collected in 2012–2013. Botanical nomenclature for plants is given by SK Cherepanov [39].

The protocol of sample treatment was established on the basis of the published recommendations [40, 41], and the results of our preliminary experimental selection of optimal methods for seed detection and their viability assessment. Each soil sample was stirred diligently and divided into 2 parts. Later, all manipulations were made sequentially with both of them. The ground was sifted through a sieve with a cell diameter of 1mm, and the material remaining in the sieve was examined to find seeds. The sifted ground was split into 2 parts again, and each half was exposed to flotation. Detected seeds were dried at room temperature. A special standard seed collection along with special guides and an atlas [42, 43] to determine the species affiliation of seeds were used.

Without conditions favorable to germination, “dormant” seeds may stay in soil keeping viability for a very long time [3]. Various special manipulations, such as stratification, phytohormones, etc. are applied to force seeds to sprout, but even in this case, we cannot be sure that all viable seeds have germinated and are

accounted for. For this reasons, to assess seed viability we used the staining by 0.1% water solution of fuchsin [44]. Seeds were exposed to fuchsin for 1 hour. Viable seeds had uncolored germ and embryo roots or faintly painted spots on roots and cotyledons. Seeds with good colored germ or bright large spots on roots and cotyledons were unviable.

Statistical data processing was carried out by StatSoft STATISTICA 10. Distribution of viable seeds in the relief of the quarry was tested by the Kolmogorov-Smirnov criterion and analyzed using non-parametric tests. So, the Kruskal-Wallis Criterion is used for identification of differences between compared groups of data. Also, we used the Mann-Whitney test (U-test) allowing us to evaluate the performance differences between comparing groups in pairs for a more precise description of the observed trends. We adopted a significance level of $p < 0.05$.

Results of research

Vegetation in the quarry and its neighborhoods

Natural recovery in the quarry developed during 8 years. The densest vegetation occupied the bottom of the quarry, in the other part of disturbed territory plant cover was patchy and absent in some places. The list of vascular plants recorded in quarry in 2012-2014 includes 55 species: trees (*Betula pendula* Roth, *Alnus incana* (L.) Moench, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L., *Sorbus aucuparia* L.), shrub (*Salix cinerea* L.), and herbs; dwarf shrubs were absent. Trees were represented by seedlings or young growth.

In the surrounding communities with predominance of *Chamaenerion angustifolium* or *Calamagrostis epigeios*, 16 species of herbs were marked, and only two (*Erigeron acris* L., *Campanula rotundifolia* L.) supplemented the list obtained in the quarry. Obviously, the fragment of former birch forest differed highly from other communities in species composition, and 5 species more were added to the overall list: *Rubus idaeus* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Convallaria majalis* L., *Hypericum maculatum* Crantz, and *Pimpinella saxifraga* L. Thus, in total, 62 species were noted in the quarry and the surrounding vegetation.

Total number of seeds

The total number of seeds collected in 24 samples in September was nearly double the number in June: 513 and 275 seeds, respectively. The percentage of viable seeds became higher by autumn, as well. In the beginning of September, the number of viable seeds revealed in the collected samples increased more than threefold: from 94 to 343. The number of dead seeds was almost unchanged (in June - 181, in September - 170).

Number of species

In relevés of 48 study plots, 20 species of vascular plants were noted. Seeds from 18 of them were found in soil samples. Moreover, 3 species were present as seeds only. Thus, the total number of species present on study plots as either

plants or seeds was 23 or 37% of total number of species registered in the quarry and the surrounding vegetation (Table 1). The majority of seeds (including viable and unviable) belonged to perennial grasses, but other life-forms, such as trees (*Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*), dwarf-shrubs (*Arctostaphylos uva-ursi*), and short-lived (annuals and biennials) herbs (*Berteroa incana* (L.) DC., *Veronica verna* L. et al.) were present as well.

Table 1
Frequency of plants and/or seeds (viable and unviable) on study plots, %

No	Species	June (24 plots)		September (24 plots)	
		plants	seeds	plants	seeds
1	<i>Artemisia campestris</i>	63	25	29	21
2	<i>Calamagrostis epigeois</i>	46	17	42	54
3	<i>Festuca rubra</i>	17	58*	33	50
4	<i>Rumex acetosella</i>	21	38	17	17
5	<i>Hieracium pilosella</i>	13	17	21	8
6	<i>Betula pendula</i>	4	75	4	83
7	<i>Berteroa incana</i>	4	42*	0	33*
8	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	8	17*	0	13
9	<i>Tussilago farfara</i>	17	0	13	4*
10	<i>Achillea millefolium</i>	13	0	8	8
11	<i>Cirsium arvense</i>	0	17	8	13
12	<i>Erigeron acris</i>	4	0	17	25
13	<i>Artemisia vulgaris</i>	4	0	13	0
14	<i>Linaria vulgaris</i>	17	0	0	0
15	<i>Veronica verna</i>	4	0	0	8
Noted on 1 plot					
16	<i>Sorbus aucuparia</i>	4	4	0	0
17	<i>Hippophaë rhamnoides</i>	4	0	0	0
18	<i>Knautia arvensis</i>	4	0	0	0
19	<i>Taraxacum officinale</i>	4	0	0	4
20	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0	4	0	0
21	<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	4
22	<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	4
23	<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	4	0
Total number of species		20		18	
Seeds and plants		9		10	
Plants only		9	-	2	-
Seeds only		-	2	-	6

Note: * Only unviable seeds were found.

Vegetation on study plots

On 32 plots where vascular plants were noted (unlike other 16 plots located on bare sand), the total plant cover varied from 5 to 20% in June, and from 1 to 10% in September. *Artemisia campestris* L., *Calamagrostis epigeois*, *Festuca rubra* L., *Rumex acetosella* L., and *Hieracium pilosella* L. were the most frequent in plots, but only two of them (field sagewort and chee reedgrass) were the

most widespread all over the slope. Other plants distribution can be described as irregular mosaic. There were no real dominants between species. The maximal abundance (10%) was registered very rarely and for plants with large leaves or rosettes.

There was no distinction in species composition between two elements of the microrelief. No species was exclusive to only hillocks or depressions. On hillocks the number of species per plot (excluding plots on bare ground) varied from 1-2 to 5 in both observation periods. In depressions, this parameter changed from 2-6 species in June to 3-4 species in September. The mode is equal for hillocks and depressions: 4 species in June, and 3 in September. The average number of species (3.5) was identical for different elements of the microrelief and months. The average total cover on plots on both hillocks and depressions was 12-13% in June and 7-8% in September.

Plant and seed composition on study plots

Five aforementioned species had the highest frequency in above-ground vegetation, and their seeds were frequently found in soil samples as well, but the maximum frequency (about 80%) was noted in seeds of *Betula pendula*, despite the fact that the young growth of birch was only observed on 2 of 48 plots. The plants of *Berteroia incana* were registered on 1 plot in June, and their unviable seeds were contained in 30-40% of samples in both observation periods. Viable seed absence of short-lived weeds (from Brassicaceae and Chenopodiaceae, for example) is caused by 8 years of vegetation development: in 2014, pioneer species were rare in the quarry unlike grass communities belonging to the next stage of succession.

Seeds of 5 species (*Artemisia vulgaris* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Hippophaë rhamnoides* L., *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult., *Agrostis tenuis* Sibth.) which had been noted in relevés were not found in soil samples. 3 species (*Phleum pratense* L., *Convallaria majalis*, *Arctostaphylos uva-ursi*) were present only as a single seed, and their plants were very rare in the quarry outside the plots. It should be emphasized that *Convallaria majalis* and *Arctostaphylos uva-ursi* are typical species of forest communities, and *Phleum pratense* is one of a few grass species (Poaceae), which are not pioneer plants on disturbed lands.

About a half of all species noted in relevés was found as seeds in ground samples in both observation periods. In June, seeds of 9 species were absent, and 2 species were present only as seeds. In September, the situation reversed (Table 1).

The simultaneous presence of plants and seeds on the same plot was revealed for *Calamagrostis epigeios* and *Festuca rubra* (in both observation periods), and *Erigeron acris* (in September). The number of such plots was low and varied from 2 to 6 for the mentioned species.

Even on bare ground plots, the seeds of 2-4 species were present, and only twice on 1 plot in June, and on 1 plot in September none was found, and the both of the empty plots were located at the bottom of the quarry.

Viable seeds

In September, the total number of seeds increased, together with the number of viable ones, and practically all species had a relatively larger proportion of viable seeds than in June (Table 2).

Table 2

Proportion of viable seeds of different species in soil samples, %

No	Species	June (24 samples)	September (24 samples)
1	<i>Betula pendula</i>	47	65
2	<i>Festuca rubra</i>	0	77
3	<i>Artemisia campestris</i>	43	60
4	<i>Rumex acetosella</i>	82	100
5	<i>Calamagrostis epigeios</i>	0	72
6	<i>Hieracium pilosella</i>	13	67
7	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	100
8	<i>Cirsium arvense</i>	(100)	(100)
9	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	(100)	0
10	<i>Sorbus aucuparia</i>	(100)	0
11	<i>Erigeron acris</i>	0	80
12	<i>Veronica verna</i>	0	100
13	<i>Phleum pratense</i>	0	(100)
14	<i>Achillea millefolium</i>	0	100
15	<i>Taraxacum officinale</i>	0	(100)
16	<i>Convallaria majalis</i>	0	(100)

Note: Data are shown in parentheses, if the number of seeds per 1 sample is less than 4.

Only 16 out of 23 species noted on study plots contributed viable seeds to the seed bank. *Arctostaphylos uva-ursi*, *Convallaria majalis*, *Sorbus aucuparia* were represented by a single seed only, and *Phleum pratense* by 4 seeds. Such weeds as *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. and *Cirsium arvense* (L.) Scop. also had a very low number (1-4) of viable seeds in the soil bank due to their high germination capacity. No viable seed of *Berteroa incana* and *Tussilago farfara* L. was found. The first species is a pioneer annual plant, which was in the quarry in 2012, but it became very rare in 2014: we marked unique specimen on 1 plot in June. The second one mainly follows the vegetative form of reproduction, and its seeds stay viable for less than one year [45, 46]. Thus, the core of the seed bank consists of seeds of 10 species (Table 2).

The viable seeds of many species (*Festuca rubra*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium*, *Erigeron acris* et al.) were noted in autumn, only. We can assume that all viable seeds of these species germinated in June. The main stock of seeds was formed by *Betula pendula*, *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia campestris*, *Festuca rubra*, *Rumex acetosella*, which are typical colonizers of disturbed lands. In the seed bank, the proportion of viable seeds of the aforementioned plants reached 93% in June and 86% in September. These high values were determined by a large number of birch seeds (62 and 65% of the seed bank, respectively). Adjusting for 30×30 cm plot size, the maximal number

of viable seeds of *Betula pendula* was more than 500 in June and about 3500 in September.

Viable seeds distribution in the relief

Viable seeds of *Betula pendula* and *Festuca rubra* were widespread along the slope and at the bottom of the quarry (Table 3). Seeds of 4 species (*Artemisia campestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium arvense*, *Rumex acetosella*) were noted in 3 out of 4 positions in the relief, and most of them had a high frequency in the vegetation of the study plots. Viable seeds of other species demonstrated more a narrow distribution in 1-2 positions.

Table 3
Seed bank (viable seeds) distribution in connection with the position in the relief

No	Species	Bottom of quarry		Foot of slope		Middle part of slope		Top of slope	
		June	September	June	September	June	September	June	September
1	<i>Betula pendula</i>	225	394	1350	1406	900	5794	788	4894
2	<i>Festuca rubra</i>	0	113	0	281	0	338	0	1350
3	<i>Artemisia campestris</i>	113	225	0	225	731	225	0	0
4	<i>Rumex acetosella</i>	0	0	338	56	225	0	225	281
5	<i>Cirsium arvense</i>	0	0	113	56	0	169	113	0
6	<i>Calamagrostis epigeios</i>	0	113	0	0	0	675	0	225
7	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	0	0	0	56	0	281
8	<i>Erigeron acris</i>	0	0	0	0	0	731	0	169
9	<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	113	0	169
10	<i>Achillea millefolium</i>	0	0	0	0	0	506	0	0
11	<i>Taraxacum campylodes</i>	0	0	0	0	0	56	0	0
12	<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	0	0	56	0	0
13	<i>Hieracium pilosella</i>	0	0	0	0	0	0	56	113
14	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0	0	0	0	0	0	56	0
15	<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	0	0	56	0
16	<i>Phleum pratense</i>	0	225	0	0	0	0	0	0
Total number of seeds		338	1 070	1 801	2 024	1 856	8 719	1 294	7 482
Number of species		2	5	3	5	3	11	6	8

Note: Number of seeds is given as recalculation on 30×30cm plots.

Full data from collected samples on the distribution of seeds according to locations in the relief and microrelief are shown in Figure 2.

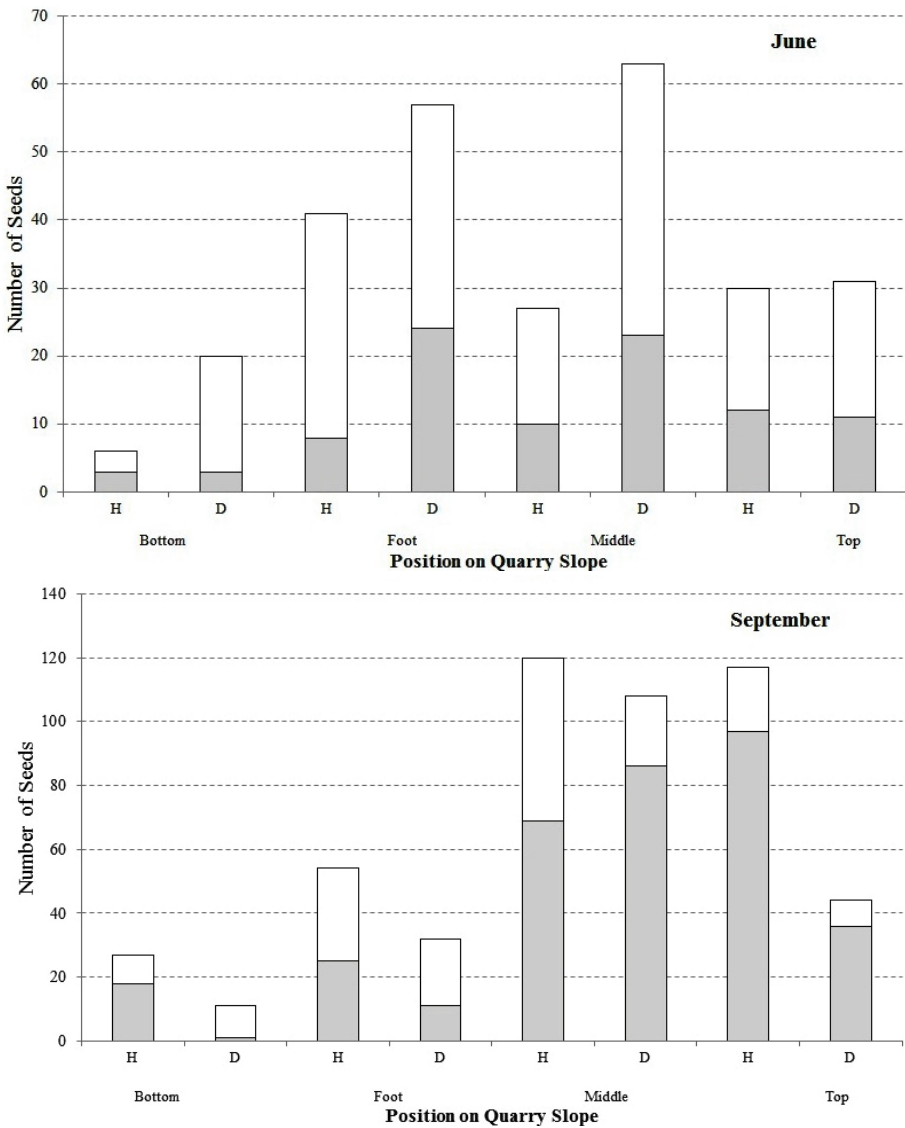


Fig. 2. Seasonal distribution of viable and unviable seeds between elements of the microrelief across the slope profile. Bar heights are numbers of seeds; grey parts of bars are numbers of viable seeds. H - Hillocks, D - Depressions

In general, the position factor has an impact on the distribution of viable seeds (Kruskal-Wallis test: $p = 0.0405$). The number of seeds at the quarry bottom was the lowest in both observation periods. However, statistically significant differences between the bottom and other slope positions are revealed in the pairwise comparison by means of the Mann-Whitney test and only in June ($p_{\text{bottom/foot}} = 0.0259$; $p_{\text{bottom/middle}} = 0.0283$; $p_{\text{bottom/top}} = 0.0393$). In

September, there were no differences ($p = 0.1127$) in the distribution of seeds on the relief because the number of seeds in samples varied greatly (Fig. 3).

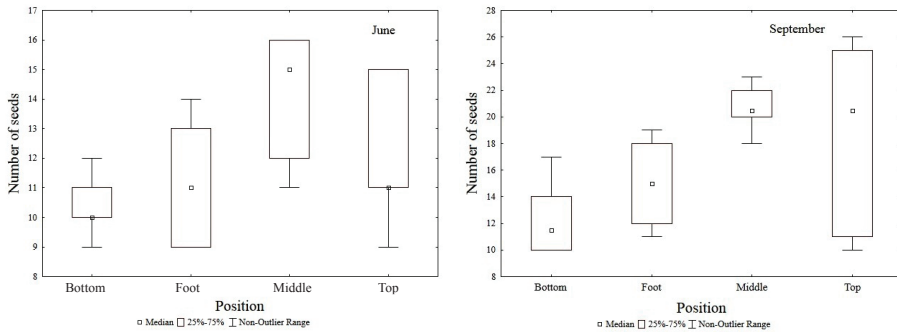


Fig. 3. Viable seeds distribution on slope and quarry bottom in two observation periods.

The first and third quartiles (25th and 75th percentiles, respectively), the median (50th percentile) and the edges of the statistically significant sample are shown in the Box Plot

Influence of the microrelief

Analysis of the data by distribution of viable seeds on the microrelief showed that the difference between hillocks and depressions is significant in June, only (U-test $p = 0.0278$). The samples collected in September revealed no influence of the microrelief.

Discussion of research

23 species of vascular plants were recorded on study plots, and only 10 of them (*Betula pendula*, *Festuca rubra*, *Artemisia campestris*, *Rumex acetosella*, *Calamagrostis epigeios*, *Hieracium pilosella*, *Chamaenerion angustifolium*, *Erigeron acris*, *Veronica verna*, and *Achillea millefolium* L.) had viable seeds in soil. Among these vasculars forming the seed bank there were 1 deciduous tree and 2 annual-biennial species, but most of them were perennial herbs, which are mostly typical colonizers of open ground, sandy dunes and other habitats with infertile soil. Many of them are considered weeds, and they have biological traits (large number of seeds, light seeds, early germination etc.) that facilitate rapid colonization and survival in such habitats.

The absence of viable seeds of the annual weed *Berteroa incana* in soil is an example of started changes in the seed bank composition - a decrease in the number of therophytes - observed in plant communities following restoration [47, 48]. The presence of species belonging to different life-forms in the seed bank lend credibility to the suggestion that the Egler's Initial Floristic Composition model [36] works.

Among 10 aforementioned species contributing to the seed bank on study plots, only 5 species are in the majority, with *Betula pendula* being the most

prominent. The influence of vegetation surrounding the quarry also appeared as the seed bank enrichment by seeds of some species (forest plants *Convallaria majalis* and *Arctostaphylos uva-ursi*, for example). Even the low number of such seeds can be effective if their inflow to quarry is annual.

The conclusion of M. Kalin with coauthors [49] that compositional similarity and spatial matching between the seed bank and the standing vegetation is not high was confirmed by our data. The presence of any species in the above-ground plant community was not directly connected to its stock in the seed bank. 4 species (*Artemisia campestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca rubra*, and *Rumex acetosella*) had relatively high abundance on study plots, but the overwhelming majority of the seed bank (more than 60%) belonged to *Betula pendula*, whose young growths were observed on 2 plots out of 48.

The fact that the majority of the seed bank is formed by birch, despite this species being present in the quarry only in unfruitful young growth birches, can be an indirect confirmation of the Egler's Initial Floristic Composition model.

The seed bank is influenced by many stochastic processes, habitat configuration, land use etc. [7]. The relief of the quarry influences seed distribution. In September, the greatest number of viable seeds was found on the top and in the middle part of the slope. It is easy to explain, because during the dissemination period, seeds of anemochorous plants land at first on the elevated terrain. Later, they can move gradually down the slope under the influence of rain, wind, crumbling sand, and snow. *A priori* assumption that seeds will always concentrate in the lowest part of the quarry was not confirmed: the minimum number of seeds was marked at the bottom of the quarry in both observation periods. There are the most favorable conditions for plants in this lowest part of the quarry [12, 25], therefore seed germination is very active there.

Different factors (rain, wind, erosion etc.) cause seed redistribution and change viable seed pattern, which has no direct reflection in the above-ground vegetation. The influence of the microrelief was statistically significant in one of two observation periods.

The suggestion that in September seeds of anemochorous species primarily filled the hillocks and afterwards moved to depressions seems most likely, and we hypothesize that in dissemination period, seeds of anemochorous plants concentrate not at "safe sites" (depressions), but on hillocks which trap them. In the future, more data collection would be necessary to prove this hypothesis with a statistically significant result. In June, the seed bank was significantly more present in depressions.

The obtained data do not completely confirm the idea that species can survive only within "safe sites" [1, 24]. Although in June, viable seeds concentrate in depressions, we observed neither germination as active as that at the bottom of the quarry, nor a difference between poor vegetation in either element of the microrelief.

Conclusion

Our results suggest that in the sand quarry the seed bank as a pool of viable seeds exists even at sites with bare ground or less developed plant cover. The bank includes seeds of species, which are spread in the quarry and the surrounding vegetation, and consists of seeds belonging to plants of different life-forms. The seed bank has temporal and spatial dynamics during a single year period. The number of seeds varied greatly in the beginning and the end of summer. The seed bank also changed in terms of its species diversity during the growing season. It also demonstrated heterogeneity in seed distribution with regards to the quarry relief and microrelief. A “paradoxical” result is that at the bottom of the quarry the number of viable seeds is always minimal (because of favorable conditions for germination there). Our results do not contradict the Egler’s Initial Floristic Composition model, but do not support the hypothesis of plants survival at “safe sites”.

The seed bank comprising viable seeds with different time and strategy of development is a complex composition. Obviously, in the field research we could not consider all its specific and diverse features. Our goal, to reveal the influence of the relief and season on seed distribution, was achieved, and the obtained data show how complex in space and time the seed bank is, as well as allow us to clarify some previously published information. We believe that our research of the seed bank short-term dynamics adds new data to study seed redistribution patterns.

Acknowledgments: The Authors thank their students Ya Dmitrakova and Yu Fedorova (Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia) for help during the field period, Dr. PJ Webber, Emeritus Professor (Michigan State University, East Lansing, state of Michigan, USA) for valuable critical comments on our manuscript during its preparation.

References

1. Harper JL. Population biology of plants. London, New York: Acad. Press; 1977, 892 p.
2. Grubb PJ. The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed banks and persistence of plant populations. *Ann. Zool. Fenn.* 1988;25(1):23-26.
3. Koopmann B, Müller J, Tellier A, Živković D. Fisher-Wright model with deterministic seed bank and selection. *Theor. Popul. Biol.* 2017;114:29-39. doi: [10.1016/j.tpb.2016.11.005](https://doi.org/10.1016/j.tpb.2016.11.005)
4. Plue J, Colas F, Auffret AG, Cousins SAO, Bekker R. Methodological bias in the seed bank flora holds significant implications for understanding seed bank community functions. *Plant Biol.* 2017;19(2):201-210. doi: [10.1111/plb.12516](https://doi.org/10.1111/plb.12516)
5. Bossuyt B, Honnay O. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *J. Veg. Sci.* 2008;19:875-884. doi: [10.3170/2008-8-18462](https://doi.org/10.3170/2008-8-18462)
6. Dureau de la Malle, AJCA. Mémoire sur l’alternance ou sur ce problème: la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société est-elle une loi générale de la nature. *Annales des sciences naturelles.* 1825;5:353-381. In France
7. Helsen K, Hermy M, Honnay O. Changes in the species and functional trait composition of the seed bank during semi-natural grassland assembly: seed bank disassembly or ecological palimpsest? *J. Veg. Sci.* 2015;26(1):58-67. doi: [10.1111/jvs.12210](https://doi.org/10.1111/jvs.12210)

8. Chaideftou E, Kallimanis AS, Bergmeier E, Dimopoulos P. How does plant species composition change from year to year? A case study from the herbaceous layer of a submediterranean oak woodland. *Community Ecol.* 2012;13(1):88-96. doi: [10.1556/comec.13.2012.1.11](https://doi.org/10.1556/comec.13.2012.1.11)
9. Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH, Roberts C. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* 2005;8:23-29. doi: [10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x)
10. Řehounková K, Prach K. Spontaneous vegetation succession in gravel-sand pits: a potential for restoration. *Restor. Ecol.* 2008;16(2):305-312. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02482.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02482.x)
11. Sumina OI. Sravneniye floristicheskogo sostava rastitel'nosti kar'yerov, raspolozhennykh v raznykh rayonakh Kraynego Severa Rossii [Comparison of the floristic composition of the vegetation of quarries located in different regions of the Far North of Russia]. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2010;95(3):368-380. In Russian
12. Sumina OI. Formirovanie rastitel'nosti na tekhnogennykh mestoobitaniyakh Kraynego Severa Rossii [Development of vegetation in technogenic habitats of the Russian Far North]. Saint-Petersburg: Inform-Navigator Publ.; 2013. 340 p. In Russian
13. Pakeman RJ. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Ecology*. 2004;92:893-905. doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00928.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00928.x)
14. van der Valk AG. Establishment, colonization and persistence. In: *Plant succession. Theory and prediction*. Glenn-Lewin DC, editor. London, Glasgow: New York Chapman and Hall; 1992. pp. 60-102.
15. Walker LR. Patterns and processes in primary succession. In: *Ecosystems of Disturbed Ground. Ecosystems of the World*. Vol. 16. Walker LR, editor. Amsterdam, New York, Oxford: Elsevier Publ.; 1999. pp. 585-610.
16. Sheldon JC. Behavior of seeds in soil. 3. Influence of seed morphology and behavior of seedlings on establishment of plants from surface-lying seeds. *J. Ecol.* 1974;62(1):47-66.
17. Chapin DM, Bliss LC. Seedling growth, physiology, and survivorship in a subalpine, volcanic environment. *Ecology*. 1989;70(5):1325-1334.
18. Matthews JA. The ecology of recently-deglaciated terrain. A geological approach to glacier forelands and primary succession. Cambridge, New York: Cambridge Univ. Press; 1992. 386 p.
19. Kapelkina LP, Sumina OI, Lavrinenko IA, Lavrinenko OV, Tikhmenev EA, Mironova SI. Samozarastaniye narushennykh zemel' Severa [Natural revegetation on disturbed lands of the North]. St. Petersburg: VVM Press; 2014. 204 p. In Russian
20. Chapin FS. III. Physiological controls over plant establishment in primary succession. In: *Primary succession on land*. Miles J and Walson DWH, editors. Oxford, London: Blackwell Scientific Publications; 1993. pp. 161-178.
21. Matthews JA, Whittaker RJ. Vegetation succession on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, Norway. *Arct. Alp. Res.* 1987;19(4):385-395.
22. Chambers JC, MacMahon JA, Brown RW. Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology*. 1990;71(4):1323-1341.
23. Jumpponen A, Vare H, Mattson KG, Ohtonen R, Trappe JM. Characterization of "safe sites" for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. *J. Ecol.* 1999;87:98-105.
24. Walker LR, Bellingham PJ, Peltzer DA. Plant characteristics are poor predictors of microsite colonization during the first two years of primary succession. *J. Veg. Sci.* 2006;17(3):397-406. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02460.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02460.x)
25. Enright NJ, Lamont BB. Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. *J. Ecol.* 1989;77:1111-1112.
26. Borgegård SO. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects for surrounding vegetation, substrate, and region. *J. Veg. Sci.* 1990;1:675-682.

27. Harper KA, Kershaw GP. Soil characteristics of 48-year-old borrow pits and vehicle tracks in shrub tundra along the canol No.1 Pipeline corridor, Northwest Territories, Canada. *Arct. Alp. Res.* 1997;29:105-111.
28. Cannone N, Gerdol R. Vegetation as an ecological indicator of surface instability in Rock Glaciers. *Arct., Antarct., Alp. Res.* 2003;35(3):384-390. doi: [10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0384:VA AEIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0384:VA AEIO]2.0.CO;2)
29. Grubb PJ. The ecology of establishment. In: *Ecology and design in landscape*. Bradshaw AD, Goode DA and Thorp EHS, editors. Oxford: Blackwell Sci. Publ.; 1986. pp. 83-98.
30. Komarkova V, Wielgolaski FE. Stress and disturbance in cold region ecosystems. In: *Ecosystems of disturbed ground*. Ecosystems of the World. Vol. 16. Walker LR, editor. Amsterdam, New York, Oxford: Elsevier Publ.; 1999. pp. 39-122.
31. Jorgenson MT, Kidd JG, Carter TC, Bishop S, Racine CH. Long-term evaluation of methods for rehabilitation of lands disturbed by industrial development in the Arctic. In: *Social and environmental impacts in the North*. NATO Science Series (Series: IV: Earth and Environmental Sciences). Vol. 31. Rasmussen RO and Koroleva NE, editors. NATO Science Series (Series: IV: Earth and Environmental Sciences). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ.; 2003. pp. 173-190. doi: [10.1007/978-94-007-1054-2_13](https://doi.org/10.1007/978-94-007-1054-2_13)
32. Reader R J, Buck J. Topographic variation in the abundance of *Hieracium floribundum*: relative importance of differential seed dispersal, seedling establishment, plant-survival and reproduction. *J. Ecol.* 1986;74(3):815-822.
33. Grubb PJ. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In: *Colonization, succession and stability*. Gray AJ, Crawley MJ and Edwards PJ, editors. Oxford: Blackwell Sci. Publ.; 1987. pp. 81-102.
34. Martineau Y, Saugier B. A process-based model of old field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecol. Model.* 2007;204(3-4):399-419. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2007.01.023](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.01.023)
35. Egler FE. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio*. 1954;4(6):412-417.
36. Wilson JB. Does the Initial Floristic Composition model of succession really work? *J. Veg. Sci.* 2014;25(1):4-5.
37. Forcella F, Webster T, Cardina J. Protocols for weed seed bank determination in agro-ecosystems. In: *Weed management for developing countries*. Addendum 1. Labrada R, editor. *FAO Plant Production and Protection Paper*. 2003;120(Add.1):3-18.
38. Dessaint F, Barralis G, Caixinhas ML, Major J-P, Recasens J, Zanin G. Precision of soil seedbank sampling: How many soil cores? *Weed Research*. 1996;36:143-151.
39. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshogo SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
40. Kemény G, Nagy Z, Tuba Z. Application of nested samples to study the soil seed bank in semiarid sandy grassland. *Acta Bot. Hung.* 2003;45(1-2):127-137.
41. Gonzalez S, Ghermandi L. Comparison of methods to estimate soil seed banks: The role of seed size and mass. *Community Ecol.* 2012;13(2):238-242. doi: [10.1556/ComEc.13.2012.2.14](https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.2.14)
42. Maysuryan NA, Atabekova AI. Opredelitel semyan i plodov sornykh rasteniy [Guide of seeds and fruits of weeds]. Moscow: Kolos Publ.; 1978. 288 p. In Russian
43. Bojňanský V, Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora. Netherlands: Springer Publ.; 2007. 1046 p. doi: [10.1007/s10933-009-9319-6](https://doi.org/10.1007/s10933-009-9319-6)
44. Mesgaran MB, Mashhadi HR, Zand E, Alizadeh HM. Comparison of three methodologies for efficient seed extraction in studies of soil weed seed banks. *Weed Research*. 2007;47(6):472-478.

45. Gubanov IA. Mat'-i-machekha obyknovennaya. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Coltsfoot. Biological flora of Moscow Region. Vol. 1]. Moscow: MGU Publ.; 1974. pp. 169-181. In Russian
46. Sheptukhov VN, Gafurov RM, Papaskiri TV. Atlas osnovnykh vidov sornykh rasteniy Rossii [Atlas of the main species of weed plants in Russia]. Moscow: Kolos Publ.; 2009. 192 p. In Russian
47. Bossuyt B, Butaye J, Honney O. Seed bank composition of open and overgrown calcareous grassland soils - a case study from Southern Belgium. *J. Environmental Management*. 2006;79:364-371. doi: [10.1016/j.jenvman.2005.08.005](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.08.005)
48. Fagan KC, Pywell RF, Bullock JM, Marrs RH. The seed banks of English lowland calcareous grasslands along restoration chronosequence. *Plant Ecol*. 2010;208:199-211. doi: [10.1007/s11258-009-9698-9](https://doi.org/10.1007/s11258-009-9698-9)
49. Mary Kalin T, Arroyo MTK, Cavieres LA, Castor C, Humana AM. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecol*. 1999;119:126-132. doi: [10.1007/s004420050768](https://doi.org/10.1007/s004420050768)

Received 11 January 2019; Revised 28 March 2019;

Accepted 25 April 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Sumina Olga I, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vegetation Science and Plant Ecology, Saint-Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya emb., Saint-Petersburg 199034, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6191-228X>

E-mail: o.sumina@spbu.ru

Koptseva Elena M, Cand. Sci. (Biol.), Assistant, Department of Vegetation Science and Plant Ecology, Saint-Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya emb., Saint-Petersburg 199034, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4387-9521>

E-mail: e.koptseva@spbu.ru

For citation: Sumina OI, Koptseva EM. Seed distribution drivers at an early stage of vegetation development in a sand quarry. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:48-63. doi: [10.17223/19988591/46/3](https://doi.org/10.17223/19988591/46/3)

УДК 582.623.2:575.222.72(571.17)

doi: 10.17223/19988591/46/4

А.В. Климов¹, Б.В. Прошкин²

¹ ООО ИнЭКА-консалтинг, г. Новокузнецк, Россия

² Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия

Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия

В Алтае-Саянской горной стране происходит наложение ареалов *Populus laurifolia* (секция *Tasatahaca*) и *P. nigra* (секция *Aigeiros*). В зоне совместного произрастания наблюдается процесс их естественного скрещивания с образованием гибридного вида *P. × jrtyschensis*. Представлены результаты изучения морфологических и анатомических признаков, позволяющие идентифицировать гибридные растения. Форма поверхности порослевых побегов позволяет особенно надежно диагностировать особи *P. × jrtyschensis* в молодом возрасте на ранних стадиях развития насаждений. Дифференциация укороченных побегов кроны на лептобласты и дискобласты и расположение генеративных почек становятся важными признаками определения гибридов по достижению растениями 10-летнего возраста. Использование морфологических признаков листовых пластинок требует навыка работы с *P. × jrtyschensis* и для широкого применения не рекомендуется. Морфология черешка позволяет хорошо диагностировать *P. laurifolia* и *P. nigra*, но при определении гибридов должна использоваться только в комплексе с другими признаками. Практическое использование морфологии генеративных органов имеет затруднения, связанные в первую очередь с очень непродолжительным периодом цветения. Применение плодов ограничено строгой двудомностью тополей и преобладанием в популяциях мужских растений. Использование признаков анатомического строения черешков у исследованных видов легкодоступно и является самым надежным качественным признаком для их идентификации.

Ключевые слова: *Populus*; гибридизация; идентификация; морфология; петиолярная анатомия.

Введение

Сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов Сибири и бореальных лесов в целом является одной из важнейших природоохранных и экономических задач. Эффективность ее решения зависит от степени изученности лесных генетических ресурсов. Видовой состав дендрофлоры Сибири относительно беден, но его изучение осложняется огромной внутривидовой изменчивостью, формирующейся в условиях обширных экологически гетерогенных ареалов лесообразующих видов, что

существенно повышает уровень биоразнообразия лесных экосистем. При этом наибольшее значение имеет наследственная изменчивость древесных растений по адаптивным и хозяйственно ценным признакам, от уровня и особенностей которой, в конечном счете, зависят устойчивость и продуктивность лесов, а также перспективы выведения сортов с хозяйственно полезными свойствами. Наряду с этим в эволюции рода *Populus* L. значительную роль играют процессы гибридизации [1–3], обеспечивающие не только увеличение общей изменчивости, но и, возможно, интрогрессию ценных адаптивных признаков [4], однако эти механизмы еще крайне недостаточно исследованы в Сибирском регионе.

В мировой практике тополь очень широко применяется для рекультивации нарушенных территорий, создании барьеров и консервативных преград для купирования загрязненных территорий, в том числе городских и промышленных свалок, предприятий нефтедобычи и переработки, химического производства, используется в озеленении, сельском хозяйстве и промышленном лесоводстве. Однако в условиях Сибири этот мировой опыт не находит на современном этапе никакой практической реализации. Большинство посадок выполнено с использованием экзотов еще в прошлом столетии и нуждается в замене.

Гибридные зоны тополей являются динамическими центрами экологических и эволюционных процессов, а также концентраторами ценных для селекции гибридных форм, в связи с чем они требуют тщательного изучения. Естественные зоны, возникающие при контакте ареалов видов секции *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill., изучаются с 80-х гг. прошлого века [5–7]. В Северной Америке ареалы черных и бальзамических тополей по большей части симпатрические, с перекрывающимися местообитаниями. Большинство гибридных зон в этом регионе двувидовые, т.е. родители представлены одним видом секции *Aigeiros* и одним из секции *Tacamahaca*, но обнаружены и более сложные зоны. Например, на р. Олдмен (Южная Альберта, Канада) выявлены зоны совместного произрастания и гибридизации *P. deltoides* Bartr. ex Marsh., *P. balsamifera* L. и *P. angustifolia* E. James. В целом на территории Северной Америки известно пять зон гибридизации видов секции черных и бальзамических тополей [8]. Они относительно полно изучены с популяционно-генетической точки зрения, но недостаточно – с популяционно-экологической, селекционно-генетической и морфологической.

Данных о гибридных зонах в Азии весьма мало, что вполне объяснимо, так как секция *Aigeiros* здесь представлена одним *P. nigra* L., ареал которого только на восточной окраине перекрывается с некоторыми бальзамическими тополями. С другой стороны, это связано и с крайне слабой изученностью этих зон. Во всем Азиатском регионе известно только две таких зоны [Там же].

P. × jrtyschensis C.Y. Yang in C. Wang & S.L. – естественный гибрид *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca*) и *P. nigra* (секция *Aigeiros*), распространенный в местах наложения их ареалов в Алтае-Саянской горной стране.

Китайскими учеными в долине р. Черный Иртыш проводятся интенсивные популяционно-генетические исследования гибридного комплекса с участием *P. × jrtyschensis*, *P. nigra* и *P. laurifolia* [9]. При этом лучшие генотипы из гибридов *P. × jrtyschensis* введены в культуру. Однако данные по изменчивости морфологических и адаптивных признаков популяций из этой части зоны гибридизации отсутствуют. С другой стороны, тополь иртышский, выявленный на территории России еще в прошлом веке, начал изучаться лишь в последнее время. Он не только не нашел практического применения, но и до сих пор не приводится во флористических сводках и ключах определителей регионов Сибири. Последнее, безусловно, связано с отсутствием четких представлений о морфологических признаках, важных для его выявления.

Цель настоящего исследования – изучить морфо-анатомические признаки *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* для оценки возможностей их применения в идентификации естественных гибридов.

Материалы и методики исследования

Основная часть исследований выполнена в бассейне реки Томи. *P. × jrtyschensis* не образует здесь больших чистых насаждений, гибриды отмечены единично или небольшими клонами в составе смешанных лесов родительских видов. Однако на отдельных участках они встречаются стабильно и в значительном количестве. В ходе полевых исследований 2015–2017 гг. выявлено четыре такие популяции. Эти насаждения использовали как ключевые при исследовании морфологии таксона. Часть материалов для анатомических исследований отобрана в насаждениях рек Бия и Катунь (табл. 1).

Морфологические признаки вегетативных органов исследовали с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучали комплекс качественных признаков: форма поверхности удлинённых порослевых побегов, форма поверхности удлинённых побегов кроны, типы укороченных побегов кроны, морфология листовых пластинок и черешка.

Таблица 1 [Table 1]
Исследованные популяции тополя [Studied poplar populations]

Название популяции [Name of the population]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев / листьев / черешков [Number of trees / leaves / petioles]		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Река Томь [Tom River]				
Бельсу [Belsu]	53°41'35"N, 88°22'44"E	–	30/450/0	–
Студеный Плес [Studenyy Ples]	53°39'49"N, 88°20'01"E	–	30/450/0	–
Вороний [Voroniy]	53°66'10"N, 88°29'52"E	–	30/450/0	–

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Название популяции [Name of the population]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев / листьев / черешков [Number of trees / leaves / petioles]		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Чистенький [Chistenkiy]	53°66'19"N, 88°28'56"E	30/450/0	—	—
Майзас [Maysas]	53°37'24"N, 88°12'48"E	30/450/9	30/450/9	39/585/9
Кийзак [Kiyzak]	53°72'27"N, 87°94'58"E	30/450/0	—	—
Швейник [Shveytnik]	53°48'34"N, 87°28'42"E	30/450/0	—	—
Карлык [Karlyk]	53°49'21"N, 87°28'03"E	30/450/9	30/450/0	41/615/9
Новокузнецк [Novokuznetsk]	53°49'04"N, 87°07'23"E	30/450/0	—	23/345/9
Казанково [Kazankovo]	53°99'08"N, 87°29'44"E	30/450/0	—	—
Славино [Slavino]	54°02'05"N, 87°22'55"E	30/450/9	—	—
Ерунаково [Yerunakovo]	54°09'32"N, 87°47'45"E	—	30/450/0	—
Верхняя Терсь [Verkhnyaya Ters]	54°13'00"N, 87°39'48"E	—	30/450/9	10/150/9
Средняя Маганакова [Srednyaya Maganakova]	54°19'33"N, 87°58'57"E	—	30/450/0	—
Река Бия [Biya River]				
Бия 1 [Biya 1]	52°36'32"N, 86°28'33"E	3/0/9	3/0/9	—
Артыбаш [Artibash]	51°47'38"N, 87°13'35"E	—	3/0/9	—
Куют [Kuyut]	52°30'66"N, 86°39'66"E	—	—	3/0/9
Река Катунь [Katun River]				
Иконникова [Ikonnikova]	52°25'57"N, 85°05'83"E	3/0/9	3/0/9	3/0/9
Усть-Катунь [Ust-Katun]	52°27'02"N, 85°09'54"E	3/0/9	3/0/9	—
Итого [Total]		249/3600/54	252/3600/54	119/1695/54

Для изучения вариабельности морфологических признаков на каждой пробной площади с 30 репродуктивно зрелых удаленных друг от друга деревьев с южной стороны средней части кроны проводили сбор гербарного материала. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев, только со средней части укороченных побегов. Для анализа формы пластинки на каждом листе измеряли его длину (L) и расстояние между самой широкой частью и основанием (A). Определение формы проводили путем вычисления индекса A/L. При этом использовали следующие его диапазоны: < 0,25 – треугольная; 0,25–0,35 – яйцевидно-треугольная; 0,35–0,45 – яйцевидная; 0,45–0,65 – эллиптическая; 0,65 > – обратнойяйцевидная [10]. Измерения основных признаков проводили с помощью программы «Axio Vision 4.8.2».

Для исследования расположения генеративных почек на побегах и морфологии цветков с 10 моделей каждого таксона весной, до начала цветения (в конце марта), проводили заготовку ветвей с генеративными почками. Соцветия получали на срезанных ветвях, поставленных в сосуды с водой (при температуре 20...24°C) и фиксировали в смеси спирта этилового 96% и воды в соотношении 1:1. Выявление морфологических особенностей проведено при увеличении 16,3× («МБС–10», ЛЗОС, Россия). Изучение морфологии плодов проводили на 30 плодущих сережках отобранных с деревьев в период плодоношения.

Известно, что для представителей *Salicaceae* характерна крайне низкая индивидуальная и межпопуляционная изменчивость анатомических структур листа [11, 12]. В ряде популяций в бассейнах рек Томь, Бия и Катунь рандомизированно с трех особей использовали листья для морфо-анатомических исследований черешка (см. табл. 1). Отбор проводили со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев, с укороченных побегов. Черешки отделяли от пластинок листьев укороченных побегов и фиксировали в смеси спирта этилового 96%, глицерина и воды в соотношении 1:1:1. Поперечные срезы делали в верхней части черешка (у основания листовой пластинки), поскольку именно ее характеристику используют в ключах определителей как важный признак для разграничения видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* [13, 14]. Полученные срезы окрашивали 2%-ным водным раствором сафранина. Анатомические особенности изучали при увеличении 100× («Микромед–1», ООО «Наблюдательные приборы», Россия). С каждой модели анализировали 9 черешков листьев. При анализе ряда мерных признаков рассчитывали: средние арифметические ($\bar{x}$) и ошибки средних арифметических (m), максимальные и минимальные значения, стандартные отклонения (σ) и коэффициенты вариации (CV , %).

Результаты исследования и обсуждение

Морфология побегов

Для *P. nigra* характерны побеги цилиндрические по всей длине, редко у отдельных особей наблюдается угловатость в верхней их части. У *P. laurifolia* порослевые удлиненные побеги всегда ребристые, ребра нисходят по 3 от каждого листового рубца и хорошо просматриваются даже на 2–4-летних побегах. У большинства исследованных особей *P. × jrtyschensis* среди порослевых побегов преобладают ребристые в верхней и цилиндрические в нижней части. Применение этого признака особенно важно при идентификации гибридов на ранних стадиях развития насаждений – фазы семянцев и молодых деревьев [15]. Удлиненные побеги кроны, в отличие от порослевых, менее информативны для идентификации, поскольку даже у *P. laurifolia* среди них наблюдаются цилиндрические, угловатые и ребристые. Такое же варьирование характерно и для гибридов.

Морфологические методы позволяют достаточно надежно идентифицировать гибриды, возникающие между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* по характеру дифференцировки укороченных побегов кроны. У видов секции *Tacamahaca* имеются специализированные укороченные побеги – дискобласты, у таксонов секции *Aigeiros* их нет, и укороченные побеги кроны представлены только лептобластами. Следует отметить, что дискобласты всегда наследуются как естественными, так и культурными гибридами и сохраняются даже при возвратных скрещиваниях [16]. Наличие дискобластов позволяет надежно идентифицировать *P. × jrtyschensis* по достижению растениями 10-летнего возраста, даже при внешнем сходстве листовой пластинки с *P. nigra* (рис. 1).

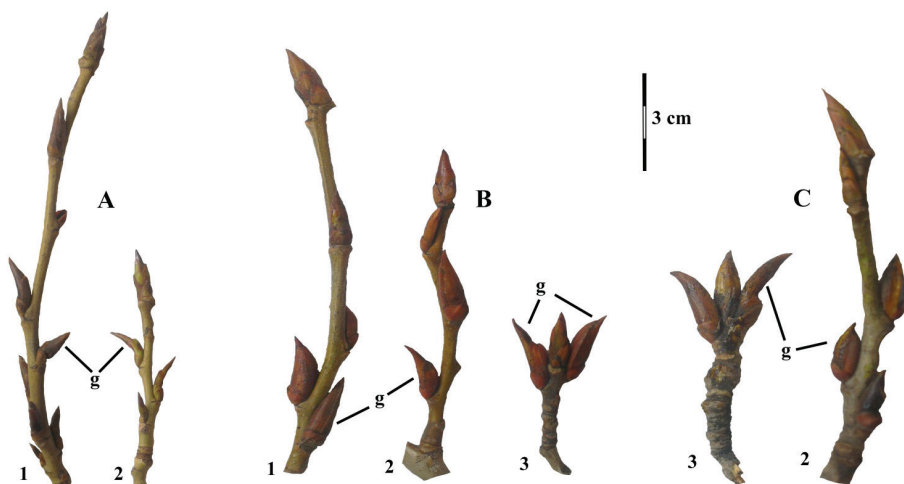


Рис. 1. Расположение генеративных почек
[Fig. 1. Location of generative buds]:

A – *Populus nigra*, *B* – *P. × jrtyschensis*, *C* – *P. laurifolia*.

Типы побегов [Types of shoots]: 1 – ауксибласт [auxiblast]; 2 – лептобласт [leptoblast];

3 – дискобласт [discoblast]; g – генеративные почки [generative buds]

Морфология листовых пластинок

У изученных таксонов наблюдаются четыре формы листовой пластинки: треугольная, яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. На эндогенном уровне в пределах одного дерева можно наблюдать сразу несколько форм, но резко преобладает одна из них.

Для *P. nigra* характерны треугольные и яйцевидно-треугольные листья, последние преобладали во всех популяциях (78,0–96,0%). У *P. laurifolia* три типа листовых пластинок: яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. В большинстве изученных насаждений наиболее распространены яйцевидные листья (50,0–70,0%). *P. × jrtyschensis* характеризуется наличием всех форм, отмеченных у родительских видов. В популяциях гибридов

преобладают яйцевидно-треугольные листья (55,0–82,0%), треугольные и эллиптические отличаются крайне низкой частотой встречаемости. На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Листья *P. nigra* во всех изученных популяциях имели исключительно удлиненно-остроконечную верхушку и клиновидное основание. У *P. laurifolia* по форме верхушка всех листьев заостренная. Варьирование основания листовой пластинки у данного вида в пределах изученной территории связано с наличием форм, отличных не только по рассматриваемому признаку, но и по окрасу коры [10]. Наиболее распространенная серокорая форма имеет округленно-клиновидное, а приуроченная к популяциям среднего течения белокорая – сердцевидное основание [17]. Для листовых пластинок *P. × jrtyschensis* характерны промежуточные признаки: удлинено-остроконечная верхушка и округленно-клиновидное основание.

Для многих видов тополя характерна гетерофиллия на удлиненных и укороченных побегах. Ранее мы уже отмечали, что применение в исследованиях листьев брахибластов более надежно при морфологической идентификации видовой принадлежности. Укороченные побеги довольно рано в возрасте 3–4 лет развиваются на молодых особях, хотя при этом их полноценная дифференциация происходит к 10 годам. Использование при этом индекса формы листовых пластинок путем вычисления соотношения A/L , на наш взгляд, является крайне перспективным направлением, поскольку не только снимает преувеличенность представлений об их чрезвычайно высокой варибельности [18–20], но и позволяет избегать субъективности в их оценке. Морфологические признаки листовых пластинок важны при изучении изменчивости исследованных таксонов, но применение их для идентификации *P. × jrtyschensis*, на наш взгляд, требует больших навыков.

Морфология черешка листа

Черешок листа у *P. nigra* плоский на большей части длины без желобка на адаксиальной стороне, у *P. laurifolia* – цилиндрический с желобком. Черешок у *P. × jrtyschensis* плоский только в верхней части, желобок хорошо выражен в основании черешка, но постепенно уменьшается и в верхней части просматривается небольшая выемка. М.В. Костина и др. [21] указывают на значительное варьирование выраженности желобка у гибридных растений тополя. Исследования *P. × jrtyschensis* в популяциях юга Сибири подтвердили последние представления. В целом морфология черешка позволяет хорошо диагностировать *P. nigra* и *P. laurifolia*, но при определении гибридов, его признаки должны использоваться в комплексе с другими.

Расположение генеративных почек на побегах кроны. Для секции *Aigeiros* характерно очередное положение генеративных почек на лептобластах и основании ауксибластов, для секции *Tacamahaca* – очередное на лептобластах и по 1–2 на верхушке дискобластов в пазухе вегетативной почки. У *P. × jr-*

tyschensis размещение генеративных почек совмещает особенности секций. Признак полезен для идентификации репродуктивно зрелых гибридных растений в зимне-весенний период при совместном использовании с морфологией побегов (см. рис. 1).

Морфология цветков и плодов

В изученных популяциях как родительских видов, так и *P. × jrtyschensis* резко преобладают мужские особи. Тычиночные цветки изученных таксонов имеют блюдцевидные диски диаметром 2,5–3 мм у *P. nigra*; 3–4 мм – у *P. laurifolia* и 2,5–4 мм – у *P. × jrtyschensis*. У *P. nigra* они по краю плоские, у тополя лавролистного и тополя иртышского – волнистые. У *P. × jrtyschensis* в пределах одной сережки встречаются как цельные, так и лопастные, голые и опушенные диски, у родительских таксонов они всегда цельные и голые (рис. 2).

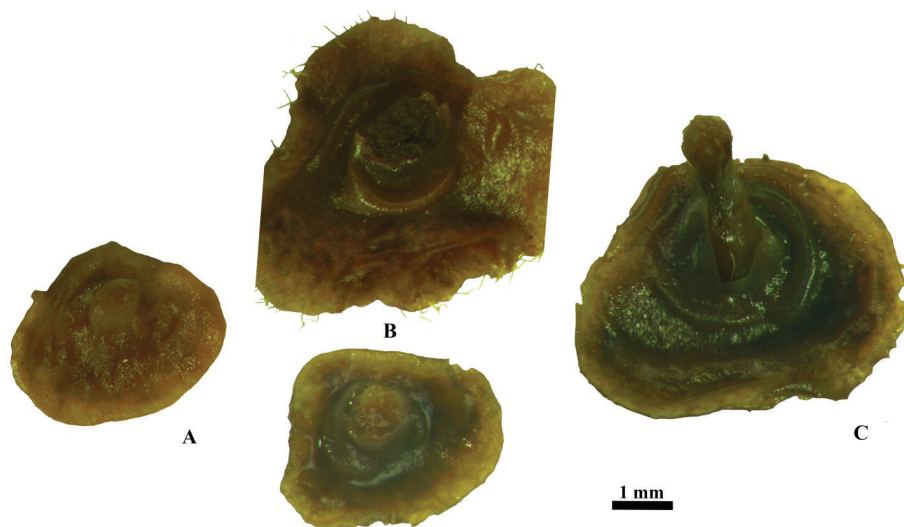


Рис. 2. Диски тычиночных цветков [Fig. 2. Discs of staminate flowers]:
A – *Populus nigra*, B – *P. × jrtyschensis*, C – *P. laurifolia*

У *P. nigra* на эндогенном уровне количество тычинок варьирует от 20–30 шт., *CV* – 8,60%; у *P. laurifolia* – 55–65 шт., *CV* – 5,16%. Интересно, что у *P. × jrtyschensis* исследованные особи распались на три группы, образующие переход от родительских таксонов. В первой группе количество тычинок у особей варьировало от 32 до 36 шт., *CV* – 4,90%, во второй 42–46 шт., *CV* – 3,18%, в третьей – 50–54 шт., *CV* – 3,07%. В среднем по выборкам количество тычинок составило у *P. nigra* – $30,0 \pm 0,816$ (25–35 шт., *CV* – 8,82%); у *P. laurifolia* – $60,0 \pm 0,557$ (55–65 шт., *CV* – 6,05%); у *P. × jrtyschensis* – $42,0 \pm 1,430$ (32–54 шт., *CV* – 18,46%).

Пестичные цветки у *P. nigra*: цветоножка 0,5–2 мм, диски воронковидные сплюснутые с боков, цельнокрайние, голые. Края дисков до середины охватывают яйцевидную, гладкую, голую завязь. Рыльце крупное двулопастное, на коротком столбике. Лопасты плотно сомкнуты и прижаты к завязи, не срстаются, по форме V-образные, отогнуты вверх, поверхность бугорчатая (рис. 3, А). У *P. laurifolia*: цветоножка 0,5–1 мм, диски блюдцевидные, по краю волнистые, опушенные. Завязь яйцевидная, складчато-бугорчатая, опушенная. Рыльце крупное трехлопастное (реже двух- и четырехлопастное), лопасты копьевидные плоские, свободные, поверхность бугорчатая (рис. 3, С). *P. × jrtytschensis*: цветоножка 0,5–3 мм, диски воронковидные сплюснутые с боков, цельнокрайние, рыхло опушенные с округлыми сосочками на поверхности. Завязь яйцевидная, бугорчатая, с сосочками, голая. Рыльце крупное двулопастное, у некоторых цветков трехлопастное, на коротком столбике. Лопасты плотно сомкнуты и прижаты к завязи, не срстаются, лировидные, отогнуты вверх, поверхность складчато-бугорчатая (рис. 3, В).

Плод *P. laurifolia* 2–4-створчатая коробочка, обычно на сережке основную долю составляют 3-створчатые плоды, 2-створчатые коробочки расположены преимущественно в ее основании, а 4-створчатые – в верхней части. У *P. nigra* плоды представлены только 2-створчатыми коробочками. У *P. × jrtytschensis* на сережке преобладают 2-створчатые коробочки, на 3-створчатые приходится 13,0–22,0%, они сосредоточены преимущественно в верхней части сережки. Коробочки 4-створчатые, встречающиеся у *P. laurifolia*, у гибридов не обнаружены.

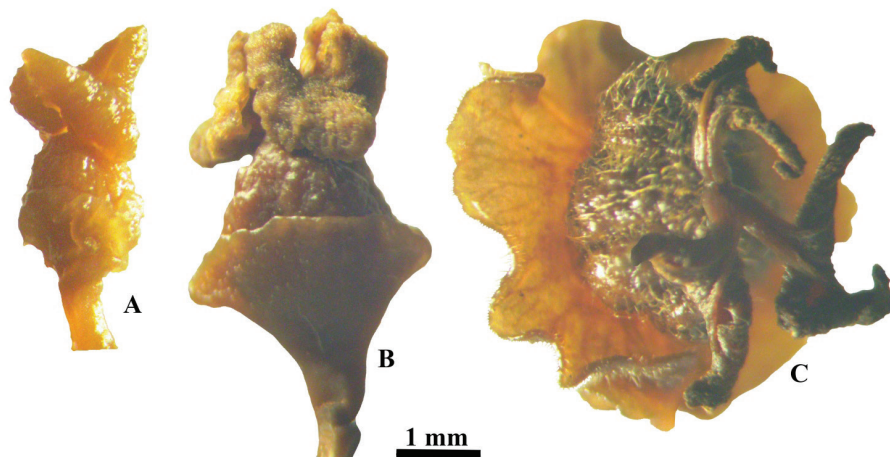


Рис. 3. Цветки [Fig. 3. Flowers]:
А – *Populus nigra*, В – *P. × jrtytschensis*, С – *P. laurifolia*

Общеизвестно, что признаки генеративных органов отличаются низкой изменчивостью, это подтвердили и настоящие исследования. И на первый

взгляд, их применение ограничено только временем достижения репродуктивной стадии в онтогенезе. Тем более что тычиночные и пестичные цветки *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* различаются по строению диска, рыльца и опушению. Диапазоны количества тычинок у исследованных таксонов не перекрываются, и эти признаки можно рассматривать как надежные при диагностике. Однако практическое применение морфологии генеративных органов имеет ограничения, которые необходимо учитывать при планировании исследований: 1) не позволяют идентифицировать растения, не достигшие репродуктивного возраста; 2) тополи – двудомные растения; 3) имеют непродолжительный период цветения и плодоношения; 4) цветковые и плодущие сережки недолго сохраняются в подстилке.

Анатомическая структура листовых черешков

Черешки *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются по форме поперечного сечения и особенно по контуру адаксиальной стороны (табл. 2). У *P. nigra* верхняя сторона всегда округлая, у *P. laurifolia* – сердцевидная вследствие хорошо выраженного желобка. Проводящая система *P. nigra* линейная, у *P. laurifolia* – высокоаркообразная, образованная отличными по форме кольцами закрытых коллатеральных проводящих пучков. *P. × jrtyschensis*, как и следовало ожидать, в той или иной мере наследуют черты родительских видов, но хорошо идентифицируются по форме поперечного сечения черешка, контуру адаксиальной стороны и форме проводящей системы (рис. 4).

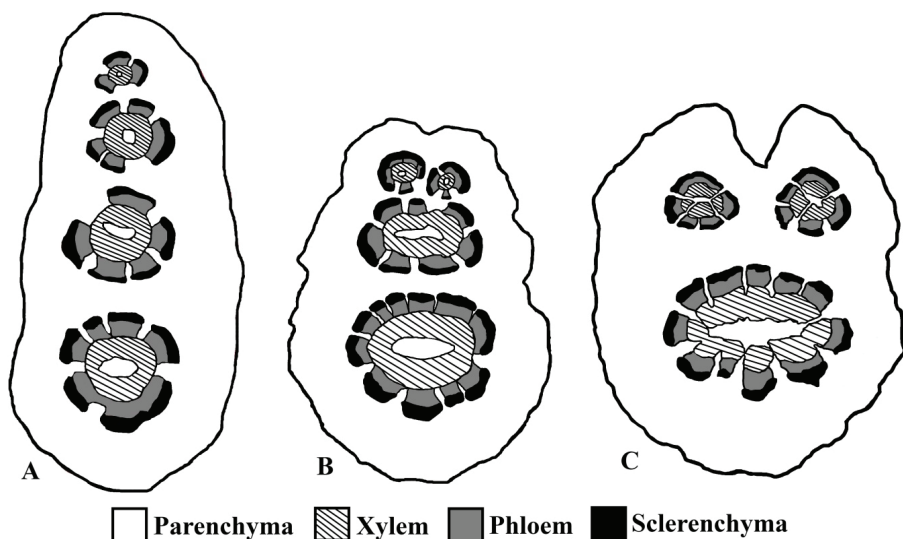


Рис. 4. Схема анатомии черешка [Fig. 4. Diagram of petiole anatomy]:
A – *Populus nigra*, B – *P. × jrtyschensis*, C – *P. laurifolia*

Поскольку анатомические исследования черешков листьев легкодоступны, а укороченные побеги довольно рано развиваются на молодых особях, использование признаков петиолярной анатомии, на наш взгляд, самый надежный метод идентификации гибридов. Однако, как показывают наши последние исследования, в анатомии черешков *P. nigra* могут наблюдаться проявления интрогрессии. Поэтому петиолярная анатомия указанных таксонов требует дополнительных исследований на популяционном уровне.

Анализ морфологических и анатомических признаков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации показал, что родительские таксоны и гибриды хорошо идентифицируются по характеру дифференциации побегов кроны, расположению генеративных почек, морфологии цветков и анатомическому строению черешка листа. Полученные нами данные подтверждают результаты молекулярно-генетических исследований гибридных зон видов *Aigeiros* и *Tacamahaca* [5–10, 22–24], согласно которым их генетический состав определяется действием естественного отбора, приводящего к частичной блокировке интрогрессии, преобладанию гибридов F_1 и сохранению видовой специфичности родительских таксонов.

Таблица 2 [Table 2]

**Диагностические признаки анатомии черешков листьев *Populus nigra*,
P. laurifolia и *P. × jrtyschensis***
[Diagnostic characteristics of petiole anatomy of *Populus nigra*, *P. laurifolia*
and *P. × jrtyschensis* leaves]

Признак [Characteristics]	Особенности проявления признаков [Peculiarities of the characteristics in species and hybrids]		
	<i>P. nigra</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>	<i>P. laurifolia</i>
Форма поперечного сечения черешка в верхней части [Form of the cross-section of the petiole in the upper part]	Эллиптическая [Elliptical]	Эллиптическая [Elliptical]	Яйцевидная [Ovoid]
Контур адаксиальной стороны [Adaxial surface contour]	Округлый [Rounded]	Усеченный, выемчатый [Truncated, emarginate]	Сердцевидный [Heart-shaped]
Форма колец закрытых коллатеральных пучков и их размещение [Form of rings of closed collateral vascular bundles and their placement]	3–5 округлых линейно расположенных кольца [3-5 rounded linear rings]	2 эллиптических линейно расположенных на абаксиальной стороне и 2 параллельно расположенных округлых на адаксиальной стороне [2 linearly arranged elliptical and 2 parallelly arranged rounded at the adaxial side]	1 эллиптическое на абаксиальной стороне и 2–4 параллельно расположенных на адаксиальной стороне [1 elliptical on the abaxial side and 2-4 parallelly arranged at the adaxial side]
Форма проводящей системы [Form of the vascular system]	Линейная [Linear]	Аркообразная переходящая в линейную [Arch-shaped transforming into linear]	Высокоаркообразная [Arched]

Заключение

В зоне наложения ареалов *P. nigra* и *P. laurifolia* в Алтае-Саянской горной стране распространен их естественный гибрид *P. × jrtyschensis*. Анализ морфологических и анатомических признаков таксонов в исследованной зоне естественной гибридизации показал, что родительские таксоны хорошо идентифицируются по морфологии побегов, листовых пластинок, черешка, расположению генеративных почек, морфологии генеративных органов и анатомическому строению черешка листа. Рассмотренные признаки гибридов преимущественно промежуточные, хотя по дифференциации побегов кроны прослеживается асимметрия в сторону *P. laurifolia*. В изученной гибридной зоне по морфо-анатомическим признакам наблюдается четкое подразделение взрослых деревьев на три группы – две представлены родительскими видами и одна гибридами.

Литература

1. 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 multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. e103645. doi: [org/10.1371/journal.pone.0103645](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103645)
2. 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. doi: [org/10.1111/mec.13368](https://doi.org/10.1111/mec.13368)
3. 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. e28101098. doi: [org/10.3389/fpls.2016.02022](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02022)
4. Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C., Cronk Q.C.B., Douglas C.J. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*) // Molecular ecology. 2018. Vol. 27(7). PP. 1667–1680. doi: [org/10.1111/mec.14561](https://doi.org/10.1111/mec.14561)
5. Vanden Broeck V.A., Villar M., Bockstaele V.E., Slycken V.J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations // Annals of Forest Science. 2005. Vol. 62. PP. 601–613. doi: [10.1051/forest:2005072](https://doi.org/10.1051/forest:2005072)
6. Eckenwalder J.E. *Populus* // Flora of North America Editorial Committee. 2010. № 7. PP. 5–14.
7. Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 38–51. doi: [10.15372/SJFS20170404](https://doi.org/10.15372/SJFS20170404)
8. Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2018. № 1. С. 16–36.
9. 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(1). PP. 1–12. doi: [org/10.1186/s12870-016-0776-6](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6)

10. Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 22(4). С. 468–475. doi: [10.18699/VJ18.384](https://doi.org/10.18699/VJ18.384)
11. Скворцов А.К., Голышева М.Д. О некоторых особенностях строения листа, важных для таксономии и филогении рода *Salix* L. // Биологические науки. 1967. № 41. С. 91–97.
12. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. 2002. Сер. 3. Т. 78. 164 с.
13. 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. 699 p. URL: <http://www.fao.org/3/a-i2670e.pdf>
14. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Виды рода тополь (*Populus* L., *Salicaceae*) в г. Перми // Вестник Пермского университета. 2016. Вып. 1. С. 12–21.
15. Corenblit D., Steiger J., González E., Gurnell A.M., Charrier G., Darrozes J., Dousseau J., Julien F., Lambs L., Larrue S., Roussel E., Vautier F., Voldoire O. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L // Earth Surface Processes and Landforms. 2013. № 39. PP. 546–563. doi: [10.1002/esp.3515](https://doi.org/10.1002/esp.3515)
16. Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // Turczaninowia. 2017. Т. 20, № 4. С. 206–218. doi: [10.14258/turczaninowia.20.4.19](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.19)
17. Климов А.В., Прошкин Б.В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 62–75. doi: [10.15372/SJFS20180506](https://doi.org/10.15372/SJFS20180506)
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. Available at: http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf
19. Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск : Гео, 2007. 121 с.
20. Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 79–109.
21. Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31.
22. Lindtke D., Gompert Z., Lexer C., Buerkle C.A. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species // Molecular Ecology. 2014. № 23. PP. 4316–4330. doi: [10.1111/mec.12759](https://doi.org/10.1111/mec.12759)
23. Christe C., Stölting K.N., Bresadola L., Fussi B., Heinze B., Wegmann D., Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F₁ fertility and recurrent gene flow // Molecular Ecology. 2016. № 25(11). PP. 2482–2498. doi: [10.1111/mec.13587](https://doi.org/10.1111/mec.13587)
24. Zeng Y.F., Zhang J.G., Duan A.G., Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // Scientific Reports. 2016. № 6. e27306416. doi: [10.1038/srep28043](https://doi.org/10.1038/srep28043)

Поступила в редакцию 05.04.2018 г.; повторно 07.09.2018 г. и 14.01.2019 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Климов Андрей Владимирович – канд. биол. наук, зам. директора по научной работе ООО ИнЭКА-консалтинг (Россия, 654027, г. Новокузнецк, ул. Лазо, 4).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович – аспирант кафедры селекции, генетики и лесоводства, Агрономический факультет, Новосибирский государственный аграрный университет (Россия, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160).

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

For citation: Klimov AVI, Proshkin BVI. Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:64-81. doi: 10.17223/19988591/46/4 In Russian, English Summary

Andrey VI. Klimov¹, Boris VI. Proshkin²

¹ *InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Russian Federation*

² *Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russian Federation*

**Using morphological and anatomical characteristics
to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia*
and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia**

In this research, we revealed the overlapping of the areas of *P. laurifolia* (*Tacamahaca* section) and *P. nigra* (*Aigeiros* section) in the Altai-Sayan mountain country. There is a process of natural crossing with the formation of a hybrid species *P. × jrtyshensis* in their common habitat. Hybrid zones of poplars are interesting for selection; therefore, careful study is required. There is no practical using of *P. × jrtyshensis* and they are not yet included in floristic lists and identification guides of Siberian regions. The last is related to the lack of clear morphological characteristics important for its identification. The aim of this study was to examine morphological and anatomical characteristics of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyshensis* to assess the possibilities of their using in natural hybrids identification.

We conducted the main part of the studies in the populations of *P. nigra*, *P. laurifolia*, and *P. × jrtyshensis* of the Tom River Basin. A part of the samples for anatomical studies was taken in the populations of the Biya and Katun river basins (See Table 1). The morphological characteristics of the vegetative organs were examined by the comparative morphological method. We studied such qualitative characteristics as surface shape of elongated coppice shoots, surface shape of elongated canopy shoots, types of shortened canopy shoots, morphology of leaf blades and petioles. We collected herbarium material from each sample plot, from 30 reproductively mature trees distant from each other, at the southern side of the middle part of the canopy with the aim of researching the variability of morphological characteristics. 15 fully developed intact leaves from each individual from the middle part of shortened shoots were collected. The length of the leaf blade (L), the distance between the widest and basic parts (A) were measured for analyzing the shape of each leaf blade. Form determination was performed by calculating the A / L index. We used the following ranges: < 0.25 - triangular; 0.25-0.35 - egg-shaped triangular; 0.35-0.45 - egg-shaped; 0.45-0.65 - elliptical; 0.65 > - reversed egg-shaped. Branches with generative buds were collected from 10 models of each taxon in the spring before the beginning of flowering (at the end of March) for studying the location of generative buds on shoots and flower morphology. We detected

morphological features at a magnification of 16.3×. Inflorescences were taken from cutting branches placed in vessels with water (at a temperature of 20...24°C) and fixed in a mixture of 96% ethyl alcohol and water in a 1: 1 ratio. The study of the fruit morphology was performed on 30 fruitful catkins selected from trees during the fruiting period. The leaves for morpho-anatomical studies of the petiole were collected randomly from three individuals from populations in the Tom, Biya and Katun river basins. The selection was carried out from the middle part of the crown of reproductively mature trees, with shortened shoots. The petioles were separated from the leaf blades of shortened shoots and fixed in a mixture of 96% ethyl alcohol, glycerol and water at the ratio of 1: 1: 1. Cutting sections were made in the upper part of the stem (fan). The cutting samples were stained with 2% safranin aqueous solution. Anatomical features were studied at a magnification of 100×. The reliability of the results was achieved by studying the petioles of 9 leaves from each model.

Coppice shoots of *P. nigra* have acylindrical form along the entire length, rarely angulated in the upper part. Elongated coppice shoots of *P. laurifolia* are always ribbed. The majority of examined coppice shoots of *P. jrtyschensis* are mostly ribbed on top and cylindrical on bottom shoots. This feature is important for identifying hybrids at the early stages of the population development. Elongated canopy shoots, in contrast to coppice shoots, are less informative, because even *P. laurifolia* has cylindrical, angular and ribbed shoots. The same variation is typical of hybrids. The reliable hybrid identification between the species of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections according to the nature of the shortened canopy shoots differentiation is possible due to morphological methods application. Species of *Tacamahaca* section have special shortened shoots, discoblasts, species of *Aigeiros* section do not have them, and shortened shoots of the canopy are represented only by leptoblasts. It should be noted that discoblasts are always inherited by hybrids and are preserved even with return crosses (See Fig. 1). The studied species have four lamina forms: triangular, ovate-triangular, ovate and elliptical. At the endogenous level, several lamina forms can be observed at one tree, but one of them sharply prevails. *P. nigra* is characterized by triangular and ovate-triangular leaves, the last prevails in all populations (78.0-96.0%). *P. laurifolia* has three types of leaf blades: ovate-triangular, ovate and elliptical. Ovoid leaves are most common (50.0-70.0%) form for the studied populations. *P. × jrtyschensis* is characterized by the presence of all forms noted in the parent species. In populations of hybrids, ovate-triangular leaves (55.0-82.0%) are predominant, triangular and elliptical leaves are distinguished by an extremely low frequency of occurrence. Only one form of the leaf top and fan on shortened shoots in the middle part of the canopy for all the leaves of one tree is always expressed. The leaves of *P. nigra* in all studied populations have an exceptionally elongated pointed tip and a wedge-shaped fan. The shape of *P. laurifolia* leaf top is pointed. The intermediate characteristics are typical of *P. × jrtyschensis* leaf blades: the pointed elongated tip and the rounded wedge-shaped fan. Staminate and pistil late flowers of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* differ in the structure of the disc, flowers and pubescence (See Fig. 2-3). The ranges of the stamens number of the studied species do not overlap, and these characteristics can be considered as reliable in their identification. The fruit of *P. laurifolia* is a 2-4-fold capsule, usually a 3-fold capsule; 2-fold capsules are located mainly at its base, and 4-fold are in the upper part. Fruits of *P. nigra* are represented only by 2-fold capsules. 2-fold capsules predominate for *P. × jrtyschensis*, 3-fold capsules account for 13.0-22.0%, concentrating mainly in the upper part of the catkins. The petioles of *P. nigra* and *P. laurifolia* differ in the shape of the cross section and, especially, in the contour of the adaxial side (See Table 2). The upper side of *P. nigra* is always round, that of *P. laurifolia* is heart-shaped due to a well-defined groove. The conductive system of

P. nigra is linear, that of *P. laurifolia* is arciform, formed by different rings of closed collateral conductive beams. *P. × jrtyschensis* inherits the characteristics of the parent species, but is well identified by the cross section of the stem, the contour of the adaxial side, and the form of the conducting system (See Fig. 4). Due to the availability of anatomical studies of the petiole and a quite early development of shortened shoots in young individuals, the use of petiole anatomical characteristics is, in our opinion, the most reliable method for hybrid identifying. The analysis of the morphological and anatomical characteristics of species in the natural hybridization zone showed that the parent species are well identified by morphology and petiole anatomy. The considered characteristics of hybrids are predominantly intermediate, although asymmetry of *P. laurifolia* is traced by the differentiation of canopy shoots. There is a clear division of adult trees into three groups - two are represented by parental species and one by hybrids - in the studied hybrid zone according to the morpho-anatomical characteristics.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 24 References.

Key words: *Populus*; hybridization; identification; morphology; petiolar anatomy.

References

1. 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. 2014;9:e103645. doi: [10.1371/journal.pone.0103645](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103645)
2. 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](https://doi.org/10.1111/mec.13368)
3. 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](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02022)
4. Suarez-Gonzalez A, Hefer CA, Lexer C, Cronk QCB, Douglas CJ. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018;27(7):1667-1680. doi: [10.1111/mec.14561](https://doi.org/10.1111/mec.14561)
5. 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](https://doi.org/10.1051/forest:2005072)
6. Eckenwalder JE. *Populus*. In: *Flora of North America Editorial Committee, eds.* 1993+. Flora of North America North of Mexico. 20+ vols. New York and Oxford. 2010. Vol. 3, pp. 5-14.
7. Proshkin BV, Klimov AV. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) in the floodplain of the Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Sib. J. For. Sci.* 2017;4:38-51. doi: [10.15372/SJFS20170404](https://doi.org/10.15372/SJFS20170404) In Russian, English Summary
8. Klimov AV, Proshkin BV, Andreeva ZV. Gibrizatsiya vidov roda *Populus* L. sektiys Aigeiros Lunell i Tacamahaca Mill. v prirode i kul'ture [Hybridization of *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill. in nature and crop]. *Vestnik Novosibirskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2018;1(46):16-36. In Russian
9. 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](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6)
10. Klimov AV, Proshkin BV. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(4):468-475. doi: [10.18699/VJ18.384](https://doi.org/10.18699/VJ18.384) In Russian, English Summary

11. Skvortsov AK, Golysheva MD. On some features of the structure of the leaf, important for taxonomy and phylogeny of the genus *Salix* L. *Biological Sciences*. 1967;41(5):91-97. In Russian
12. Pautov AA. Leaf structure in the evolution of poplars. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytateley. Seriya 3. = Proceeding of St. Petersburg University Society of Naturalists. Series 3*. 2002;3(78):164 In Russian
13. 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> (access 20.08.2018)
14. Molganova NA, Ovesnov SA. Species of the genus *Populus* L. (Salicaceae) in Perm. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya Biologiya = Bulletin of Perm State University*. 2016;1:12-21. In Russian
15. Corenblit D, Steiger J, Gonzalez E, Gurnell AM, Charrier G, Darrozes J, Dousseau J, Julien F, Lambs L, Larrue S, Roussel E, Vautier F, Voldoire O. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: A special focus on *Populus nigra* L. *Earth Surface Processes and Landforms*. 2013;39:546-563. doi: [10.1002/esp.3515](https://doi.org/10.1002/esp.3515)
16. Proshkin BV, Klimov AV. Spontaneous hybridization of *Populus* × *sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). *Turczaninowia*. 2017;20(4):206-218. doi: [10.14258/turczaninowia.20.4.19](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.19) In Russian, English Summary
17. Klimov AV, Proshkin BV. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2018;5:62-75. doi: [10.15372/SJFS20180506](https://doi.org/10.15372/SJFS20180506)
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 Publ.; 2014 128. p. Available at: http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf (access 20.08.2018)
19. Bakulin VT. Topol' chernyy v Zapadnoy Sibiri [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2007. 121 p. In Russian
20. Mayorov SR, Bochkin VD, Nasimovich YuA, Shcherbakov AV. Adventive flora of Moscow and Moscow region. Moscow: KMK Publ.; 2012:79-109. In Russian
21. Kostina MV, Chindyaeva LN, Vasilieva NV. Hybridization of *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk. *Sotsialno-ecologicheskieologii = Environment and Human: Environmental Studies*. 2016;4:20-31. In Russian
22. Lindtke D, Gompert Z, Lexer C, Buerkle CA. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species. *Molecular Ecology*. 2014;23:4316-4330. doi: [10.1111/mec.12759](https://doi.org/10.1111/mec.12759)
23. Christe C, Stölting KN, Bresadola L, Fussi B, Heinze B, Wegmann D, Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F₁ fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*. 2016;25(11):2482-2498. doi: [10.1111/mec.13587](https://doi.org/10.1111/mec.13587)
24. Zeng YF, Zhang JG, Duan AG, Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility. *Scientific Reports*. 2016;6:28043. doi: [10.1038/srep28043](https://doi.org/10.1038/srep28043)

Received 05 April 2018; Revised 07 September 2018 and 14 January 2019;

Accepted 15 February 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Klimov Andrey VI, Cand. Sci. (Biol.), Deputy Director for Research InEca-Consulting LLC, 4 Lazo Pr., Novokuznetsk 654027, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: populus0709@mail.ru

Proshkin Boris VI, PhD Student, Department of Selection, Genetics and Forestry, Faculty of Agronomy, Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolubov Pr., Novosibirsk 630039, Russian Federation.

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

УДК 581.9+58.08+58.02+519.24
doi: 10.17223/19988591/46/5

Д.В. Санданов

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 19-54-53014)
и частично по бюджетной теме № АААА-А17-117011810036-3.

Выполнен обзор научной литературы по современным методам моделирования видового богатства и пространственного распределения видов растений. Проведен анализ основных гипотез широтного градиента разнообразия растений – одной из наиболее обсуждаемых проблем изучения флоразнoобразия. Рассмотрены современные подходы к моделированию распространения видов растений с использованием различных программных средств. Подчеркивается важность использования достоверных данных и валидных методов моделирования для получения корректных результатов и прогнозов. Приведены советы по реализации начальных исследований по моделированию. Рассмотрена возможность использования ранее опубликованных в России материалов по распространению видов растений в современных исследованиях. Отмечена низкая публикационная активность российских исследователей по обсуждаемой проблематике. В современных российских ботанических публикациях проявляется тенденция к активизации исследований по созданию баз данных, оцифровке гербарных фондов и публикации информации по распространению растений в свободном доступе.

Ключевые слова: география растений; широтный градиент разнообразия; видовое богатство; моделирование распространения видов; базы данных.

Введение

Изучение формирования разнообразия биоты является давним и насущным вопросом биологии. Закономерности снижения видового богатства от экватора к полюсам всегда интересовали биологов и экологов со времен исследований Александра Гумбольдта, Альфреда Рассела Уоллеса и Чарльза Дарвина [1]. В последние годы проведены масштабные исследования по разнообразию животных, но при этом оценка ведущих факторов, определяющих закономерности распределения видового богатства растений, осталась наименее разработанной [2, 3]. Растительный покров является основой наземных экосистем, и вопросы изучения его разнообразия в мировом масштабе весьма актуальны.

Согласно исследованиям детерминирующими факторами видового богатства часто являются условия современного климата [4], долговременные климатические изменения [5], гетерогенность местообитаний [6], пространственные ограничения [7]. Из климатических факторов ключевыми являются параметры температуры и увлажнения, что было показано на примере многих таксонов и в различном масштабе [8, 9]. Гетерогенность местообитаний может оказывать влияние на видовое богатство за счет наличия большого числа экологических ниш и возможностей для диверсификации видов [6]. Вместе с тем фрагментация местообитаний, вызванная антропогенными нарушениями, может иметь больший эффект на сокращение числа видов в сравнении с процессами потепления климата [10]. Климатические флуктуации в четвертичном периоде также оказывали влияние на видовое богатство. Например, виды с низкой способностью к расселению приурочены к рефугиумам, где сохранялись стабильные климатические условия в периоды оледенений [5, 11]. Оценка широтных градиентов фиторазнообразия на глобальном уровне показала, что центры разнообразия наблюдаются в хорошо структурированных и геоэкологически разнородных территориях тропиков и субтропиков [12, 13]. Большая часть гипотез разнообразия видов протестирована с использованием данных из Северной Америки и Европы, в редких случаях с территории Азии. Отметим, что имеется ряд исследований на территории Китая и некоторых стран Юго-Восточной Азии, где выделены ключевые участки с высоким биоразнообразием (hot-spots) [14, 15]. Поэтому активизация исследований в этом направлении на территории России имеет первостепенное значение.

В последние годы проводится все больше исследований по данной тематике, в основном работы зарубежных коллег. В итоге назрела необходимость публикации для российских биологов и экологов обзора по основным направлениям изучаемой проблемы, что будет в дальнейшем способствовать интеграции отечественных ботаников в международные исследования. В предлагаемом обзоре проведен анализ гипотез широтного градиента разнообразия видов растений, обозначены основные методы изучения пространственного распределения видов растений и моделирования их разнообразия, рассмотрены предпосылки для дальнейшего развития исследований по географии растений на территории России.

Широтный градиент фиторазнообразия: основные гипотезы и ключевые положения

Характеристика основных гипотез, используемых при изучении пространственных трендов разнообразия, хорошо представлена в публикации О.В. Морозовой [16]. В данном обзоре уделено внимание наиболее распространенному направлению исследований – широтному градиенту разнообразия (latitudinal diversity gradient) с привлечением современных публикаций.

Оценка влияния широтного градиента на разнообразие видов (т.е. уменьшение видового богатства от экватора к полюсам) является одним из центральных вопросов биологии в течение последних двух столетий [17]. Все началось с обзорных работ Александра Гумбольдта, который первым начал обсуждать количественное изменение распределения видов по земному шару [18]. Помимо анализа общих закономерностей А. Гумбольдт предположил, что определяющими широтный градиент разнообразия являются характеристики климата (в частности зимние температуры), а также устойчивость растений к холодовому стрессу [17]. Первая предварительная количественная оценка разнообразия видов на земном шаре была проведена Е.В. Вульфом [18]. Подобные расчеты количественных показателей конкретных флор на широтном градиенте позднее были осуществлены для европейской части СССР [19], Восточной Европы [20] и Сибири [21]. Анализ методологии таких исследований и количественная оценка флористического разнообразия для территории Советского Союза проведены Л.И. Малышевым [22].

Гипотеза консервативности экологических ниш (постулирует, что близкородственные виды характеризуются сходными экологическими предпочтениями) оценивается как одна из наиболее значимых при оценке связей широтного градиента и разнообразия видов [23, 24]. Согласно этой гипотезе распространение видов тропического происхождения в процессе эволюции остается приуроченным к условиям тропического климата, как и в прошлые геологические эпохи. Поэтому наблюдается лишь небольшое число тропических видов, способных к распространению в другие климатические зоны вследствие сложной адаптации к условиям холодного климата [24, 25]. Это показывает, что зимние холода лимитируют распространение тропических видов в умеренную зону [26–28]. Виды, приуроченные к умеренному поясу, имеют более широкие экологические предпочтения и поэтому могут встречаться в широких пределах, включая и тропическую зону, однако здесь они преимущественно встречаются на больших абсолютных высотах [15]. Необходимо также отметить, что современная умеренная зона была подвержена оледенению во время последнего ледникового максимума [5]. Доказано, что климатические флуктуации в четвертичном периоде способствовали утрате местообитаний, ограничивали распространение видов и привели к исчезновению некоторых из них, что в конечном итоге привело к утрате видового разнообразия в большом масштабе [29]. Несмотря на это горные регионы обеспечивали большое число климатических ниш и возможности для адаптации к различным местообитаниям [30] и могут рассматриваться как рефугиумы [31]. Палеореконструкции видового богатства древесных растений выявили, что после плейстоцена вектор широтного градиента стал более явным [32].

Одной из интересных проблем экологии является оценка влияния современного климата на распространение растений с учетом их эволюционной истории. Эти исследования помогают понять, как эволюционная история видов и изменения климата в прошлом и настоящем определяют масштабные

закономерности видового разнообразия [23, 26, 33]. Одной из связанных с ними гипотез является гипотеза холодовой толерантности или тропического консерватизма, которая прогнозирует, что широтные градиенты видового разнообразия являются результатом комбинированного эффекта консерватизма экологических ниш, современного климата и динамики палеоклимата [15, 23, 26, 34]. Несмотря на наличие многочисленных исследований, вопросы эволюции взаимоотношений разнообразия видов и условий окружающей среды все еще остаются слабо раскрытыми [35]. Использование вышеуказанного подхода ограничивается трудностью оценки относительного вклада экологических и эволюционных процессов, а также недостаточностью достоверных данных по распространению видов и их эволюционной истории. Разные гипотезы затрагивают отдельные аспекты рассматриваемой проблемы, и ее решение возможно через сопряженный анализ всех возможных причин широтного градиента разнообразия [36]. Например, последние исследования показывают, что широтный градиент для древесных растений, мхов и печеночников может определяться кардинально различающимися вкладами и соотношением экологических предикторов [37].

Некоторые исследования не подтверждают наличие широтного градиента разнообразия или указывают на его асимметричность или разнонаправленность трендов. Также отмечается, что варьирование трендов разнообразия биоты в основном происходит не с изменением широты, а вследствие изменения градиента среды: уменьшение разнообразия происходит в песчаных условиях. Так, изучение широтного градиента для позвоночных животных с использованием суррогатных шкал, основанных на вариабельности температурных значений, выявило его несоответствие в разных регионах и различном масштабе. Особые различия наблюдались в области Северного полушария [38]. Изучение распределения клавариоидных грибов на протяженной широтной трансекте (6 300 км от 20° до 80° с.ш.) также не показало уменьшения видового богатства, наибольшее разнообразие микобиоты наблюдалось в пределах 50°–60° с.ш. [39]. Тем не менее проведенный метаанализ с использованием огромной выборки (бактерии, простейшие, растения, грибы и животные) доказал наличие общего широтного градиента разнообразия [40].

Краткий обзор показывает, что проблематика, которая обсуждается биологами уже более 200 лет, еще далека от разрешения и поэтому необходимы новые данные и разработка методов для их комплексного анализа.

Современные методы изучения пространственного распределения видов растений

Принимая во внимание динамику климата и нарастающую антропогенную трансформацию растительного покрова планеты, на первый план сегодня выходят вопросы распространения видов, их прошлое и будущее, а

также аспекты сохранения редких и исчезающих видов растений. С появлением новых методов и технологий появилась возможность моделирования динамики ареалов видов на основе оценки связей с климатическими параметрами, геосистемными характеристиками и структурой основных местообитаний [41]. Ряд моделей также охватывает особенности распространения видов в зависимости от условий природопользования и инвазионных характеристик [42]. Использование моделирования позволяет лучше понять биологию изучаемого вида [43], закономерности биоразнообразия и механизмы сосуществования видов [44], определить стратегию и проводить планирование природоохранных мероприятий [45], оценить изменения экологических условий произрастания видов и различных таксономических групп [46]. Информативный обзор методологии, способов моделирования и аспектов использования моделей приведен в публикации Дж. Элит и Дж.Р. Лифвик [47].

Самые первые модели часто именовались моделями «климатических конвертов» (climatic envelopes) и позволяли визуализировать экологическую нишу вида, основанную на климатических параметрах. В последующем модели стали структурно более сложными и появилась возможность сопоставлять доступные данные по местонахождению с различными экологическими переменными для дальнейшего моделирования географического распространения реализованных экологических ниш видов. Для таких моделей наиболее широко используется термин «модель распространения видов» (Species Distribution Model) (табл. 1). В современных публикациях отмечается, что более приемлемым следует считать термин «модель пригодности местообитания» (Habitat Suitability Model) [48].

Таблица 1 [Table 1]

Число публикаций в реферативных базах данных с использованием методов моделирования пространственного распределения видов
[Number of publications in databases using modeling of spatial species distribution]

Термин на английском [Term in English]	Русскоязычный эквивалент [Equivalent in Russian]	Число статей в базе Web of Science* [Number of papers in WoS database]	Число статей в базе Scopus* [Number of papers in Scopus database]
Species distribution model	Модель распространения вида	1020	3144
Ecological niche model	Модель экологической ниши	299	906
Habitat suitability model	Модель пригодности местообитания	248	552
Environmental niche model	Модель экологической ниши	31	116
Species niche model	Модель ниши вида	5	19

* Представлены данные за последние 10 лет (с 2009 по 2018 г.), дата обращения: 13.02.2019.

[Data are presented for the last 10 years (from 2009 to 2018), accessed at 13.02.2019.]

Проведенный поиск устойчивых словосочетаний, обозначающих методы пространственного моделирования распределения видов и исследования экологической ниши, в реферативных базах данных за последние 10 лет выявил, что доля публикаций российских ученых по всем направлениям составляет <1%. Это является крайне недостаточным при наличии в России территорий с богатым биоразнообразием, которые еще ждут своих исследователей. В пятерку наиболее публикуемых исследователей по рассматриваемой тематике вошли Antoine Guisan (Лозаннский университет, Швейцария), Dennis Rödger (Зоологический научно-исследовательский музей Александра Кенига, Германия), Wilfried Thuiller (Национальный центр научных исследований, Франция), Niklaus Zimmermann (Федеральный научно-исследовательский институт леса, снега и ландшафта, Швейцария), Loïc Pellissier (Швейцарская высшая техническая школа Цюриха).

Ранние модели зачастую подвергались критике за ошибочные результаты при оценке возможностей миграций видов, межвидовых взаимодействий, динамики популяций видов на краю ареала, взаимодействий между климатом и интенсивностью природопользования [49, 50]. При анализе важно учитывать, что распространение видов может лимитироваться биотическими взаимоотношениями, репродуктивными механизмами и закономерностями, способностью видов к расселению, наличием различных физических и экологических барьеров, историей распространения вида в прошлом, которая в бореальной зоне часто связана с географией оледенений. В целом учет известных методических ограничений при грамотном использовании моделей может быть хорошей основой для оценки последствий климатических изменений и разработки рациональных способов природопользования [48, 51].

Для получения валидных результатов при моделировании важную роль играют предварительный анализ и тестирование данных, выбор оптимального метода / методов моделирования. При прогнозном моделировании необходима оценка с использованием разных циркуляционных моделей и климатических сценариев. Исследования показывают, что выбор подходящего метода моделирования и соответствующих циркуляционных моделей (по возможности использование и тестирование нескольких вариантов) играет наибольшую роль в получении корректных результатов моделирования [52].

Современные модели используют все более сложные алгоритмы расчетов, что позволяет оценивать конкуренцию между видами [43, 53] и комплекс других биотических взаимодействий [54–56]. В последнее время наблюдается тенденция к пространственному анализу большого числа видов (включая и флоры крупных регионов), использованию значительного объема информации из глобальных баз данных по биоразнообразию и проведению все более детальных исследований закономерностей распределения флоры в мировом масштабе [57]. Однако анализ глобального распространения древесных растений с использованием основных открытых баз данных показал наличие точек присутствия высокого качества лишь для 17,5% от

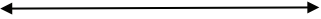
общего объема выборки [58]. Поэтому до начала исследований необходима предварительная оценка и обработка всех имеющихся данных (табл. 2). Это может быть информация по гербарным сборам и другим полевым материалам (флористическим спискам, конспектам флор, фотографиям растений с геопривязкой и т.д.), из различных публикаций (региональных флор, атласов, определителей), выборки из открытых баз данных. Для всего имеющего массива данных важно определить точность геопривязок, выверить и упорядочить таксономию видов, провести анализ пространственной однородности данных. В этом случае хорошим подспорьем может служить пакет SDMtoolbox 2.0 (<http://www.sdmtoolbox.org>), который позволяет автоматизировать сложные расчеты или циклы расчетов при проведении пространственного анализа, проводить тщательную параметризацию моделей с увеличением их избирательной способности и минимизацией излишнего обучения модели (over-fitting). Использование данного пакета также позволяет провести предварительный анализ имеющихся данных по распространению и выбрать оптимальные параметры моделирования [59]. Стандартизированную подготовку данных по распространению растений можно также провести с использованием пакета CoordinateCleaner в среде R (<https://github.com/ropensci/CoordinateCleaner>). Использование этой программы позволяет автоматизировать процесс анализа имеющихся географических координат и выявления «проблемных» местонахождений на основе анализа географических справочников, также в наличии имеется глобальная база данных координат 9 691 биологического научного и образовательного учреждения, которая позволяет найти геопривязки, относящиеся к этим локациям [60]. Во-первых, это позволяет удалить ненужные данные (например, координаты самого гербария) при оценке ареалов видов; во-вторых, выявить виды растений в условиях культуры или виды, покинувшие интродукционные коллекции и распространенные в настоящее время в природе. В пакете CoordinateCleaner запущен современный алгоритм распознавания наборов с растровыми данными, ошибок при конвертации координат и результатов десятичного округления данных. Все перечисленные программные средства позволяют работать с большими массивами данных и в значительной степени облегчают подготовку данных для дальнейшего моделирования.

В настоящее время разработано три основных типа моделирования, основанных на разных алгоритмах: 1) профильный метод (основан на обработке коэффициентов разреженных матриц); 2) регрессионный метод; 3) метод машинного обучения. В современных ботанических исследованиях чаще всего используются регрессионные модели (генерализованные линейные Generalized Linear Models – GLM и добавочные модели Generalized Additive Models – GAM) и методы машинного обучения, такие как метод максимальной энтропии Maximum Entropy Methods – программа MaxEnt (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/), регрессионные деревья и искусственные нейронные сети Artificial Neural Network – ANN. Про-

граммы на основе профильного метода (BIOCLIM, DOMAIN, GARP) сейчас очень редко используются, более современной разработкой в этом направлении является метод факторного анализа экологических ниш Ecological Niche Factor Analysis – ENFA, реализованный в программе BIOMAPPER. Известно два основных типа моделей по отношению к используемым данным: модели присутствия (программы BIOCLIM, DOMAIN, ENFA, GARP, MaxEnt и Maxlike) и модели присутствия-отсутствия (GLM, GAM, а также многовариантные адаптивные регрессионные сплайны Multivariate Adaptive Regression Splines – MARS, классификационные деревья Classification and Regression Tree – CART). Обзор более ранних программных пакетов приведен в публикациях [61, 62].

Таблица 2 [Table 2]

**Пространственное разрешение для данных различного типа,
используемых при моделировании**
[Spatial resolution for different data types used in species distribution modeling]

Источники данных [Data sources]	Тип данных [Data type]	1–1000 м [1-1000 m]	1–5 км [1-5 km]	1–15 мин [1-15 minutes]	0,25–1 градуса [0.25-1 degree]	1–5 градуса [1-5 degree]
Гербарные данные [Data from herbarium]	Присутствие [Presence]					
Периодические издания [Periodicals]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					
Данные обследования территории [Survey data]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					
Полевые данные [Field data]	Присутствие/ отсутствие [Presence/ absence]					

После подбора подходящего метода моделирования необходимо определиться с выбором экологических переменных. Это должно соответствовать обозначенной цели исследования, доступности данных, биологии и размеру ареала изучаемого вида. Корректное использование различных переменных проводится с учетом изучаемого пространственного уровня (табл. 3). Экологические переменные для целей моделирования можно разделить на прямые и косвенные, использование каждого типа имеет свои преимущества и недостатки (табл. 4). Отметим, что в моделях помимо количественных можно использовать и категориальные переменные (выраженные в цифровом виде),

что позволяет проанализировать дополнительные данные по различным параметрам среды (например, классы потенциальной растительности, степень выпаса и т.д.).

Таблица 3 [Table 3]
**Пространственное разрешение экологических переменных,
используемых при моделировании**
[Spatial resolution of environmental variables used in species distribution modeling]

Экологические переменные [Environmental variables]	Пространственный уровень [Scale domain]						
	Глобаль- ный >10000 км [Global]	Континен- тальный 2000– 10000 км [Conti- nental]	Регио- нальный 200– 2000 км [Regional]	Ланд- шаф- тный 10–200 км [Land- scape]	Локаль- ный 1–10 км [Local]	Сайт 10– 1000 м [Site]	Ми- кро- сайт <10 м [Micro]
Климат [Climate]							
Топография [Topography]							
Природопользо- вание [Land-use]							
Типы почв [Soil type]							
Биотические взаимодействия [Biotic interaction]							

Примечание. Серой заливкой обозначены пространственные уровни, для которых релевантно применение экологических переменных.

[Note. Grey columns show the scales relevant to application of environmental variables.]

Таблица 4 [Table 4]
**Преимущества и недостатки использования в моделировании
различных типов переменных**
[Advantages and drawbacks of different types of variables in modeling]

Показатель	Прямые [Direct]	Косвенные [Indirect]
Определение [Definition]	Переменные, имеющие пря- мые экобиологические свя- зи с изучаемым видом [Variables with direct eco-biological relationship with studied species]	Переменные, имеющие опос- редованные связи с изучаемым видом через серию промежу- точных прямых факторов [Variables that correlate with studied species through series of intermediate direct factors]
Примеры [Examples]	Климат, почвенные макроэле- менты, взаимодействующие виды растений в сообществе, изоляция местообитания [Climate, soil nutrients, interact- ing plant species, site isolation]	Высота над уровнем моря, рельеф, почвенные характеристики, геология [Elevation, soil, topography, geology]

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Показатель	Прямые [Direct]	Косвенные [Indirect]
Преимущества [Advantages]	Структура модели легко интерпретируется в значимых биологических терминах. Можно проводить экстраполяцию. Более эффективны при составлении прогнозов, связанных с изменением климата. Обеспечивает больше информации для эффективного природоохранного управления [Model structure easily interpreted in biological meaningful terms. More effective for climate change modeling. Provide more information for conservation management]	Наборы данных легко доступны в ГИС-формате. Могут быть эффективными предикторами (например, данные по высоте и рельефу при моделировании горных территорий). Объединяют пул связанных друг с другом переменных, поэтому при моделировании можно использовать меньшее число экологических переменных [Data sets widely available in GIS. Can be effective predictors, e.g. elevation and relief data in mountainous areas. Encompass a range of correlated variables, help to use fewer variables in modeling]
Недостатки [Drawbacks]	Требуют больше времени и затрат для подготовки (кроме доступных климатических данных). Не всегда удастся подготовить набор переменных нужного пространственного разрешения [Require greater efforts to record. Need to prepare data sets with appropriate spatial resolution]	Ограничения в интерпретации данных, порой сложно найти «биологический смысл» полученных результатов. Если есть корреляция с прямыми переменными, то результаты анализа могут быть применимы только к локальным условиям. [Limited interpretation – biological meaning inferred, resulting in increased uncertainty. Correlation with direct variables tends to be location specific]

На сегодняшний день проведение различных этапов моделирования и комплексный анализ данных возможны в среде R с использованием специализированных статистических пакетов [48]. В частности разработаны модули Biomod, Biomod2 [63] и Ecospat [64], которые позволяют провести полномасштабный анализ с использованием различных моделей и сценариев. Немаловажным фактором является то, что R – это свободная программная среда с открытым исходным кодом. В настоящее время в сети Интернет доступны многие готовые коды, необходимые для моделирования. Кроме того, при наличии векторных и растровых данных среда R позволяет оформлять выходные карты результатов моделирования с настраиваемыми характеристиками, что позволяет не использовать дорогостоящие ГИС-программы. Стоит упомянуть, что в последние годы появился ряд ГИС-пакетов, находящихся в свободном доступе (DIVA-GIS, QGIS). Многофункциональной платформой с интерфейсом под Windows и MacOS является программа OpenModeller (<http://openmodeller.sourceforge.net/>), которая также дает возможность работать с разными алгоритмами моделирования в зависимости от типа имеющихся данных по распространению.

Начинающим исследователям можно приобрести практические навыки с использованием учебно-методических пособий по моделированию распространения видов [65, 66], где в доступной форме приводятся возможности

рассматриваемых методов, указаны необходимые ссылки, по которым можно скачать необходимые программы, данные и слои для практического тренинга.

Для более опытных исследователей можно привести несколько практических советов:

1. На первоначальном этапе очень важна работа с данными по распространению видов. Если данных недостаточно, то нужно добрать необходимую информацию. Следует также учесть возможную неравномерность сбора данных (например, у населенных пунктов и дорог) и однородность эколого-климатических условий. Все это позволит провести отбор достоверных данных, чтобы снизить влияние негативных факторов на конечный результат [41, 42, 59, 60].

2. Корреляции экологических переменных (предикторов), используемых в анализе, не должны превышать значения 0,7 [41, 42, 48, 49]. Недостаточный учет пространственной автокорреляции данных, переменных и закономерностей распространения видов может привести к недостоверным результатам моделирования [49, 65, 67, 68]. Соотношение предикторов и точек присутствия не должно быть меньше 1:10, т.е. на один предиктор желательно использовать не менее 10 точек присутствия вида [41, 48]. В среднем в моделях используется 5–10 предикторов, поэтому для базового анализа необходимо наличие от 50 до 100 местонахождений вида.

3. Важно соблюдать баланс между точками присутствия и отсутствия (псевдоотсутствия) видов [48, 68].

4. При использовании данных полевых наблюдений модели могут показывать низкую точность при использовании менее чем 100 наблюдений [48]. Отметим, что это касается только полевых данных, собранных на небольших территориях. Для других наборов данных (гербарные материалы, данные из определителей и флор) особых ограничений нет. Для редких или малоизученных видов предлагаются специальные алгоритмы для работы с небольшими выборками [69, 70].

5. По возможности использовать разные методы моделирования (метод максимальной энтропии, многомерная и логистическая регрессия, нейронные сети, генетический алгоритм и т.д.) для сравнения результатов и выбора наиболее подходящего метода [48, 49, 52, 63].

6. Важно оценивать точность прогнозов с использованием различных статистических критериев, таких как AUC (Area Under Curve of the Received Operating Characteristic) – площадь под ROC-кривой, коэффициенты каппа-статистики (Кappa, MaxKappa), статистический индекс TSS – “True Skill Statistic”, обозначающий порог успешности прогноза для точек присутствия и отсутствия [41, 44, 47, 48].

Предпосылки и наработки по изучению географии растений в России

Один из основоположников ботанической географии в России А.И. Толмачев отмечал [71. С. 4]: «...освещение любых природных явлений в геогра-

фической перспективе имеет особенное значение... В то же время, с ботанико-географической точки зрения, обширность территории, на которой может проводиться такая работа у нас, открывает широкие перспективы раскрытия различных закономерностей распространения растений на базе изучения отечественного материала». Согласно А.И. Толмачеву [72], распространение растений можно отобразить тремя способами картирования: точечное, контурное и сеточное. В.В. Чепинога с соавторами [73] отмечает, что информация по распространению растений помимо гербарных данных может быть представлена во флористических списках, геоботанических описаниях и публикациях. Рассмотрим более подробно российские разработки в этих направлениях.

Точечное картирование. Является наиболее широко используемым методом изучения распространения растений в России. Первоначальные исследования были начаты в 1958 г. под руководством А.И. Толмачева, активная работа продолжалась до 1986 г. За этот период опубликовано много работ по географии важнейших групп растений флоры СССР [74–76], первый из выпусков был даже издан за рубежом на английском языке. В рамках этих исследований подготовлен крупный массив картографических материалов по ареалам растений. Помимо детальных точечных карт для видов с широким ареалом составлялись и контурные карты. В последующем другим не менее ценным обобщением явился «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений» [77], в котором помимо распространения видов приведены данные по их природным запасам. В этот же период опубликованы три тома сводки «Ареалы деревьев и кустарников СССР» [78–80]. Точечное картирование используется при подготовке флор и атласов для большинства регионов России. Этот материал имеет большой потенциал для дальнейших исследований по географии растений.

Одной из интересных современных разработок является издание online (<http://www.agroatlas.ru/>) и на DVD «Агроэкологического атласа России и сопредельных стран» [81], в котором помимо ареалов важных сельскохозяйственных культур приведено 560 подробных карт их диких сородичей в ГИС-формате с точечными и полигональными слоями. Ареал культурных видов большей частью обозначен контурами, точками выделяют отдельные места возделывания. Эти исследования являются хорошим примером того, как имеющийся обширный материал по распространению растений можно использовать в современных исследованиях.

Другим перспективным направлением является изучение распространения инвазионных видов растений. На данный момент имеется база данных адвентивных видов растений Восточной Европы (<http://geocnt.geonet.ru/googlemap/>) [82–84]. На территории России работает отдельная группа специалистов, в последние годы исследования по данной тематике проводятся большим совместным коллективом российских и зарубежных ботаников.

На сегодняшний день проводится большая работа по оцифровке гербария Московского госуниверситета и подготовке геопривязок для гербарных материалов. Имеющийся массив информации позволяет рассматривать цифровой гербарий МГУ как крупнейшую базу данных по биоразнообразию в России [85]. Помимо этих исследований сотрудниками университета публикуются наборы данных по распространению растений. В числе последних и хорошо проработанных стоит отметить базу данных по распространению 103 видов сосудистых растений бассейна р. Амур, базирующуюся на анализе основных гербарных коллекций России [86], все данные для 12 371 локалитета видов доступны по адресу (<https://www.gbif.org/dataset/0c7bd9e3-ded7-4de4-99ec-d5145361ff48>).

Контурное картирование. Данный метод является менее трудоемким по сравнению с точечным картированием, но не обладает детализацией и содержит элементы экстраполяции данных. При обобщении контурами краевых точек распространения вида выпадает информация о его местообитаниях с учетом гетерогенности экологических условий. Поэтому такие материалы имеют меньшую ценность при моделировании ареалов растений.

Нами проанализировано распространение двух крупных секций полиморфного рода *Oxytropis* DC. (рис. 1). Контурные ареалы секций подготовлены на основе большого числа точечных данных: 1202 конкретных местонахождений для видов секции *Xerobia* Bunge и 913 местонахождений для секции *Verticillares* DC. Выявлено, что ареал секции *Xerobia* характеризуется приуроченностью к Центральной Азии, к этой же территории тяготеют и ареалы большей части видов секции *Verticillares*. Северо-восточный анклав секции *Verticillares* имеет сходное распространение с видами секции *Arctobia* Bunge.

Для начинающих исследователей наличие контурных карт распространения видов позволяет предварительно оценить их общее распространение, эти данные также могут быть полезны при подготовке набора данных по отсутствию («псевдоотсутствию») вида на изучаемой территории. Хорошая проработка контурного картирования распространения видов в рамках советской фитогеографической школы позволяет использовать эти данные в современных исследованиях.

Сеточное картирование. Подробный обзор принципов и методов картирования на основе регулярной сетки приведен в обзоре А.П. Серегина [87]. Данный метод широко используется в зарубежных исследованиях, так как картирование на сетчатой основе позволяет избежать предвзятости при оценке ареалов видов, выявляет территории, необходимые для дальнейшего исследования, позволяет планировать флористические исследования. Возможности метода используются при оценке видового богатства растений и закономерностей его разнообразия на основе мелкомасштабного и крупномасштабного картографирования. В.В. Чепинога с соавторами [73] предполагает, что авторитетное мнение А.И. Толмачева [72] о сложности приме-

нения сеточного картирования в России в связи с неполнотой изученности флоры оказало влияние на недостаточное внимание к этому методу и его слабое развитие в нашей стране. Первый опыт работы с регулярной сеткой при флористических исследованиях встречается при изучении флоры плато Путорана [88], в полной мере данный метод был использован при подготовке сводки «Флора Центральной Сибири» (1979) [73, 87]. Карты распространения растений на сеточной основе могут быть распознаны с использованием современных программных средств. Так, разработка специального алгоритма распознавания позволила перевести в цифровой формат карты ареалов для 1 284 видов и подвидов сосудистых растений из сводки «Флора Центральной Сибири» [73]. Массив флористических данных по флоре плато Путорана в последующем также может быть переведен на цифровую основу.



Рис. 1. Ареалы секций *Verticillares* DC. и *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC
[Fig. 1. Distribution of sections *Verticillares* DC. and *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC]

В современных российских исследованиях сеточное картирование представлено в работах А.П. Серегина по Владимирской области [87]. Нами недавно завершена работа по созданию на сеточной основе (100×100 км) базы данных по распространению древесных растений Восточной Евразии [89]. Предварительный анализ имеющихся данных показывает перспективность дальнейших исследований, которые позволяют провести детальную оценку закономерностей распространения древесных растений на изучаемой территории. Основой данных по распространению древесных видов Азиатской

России была публикация И.Ю. Коропачинского и Т.Н. Встовской [90], вся имеющаяся информация дополнена новыми данными (рис. 2). Наибольшее видовое богатство наблюдается на юге Сибири и Дальнего Востока. Это в некоторой степени согласуется с предыдущими исследованиями по распространению редких и эндемичных растений на территории России [91], где эти же регионы выделены как ключевые участки с максимальным видовым разнообразием. Имеющийся массив данных также отображает определенный широтный градиент разнообразия древесных видов Азиатской России. Ранее нами для территории Восточной Азии отмечен значимый вклад экологической переменной как аномалии средней температуры самой холодной четверти года с периода последнего ледникового максимума (переменная рассчитывалась по общепринятой методике [92]), что может свидетельствовать о большом влиянии оледенения на распространение древесных растений умеренного пояса [93]. Детерминирующими факторами также являются средняя температура самой холодной четверти года и среднегодовая температура (биоклиматические переменные были получены с сайта <http://www.worldclim.org>). Расчет ключевых переменных для территории Азиатской России в противовес выявил большее влияние осадков в самую теплую и самую влажную четверть года. Горы юга Сибири и Дальнего Востока характеризуются лучшим увлажнением, что способствует формированию высокого видового богатства древесных растений.

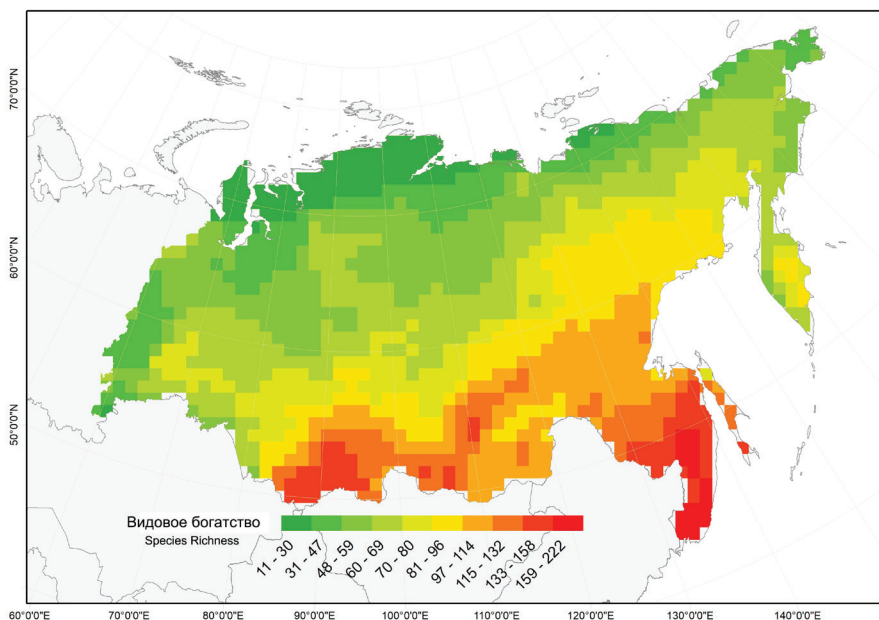


Рис. 2. Видовое богатство древесных растений Азиатской России
[Fig. 2. Species richness of woody plants in Asian Russia]

Исследования в этом направлении необходимо продолжить. В том же масштабе (100×100 км) нами проведено сеточное картирование аридных территорий Внутренней Азии и выявлен различный отклик древесных и травянистых растений на изменения климата в прошлом и настоящем [94]. Комплекс факторов, детерминирующих разнообразие и распространение видов, отличался не только у видов различных жизненных форм, но и с разной размерностью ареалов. Для аридных территорий Внутренней Азии не выявлено важной роли температурных показателей, в основном ключевое значение имели параметры увлажнения. Исходя из прогнозируемых трендов аридизации в изучаемом регионе, в будущем в травянистых экосистемах Внутренней Азии может наблюдаться снижение разнообразия, в особенности для видов с узким ареалом.

На сегодняшний день многие регионы России являются хорошо изученными во флористическом плане. В ряде имеющихся сводок помимо общих данных по встречаемости видов в различных регионах представлены карты их распространения. Эти данные можно использовать при сеточном картировании. Пока наименьшая изученность наблюдается на северо-востоке России (Якутия, Магаданская область, Чукотка и т.д.). Информация о распространении видов растений на этих территориях имеет низкое разрешение, поэтому необходимы более детальные исследования.

Локальные / конкретные флоры. Информация о распространении растений может быть сформирована на основе флористических списков локальных / конкретных флор. Подробные работы по данной тематике проведены для Азиатской Арктики [95, 96]. Разработанная сотрудниками Ботанического института РАН (под руководством Б.А. Юрцева) сеть мониторинга биоразнообразия Арктики на уровне локальных флор является ценным массивом информации. Имеющиеся материалы позволили выявить долготную дифференциацию локальных флор, изменения на градиенте океаничности-континентальности, обозначить флористические рубежи на территории Азиатской Арктики [97]. Из имеющихся данных по этому региону в открытом доступе есть описания 148 локальных флор и информация по распространению сосудистых растений флоры Таймыра (<http://byrranga.ru/>, авторы базы данных Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов). Списки видов и описания локальных флор приведены в различных публикациях. Помимо ранее упомянутых публикаций можно отметить флористические исследования на территории Вятско-Камского междуречья [98], Южного Зауралья [99] и др. Несмотря на большое число исследований на основе метода локальных флор, в меньшей степени наблюдается анализ имеющихся данных с использованием современных методов. Из последних можно отметить исследование закономерностей таксономического богатства флоры Восточной Европы в связи с различными экологическими факторами [16, 20]. Данные локальных флор могут быть основой для проведения сравнительного анализа разнообразия флоры больших территорий, а также для оценки фиторазнообразия в целом. Необходимо от-

метить, что одна из основных карт глобального разнообразия растений [12] построена по данным, близким к локальным флорам. Локальные флоры в большинстве случаев небольшие по площади, поэтому на основе имеющихся данных можно составить общее распространение видов для определенных территорий. Полученные данные также могут быть легко встроены в регулярную сетку различного масштаба. Все это свидетельствует о том, что результаты флористических исследований имеют в будущем большой потенциал.

Геоботанические описания. Информация из геоботанических описаний помимо данных по распространению видов также содержит ценные сведения об их экологии. Так, можно проанализировать границы ареалов синтаксонов, оценить активность изучаемых видов, их распределение по экологическим шкалам и в связи с различными факторами среды. В последние годы геоботаники все чаще используют GPS-навигаторы для обозначения площадок, что позволяет при наличии серии описаний на определенном контуре растительности составить детальные карты распространения видов. Имеются базы данных геоботанических описаний, такие как FORUS (<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/reestr1.htm>), информация из которых может быть представлена по запросу исследователей и научных организаций. Для Азиатской России разработана база данных растительности Сибири [100], которая включает около 31 000 геоботанических описаний, база данных по водной и прибрежно-водной растительности Байкальской Сибири [101], включающая более 2 500 геоботанических описаний. В целом отмечается слабая представленность геоботанических описаний в открытом доступе, что снижает эффективность их использования для получения информации о распространении видов растений.

Базы данных по распространению растений. Разработка различных баз данных и веб-сервисов на сегодняшний день является актуальной задачей, так как позволяет систематизировать имеющуюся информацию по распространению видов растений, открывает возможности для комплексного анализа их ареалов, позволяет составлять предварительные прогнозы по динамике ареалов изучаемых видов. В последние годы проводится большая работа по созданию региональных баз данных по биоразнообразию. Часть российских баз данных представлена на Веб-сайте российского представительства Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF (<http://gbif.ru/>). К сожалению, основным недостатком большинства российских баз данных является закрытость информации и невозможность их использования. Наличие информации в свободном доступе является одним из основных условий для дальнейшего развития географии растений в России. Это позволяет показать воспроизводимость проведенного анализа для подтверждения результатов исследований, а также является основой для разработки новых подходов и научных гипотез. Несмотря на активизацию исследований (публикация новых данных по распространению видов растений, создание различных баз данных, оцифровка и геокодирование гербарных материалов), Россия все еще остается большим «белым пятном» на всемирной карте растительного разнообразия.

Заключение

Несмотря на широкое использование в мировой научной практике методов моделирования, данное направление пока недостаточно представлено в российских ботанических исследованиях. В основном проводятся работы по моделированию ареалов видов растений на основе значимых климатических параметров. В России имеются все предпосылки и наработки для дальнейшего плодотворного изучения географии растений. Необходимо отметить, что в последние годы активизировались исследования по созданию различных баз данных, оцифровке гербария, публикации информации по распространению растений в свободном доступе онлайн, большей частью на платформе GBIF – Глобальной информационной системы по биоразнообразию. Под эгидой GBIF проходят тематические рабочие семинары, конференции и мастер-классы. Все это, несомненно, способствует внедрению современных технологий и методов моделирования для анализа не только распространения отдельных видов, но также для оценки фиторазнообразия в целом. Развитие этих исследований позволит глубже изучить уникальные ботанические объекты Северной Евразии, понять закономерности распределения растительного разнообразия, оценить динамику распространения видов, групп растений, фитоценозов в свете изменений климата и антропогенных трансформаций, разработать практические рекомендации по их охране.

Литература

1. Brown J.H., Lomolino M.V. Biogeography. Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc., 1998. 2nd edition. 691 p.
2. Montoya D., Rodriguez M.A., Zavala M.A., Hawkins B.A. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat // *Ecography*. 2007. Vol. 30. PP. 173–182.
3. Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho J.A.F., Guégan J.-F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Turner J.R.G. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis // *Journal of Biogeography*. 2009. Vol. 36. PP. 132–147.
4. Currie D.J., Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees // *Nature*. 1987. Vol. 329. PP. 326–327.
5. Sandel B., Arge L., Dalsgaard B., Davies R.G., Gaston K.J., Sutherland W.J., Svenning J.C. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism // *Science*. 2011. Vol. 334. PP. 660–664.
6. Stein A., Gerstner K., Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17. PP. 866–880.
7. Colwell R.K., Lees D.C. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness // *Trends in Ecology & Evolution*. 2000. Vol. 15. PP. 70–76.
8. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness // *The American Naturalist*. 1991. Vol. 137. PP. 27–49.

9. Svenning J.C., Skov F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. PP. 234–245.
10. Hof C., Levinsky I., Araújo M.B., Rahbek C. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17. PP. 2987–2990.
11. Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. The velocity of climate change // *Nature*. 2009. Vol. 462. PP. 1052–1055.
12. Mutke J., Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Biologiske Skrifter*. 2005. Vol. 55. PP. 521–531.
13. Kreft H., Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007. Vol. 104. PP. 5925–5930.
14. Marsh S.T., Brummitt N.A., de Kok R.P.J., Utteridge T.M.A. Large-scale patterns of plant diversity and conservation priorities in South East Asia // *Blumea*. 2009. Vol. 54. PP. 103–108.
15. Wang Z., Fang J., Tang Z., Lin X. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011. Vol. 278. PP. 2122–2132.
16. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3, № 2. С. 190–207.
17. Hawkins B.A. Ecology's oldest pattern? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. Vol. 16, № 8. P. 470.
18. Вульф Е.В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов // *Труды ВАСХНИЛ*. 1934. Сер. 1, № 2. С. 3–40.
19. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // *Ботанический журнал*. 1979. Т. 64, № 2. С. 172–183.
20. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М. : Наука, 2008. 328 с.
21. Водопьянова Н.С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск : Наука, 1984. 156 с.
22. Малышев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // *Ботанический журнал*. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537–1550.
23. Wiens J.J., Donoghue M.J. Historical biogeography, ecology and species richness // *Trends in Ecology & Evolution*. 2004. Vol. 19. PP. 639–644.
24. Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Jonathan D.T., Grytnes J.A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M., Stephens P.R. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology // *Ecology Letters*. 2010. Vol. 13. PP. 1310–1324.
25. Giehl E.L.H., Jarenkow J.A. Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America // *Ecography*. 2012. Vol. 35. PP. 933–943.
26. Latham R.E., Ricklefs R.E. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity theory does not account for variation in species richness // *Oikos*. 1993. Vol. 67. PP. 325–333.
27. Donoghue M.J. Colloquium paper: a phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity // *Proceedings of National Academy of Sciences*. 2008. Vol. 105. Suppl. 1. PP. 11549–11555.
28. Zanne A.E., Tank D.C., Cornwell W.K., Eastman J.M., Smith S.A., FitzJohn R.G., McGlinn D.J., O'Meara B.C., Moles A.T., Reich P.B., Royer D.L., Soltis D.E., Stevens P.F., Westoby M., Wright I.J., Aarssen L., Bertin R.I., Calaminus A., Govaerts R., Hemmings F., Leishman M.R., Oleksyn J., Soltis P.S., Swenson N.G., Warman L., Beaulieu J.M. Three

- keys to the radiation of angiosperms into freezing environments // *Nature*. 2014. Vol. 506. PP. 89–92.
29. Jansson R., Dynesius M. The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. Vol. 33. PP. 741–777.
30. Wang S., Xu X., Shrestha N., Zimmermann N.E., Tang Z., Wang Z. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM) // *PLoS ONE*. 2017. 12 (4): e0175742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175742>
31. Qian H., Ricklefs R.E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants // *Nature*. 2000. Vol. 407. PP. 180–182.
32. Shiono T., Kusumoto B., Yasuhara M., Kubota Y. Roles of climate niche conservatism and range dynamics in woody plant diversity patterns through the Cenozoic // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. Vol. 27. PP. 865–874.
33. Mittelbach G.G., Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison S.P., Hurlbert A.H., Knowlton N., Lessios H.A., McCain C.M., McCune A.R., McDade L.A., McPeck M.A., Near T.J., Price T.D., Ricklefs R.E., Roy K., Sax D.F., Schluter D., Sobel J.M., Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. PP. 315–331.
34. Kerkoff A.J., Moriarty P.E., Weiser M.D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. Vol. 111. PP. 8125–8130.
35. Ricklefs R.E. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship // *Ecology*. 2006. Vol. 87. PP. S3–S13.
36. Svenning J.-C., Skov F. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe // *Journal of Biogeography*. 2005. Vol. 32. PP. 1019–1033.
37. Chen S.-B., Ferry Slik J.W., Gao J., Mao L.-F., Bi M.-J., Shen M.-W., Zhou K.-X. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability // *Journal of Systematics and Evolution*. 2015. Vol. 53, № 6. PP. 535–545.
38. Gaucherel C., Tramier C., Devictor V., Svenning J.-C., Hély C. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? // *Journal of Biogeography*. 2018. Vol. 45. PP. 1905–1916.
39. Ширяев А.Г. Широтные изменения разнообразия грибов на модельной трансекте Евразии // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2018. № 3. С. 56–66.
40. Kinlock N.L., Prowant L., Herstoff E.M., Foley C.M., Akin-Fajiye M., Bender N., Umarani M., Ryu H.Y., Sen B., Gurevich J. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. Vol. 27. PP. 125–141.
41. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*. 2000. Vol. 135. PP. 147–186.
42. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecological Letters*. 2005. Vol. 8. PP. 993–1009.
43. Meier E.S., Edwards Jr T.C., Kienast F., Dobberty M., Zimmermann N.E. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. // *Journal of Biogeography*. 2011. Vol. 38. PP. 371–382.
44. Thuiller W., Pollock L.J., Gueguen M., Münkemüller T. From species distributions to meta-communities // *Ecology Letters*. 2015. Vol. 18. PP. 1321–1328.
45. Kremen C., Cameron A., Moilanen A., Philips S.J., Thomas C.D., Beentje H., Dransfield J., Fischer B.L., Glaw F., Good T.C., Harper G.J., Hijmans R.J., Lees D.C., Louis Jr. E., Nussbaum R.A., Raxworthy C.J., Razafimpahanana A., Schatz G.E., Vences M.,

- Vieites D.R., Wright P.C., Zjhra M.L. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools // *Science*. 2008. Vol. 320. PP. 222–226.
46. Thuiller W., Pironon S., Psomas A., Barbet-Massin M., Jiguet F., Lavergne S., Pearman P.B., Renaud J., Zupan L., Zimmermann N.E. The European functional tree of bird life in the face of global change // *Nature Communications*. 2014. Vol. 5, № 3118.
 47. Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. Vol. 40. PP. 677–697.
 48. Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. *Habitat suitability and distribution models: with application in R*. Cambridge: Cambridge University Press, 2017. doi: [10.1017/9781139028271](https://doi.org/10.1017/9781139028271)
 49. Araújo M.B., Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modelling // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33. PP. 1677–1688.
 50. Thuiller W., Albert C., Araújo M.B., Berry P.M., Cabeza M., Guisan A., Hickler T., Midgely G.F., Paterson J., Schurr F.M., Sykes M.T., Zimmermann N.E. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges // *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2008. Vol. 9. PP. 137–152.
 51. Wang T., Campbell E.M., O'Neill G.A., Aitken S.N. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: uncertainties and management applications // *Forest Ecology and Management*. 2012. Vol. 279. PP. 128–140.
 52. Buisson L., Thuiller W., Casajus N., Lek S., Grenouillet G. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16. PP. 1145–1157.
 53. Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.-A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.-Ch., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M., Timmermann A., Wardle D.A., Aastrup P., Svenning J.-Ch. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modeling // *Biological Reviews*. 2013. Vol. 88. PP. 15–30.
 54. Le Roux P.C., Pellissier L., Witz M.S., Luoto M. Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models // *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. PP. 767–775.
 55. Pellissier L., Niculita-Hirzel H., Dubuis A., Pagni M., Guez N., Ndiribe C., Salamin N., Xenarios I., Goudet J., Sanders I.R., Guisan A. Soil fungal communities of grasslands are environmentally structured at a regional scale in the Alps // *Molecular Ecology*. 2014. Vol. 23. PP. 4274–4290.
 56. Rohr R.P., Naisbit R.E., Massa C., Bersier L.-F. Matching–centrality decomposition and the forecasting of new links in networks // *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. 2016. Vol. 283. PP. 20152702.
 57. Velazco S.J.E., Galvão F., Villalobos F., De Marco Júnioir P. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent // *PLoS ONE*. 2017. 12(10): e0186025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186025>
 58. Serra-Diaz J.M., Enquist B.J., Maitner B., Merow C., Svenning J.-C. Big data of tree species distributions: how big and how good? // *Forest Ecosystems*. 2017. 4:30. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0120-0>
 59. Brown J.L., Bennett J.R., French C.M. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses // *PeerJ*. 2017. 5, e4095. <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>
 60. Zizka A., Silvestro D., Andermann T., Azevedo J., Ritter C.D., Edler D., Farooq H., Herdean A., Ariza M., Scharn R., Svanteson S., Wengström N., Zizka V., Antonelli A. CoordinateCleaner: standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases // *Methods in Ecology and Evolution*. 2019. Vol. 10. PP. 744–751. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>

61. Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71, № 6. С. 467–487.
62. Олонова М.В., Gao X. Потенциальные возможности распространения адвентивного растения *Poa compressa* L. в Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4 (28). С. 56–69.
63. Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // Ecography. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
64. Broennimann O., Di Cola V., Petitpierre B., Breiner F., Scherrer D., Manuela D., Randin C., Engler R., Hordijk W., Mod H., Pottier J., Di Febbraro M., Pellissier L., Pio D., Mateo R.G., Dubuis A., Maiorano L., Psomas A., Ndiribe C., Salamin N., Zimmermann N., Guisan A. Package ‘ecospat’. June 27, 2018 <http://mirrors.nic.cz/R/web/packages/ecospat/ecospat.pdf>
65. Олонова М.В., Гудкова П.Д. Биоклиматическое моделирование: задания для практической работы и методические указания к их выполнению. Томск : Издательский дом ТГУ, 2017. 50 с.
66. Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб. : Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
67. Segurado P., Araújo M.B., Kunin W.E. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models // Journal of Applied Ecology. 2006. Vol. 43. PP. 433–444.
68. Chapman D.S. Weak climatic associations among British plant distributions // Global Ecology and Biogeography. 2010. Vol. 19. PP. 831–841.
69. Shcheglovitova M., Anderson R.P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes // Ecological Modelling. 2013. Vol. 269. PP. 9–17.
70. Breiner F.T., Nobis M.P., Bergamini A., Guisan A. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences // Methods in Ecology and Evolution. 2017. Vol. 9, № 4. PP. 802–808.
71. Толмачев А.И. От редактора // Ареалы растений флоры СССР. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. С. 3–8.
72. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
73. Чепинога В.В., Петухин В.А., Стальмакова Д.П. Результаты сеточного картирования сводки «Флора Центральной Сибири» (1979) в цифровом формате: итоги и перспективы использования // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 3 (27). С. 70–78.
74. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. 191 с.
75. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. Вып. 2. 248 с.
76. Ареалы растений флоры СССР / под ред. А.И. Толмачева. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. Вып. 3. 176 с.
77. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / под ред. П.С. Чикова. М.: Картография, 1983. 340 с.
78. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1977. 164 с.
79. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1980. 144 с.
80. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кубли ; под ред. В.И. Грубова. Л. : Наука, 1986. 182 с.
81. Афонин А.Н., Грин С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролов А.Н. (ред.) Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [DVD-версия]. 2008. URL: <http://www.agroatlas.ru>

82. Морозова О.В. База данных по адвентивным видам растений (Alien plant species) // Материалы совещания по экологической безопасности России. М. : IUCN, 2002. С. 83–94.
83. Морозова О.В., Борисов М.М. Веб-ориентированная геоинформационная система по чужеродным видам растений Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 47–55.
84. Morozova O.V. East Asian species in alien flora of European Russia // *Botanica Pacifica*. 2014. Vol. 3, № 1. PP. 21–31.
85. Серегин А.П. Цифровой гербарий МГУ – крупнейшая российская база данных по биоразнообразию // Известия академии наук. Серия биологическая. 2017. № 6. С. 610–616.
86. Дудов С.В., Дудова К.В., Гамова Н.С. Исследование ботанико-географических рубежей в российской части бассейна р. Амур путем моделирования пространственного распространения видов сосудистых растений // Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях : тезисы докл. междунар. науч.-практ. конф. / под ред. Е.А. Боровичева, Д.А. Давыдова, Н.Е. Королевой. Апатиты, 2017. С. 41–44.
87. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. С. 210–245.
88. Флора Путорана (Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири). Новосибирск : Наука, 1976. 245 с.
89. Санданов Д.В., Wang Z., Su X. База данных по распространению древесных растений Восточной Евразии: возможности и перспективы // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии : материалы II Всерос. конф. с участием иностранных ученых. Иркутск, 2017. С. 179–181.
90. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Гео, 2002. 707 с.
91. Venevsky S., Venevskaja I. Hierarchical systematic conservation planning at the national level: Identifying national biodiversity hotspots using abiotic factors in Russia // *Biological Conservation*. 2005. Vol. 124. PP. 235–251.
92. Araújo M.B., Nogués-Bravo D., Diniz-Filho J.A.F., Haywood A.M., Valdes P.J., Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians // *Ecography*. 2008. Vol 31, № 1. PP. 8–15.
93. Su X., Wang Z., Sandanov D.V. Tropical niche conservatism and glacial-interglacial climate change shaped woody plant diversity in eastern Asia // *Macroecology in Space and Time: 10th Annual Meeting of the Specialist Group on Macroecology of the Ecological Society of Germany, Austria, and Switzerland*. Vienna, 2017. P. 17.
94. Liu Y., Su X., Shrestha N., Wang S., Xu X., Li Y., Wang Q., Sandanov D., Wang Z. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dryland plant diversity differ between growth forms // *Ecography*. 2019. Vol. 42. PP. 334–345.
95. Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // *Ботанический журнал*. 2002. Т. 87, № 6. С. 1–28.
96. Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // *Ботанический журнал*. 2004. Т. 89, № 11. С. 1689–1727.
97. Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Ходачек Е.А., Хитун О.В., Чиненко С.В.,

- Юрцев Б.А. Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 2. С. 193–220.
98. Баранова О.Г. Сравнительный анализ локальных флор Вятско-Камского междуречья // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева : материалы VI Рабочего совещания по сравнительной флористике / под ред. С.В. Дегтевой. Сыктывкар, 2004. С. 25–30.
99. Науменко Н.И. Флористическое районирование Южного Зауралья // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2004. Сер. 3. № 1. С. 69–90.
100. Korolyuk A.Yu., Zverev A.A. Database of Siberian Vegetation (DSV) // Biodiversity & Ecology. 2012. Vol. 4. P. 312.
101. Chepinoga V.V. Wetland vegetation database of Baikal Siberia (WETBS) // Biodiversity & Ecology. 2012. Vol. 4. P. 311.
102. Санданов Д.В., Найданов Б.Б. Пространственное моделирование ареалов восточно-азиатских видов растений: современное состояние и динамика под влиянием климатических изменений // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 30–35.
103. Дудов С.В. Моделирование распространения видов по данным рельефа и дистанционного зондирования на примере сосудистых растений нижнего горного пояса хр. Тукурингра (Зейский заповедник, Амурская область) // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77, № 2. С. 122–134.
104. Солодянкина С.В., Истомина Е.А., Сороковой А.А., Чепинога В.В. Моделирование потенциального ареала ветреницы байкальской (*Anemone baicalensis*, Ranunculaceae) в Байкальском регионе // География и природные ресурсы. 2016. № 5. С. 92–99.
105. Гудкова П.Д., Олонова М.В., Феоктистов Д.С. Сравнение эколого-климатических ниш двух видов ковылей – *Stipa sareptana* A.K. Becker и *S. krylovii* Roshev. (Poaceae) // Ukrainian Journal of Ecology. 2017. Т. 7 (4). С. 263–269.
106. Sandanov D.V., Pisarenko O.Yu. Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution // Arctoa. 2018. Vol. 27. P. 29–34.

Поступила в редакцию 17.10.2018 г.; повторно 28.01.2019 г.; 25.02.2019 г.;
принята 21.03.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Санданов Денис Викторович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флористики и геоботаники Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru

For citation: Sandanov DV. Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:82-114. doi: 10.17223/19988591/46/5 In Russian, English Summary

Denis V. Sandanov

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russian Federation

Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: Implication prospects in Russia

What determines patterns in species richness is one of the oldest unresolved questions in biology, which attracted increasingly more attention of ecologists under climate change and human impacts on ecosystems. The mechanisms of the decrease in species richness from the equators to the poles have intrigued ecologists since the era of von Humboldt, Wallace, and Darwin (Brown, Lomolino, 1998). Nowadays, studies on plant diversity modeling and spatial distribution of plant species are on the edge of modern biological and ecological research. The basic idea of the given review is to summarize the key points of modern methodology and methods of the discussed topic. Firstly, the main directions of studies on latitudinal diversity gradient (i.e., the decrease in species diversity with latitude) as freezing-tolerance hypothesis (or tropical conservatism hypothesis) and niche conservatism hypothesis have been discussed. It is mentioned that understanding the latitudinal gradient in species diversity has been one of the central questions in biology for two centuries, and yet it remains a major challenge to biologists. Analysis of recent publications unfolds that this problem still remains controversial. Compiling new datasets for species distribution and their ensembles along latitudinal gradient and complex analysis by new methods will be useful for future studies. Secondly, modern approaches to species distribution modeling (SDM) have been analyzed. In the past decade, the number of publications on that topic rapidly increased (*See Table 1*). Publication analysis concerning studies on habitat suitability modeling (HSM) or species distribution modeling (SDM) revealed poor involvement (less than 1%) of Russian scientists in the discussed topic. The importance of using high-quality data of species occurrences and valid modeling approaches to get reliable results and prognostic maps has been highlighted (*See Tables 2-4*). It is marked that today different algorithms can be applicable in R, which provides many useful tools for SDM, such as Biomod2 platform and other specific packages. Brief practical rules for good SDM practice have been presented. For beginners, information on training manuals, the main books and papers, describing SDM methods is provided. In the third part of the review, previous studies on plant geography in Russia have been analyzed. The baseline of these studies is very important and a brief overview shows good perspectives. It is necessary to point out that previously obtained data on plant species distribution can be used in modern research and be successfully involved in the modeling of plant diversity and species distribution (*See Fig. 1 and 2*). Different kinds of available data (point, contour, grid mapping, floristic species lists, and relevés) have been reviewed. There are a lot of elaborated databases on plant species distribution in Russia, but most of them are not available online and do not have free access to data. The first overview on Russian plant diversity revealed that some territories, such as the European part of Russia, were investigated quite well. Plant species distribution data for the north-eastern part of Russia have low resolution and more botanical studies necessary for that region. Analysis of modern Russian botanical publications revealed an increase in studies on creating new databases on plants and vegetation, herbaria digitizing, and publishing species occurrences data online, mostly on the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) platform (<http://gbif.ru/>). Studies on the base SDM methodology are not common, and mostly single species or plant group

distribution are analyzed. There is a lack of research covering plant diversity for the whole territory of Russia and big regions within the country. Such studies for the Asian part of Russia become more and more important. Russian GBIF team usually organizes conferences, workshops and training courses which are helpful in promoting SDM studies in Russia. Development of such research will give an opportunity for detailed analysis of unique plants and vegetation in Northern Eurasia, and a better understanding of the main patterns of plant diversity in Russia, will help to estimate the distribution dynamics of species and plant communities under climate change and human impact processes and will elaborate practical tools for conservation of rare and endangered plant species.

The paper contains 2 Figures, 4 Tables and 106 References.

Key words: plant geography; latitudinal diversity gradient; species richness; species distribution modeling; databases

Funding: The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 19-54-53014) and partially by the Russian Federal Budget (Project No AAAA-A17-117011810036-3).

Acknowledgments: The author expresses gratitude to Prof. NE Zimmermann (WSL), Prof. Zhiheng Wang and Xiangyan Su (Peking University) for discussion of the main ideas and help with analyzing the data.

References

1. Brown JH, Lomolino MV. Biogeography. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.; 1998. 691 p.
2. Montoya D, Rodriguez MA, Zavala MA, Hawkins BA. Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography*. 2007;3:173-182. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04873.x>
3. Field R, Hawkins BA, Cornell HV, Currie DJ, Diniz-Filho JAF, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Turner JRG. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J Biogeography*. 2009;36:132-147. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>
4. Currie DJ, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*. 1987;329:326-327. doi: <https://doi.org/10.1038/329326a0>
5. Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC. The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*. 2011;334:660-664. doi: [10.1126/science.1210173](https://doi.org/10.1126/science.1210173)
6. Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*. 2014;17:866-880. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
7. Colwell RK, Lees DC. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 2000;15:70-76. doi: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
8. Currie DJ. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*. 1991;137:27-49.
9. Svenning JC, Skov F. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*. 2007;16:234-245. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00280.x>
10. Hof C, Levinsky I, Araújo MB, Rahbek C. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*. 2011;17:2987-2990. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02418.x>

11. Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. The velocity of climate change. *Nature*. 2009;462:1052-1055. doi: <https://doi.org/10.1038/nature08649>
12. Mutke J, Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biologische Skrifter*. 2005;55:521-531.
13. Krefl H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007;104:5925-5930. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>
14. Marsh ST, Brummitt NA, de Kok RPJ, Utteridge TMA. Large-scale patterns of plant diversity and conservation priorities in South East Asia. *Blumea*. 2009;54:103-108. doi: [doi:10.3767/000651909X474159](https://doi.org/10.3767/000651909X474159)
15. Wang Z, Fang J, Tang Z, Lin X. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011;278:2122-2132. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1897>
16. Morozova OV. Spatial trends in the taxonomical richness of the vascular plant flora. *Biosfera*. 2011;3(2):190-207. In Russian
17. Hawkins BA. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*. 2001;16(8):470. doi: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02197-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02197-8)
18. Vul'f EV. Opyt deleniya zemnogo shara na rastitel'nye oblasti na osnove kolichestvennogo raspredeleniya vidov [The experience of dividing the Earth on plant regions on the base of quantitative distribution of species]. *Trudy VASKhNIL*. 1934;1(2):3-40. In Russian
19. Schmidt VM. Dependence of quantitative indices of some concrete floras in European part of U.S.S.R. on geographical latitude. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1979;64(2):172-183. In Russian, English Summary
20. Morozova OV. Taksonomicheskoe bogatstvo flory Vostochnoy Evropy: faktory prostranstvennoy differentsiatsii [Taxonomic richness of flora of the East Europe: Differentiation factors]. Moscow: Nauka Publ.; 2008. 328 p. In Russian, English Summary
21. Vodop'yanova NS. Zonal'nost' flory Srednesibirskogo ploskogor'ya [The zonation of the Central Siberian Plateau flora]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 156 p. In Russian
22. Malyshev LI. The quantitative analysis of flora: Spatial diversity, level of species richness, and representativity of sampling areas *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1975;60(11):1537-1550. In Russian
23. Wiens JJ, Donoghue MJ. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004;19:639-644. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
24. Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Jonathan DT, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, Stephens PR. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 2010;13:1310-1324. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
25. Giehl ELH, Jarenkow JA. Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*. 2012;35:933-943. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07430.x>
26. Latham RE, Ricklefs RE. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*. 1993;67:325-333. doi: [10.2307/3545479](https://doi.org/10.2307/3545479)
27. Donoghue MJ. Colloquium paper: A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of National Academy of Sciences*. 2008;105(1):11549-11555. doi: [10.1073/pnas.0801962105](https://doi.org/10.1073/pnas.0801962105)
28. Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM. Three keys to the radiation

- of angiosperms into freezing environments. *Nature*. 2014;506:89-92. doi: <https://doi.org/10.1038/nature12872>
29. Jansson R, Dynesius M. The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002;33:741-777. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150520>
30. Wang S, Xu X, Shrestha N, Zimmermann NE, Tang Z, Wang Z. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). *PLoS ONE*. 2017;12(4):e0175742. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175742>.
31. Qian H, Ricklefs RE. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*. 2000;407:180-182. doi: <https://doi.org/10.1038/35025052>
32. Shiono T, Kusumoto B, Yasuhara M, Kubota Y. Roles of climate niche conservatism and range dynamics in woody plant diversity patterns through the Cenozoic. *Global Ecology and Biogeography*. 2018;27:865-874. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12755>
33. Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*. 2007;10:315-331. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x>
34. Kerkoff AJ, Moriarty PE, Weiser MD. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014;111:8125-8130. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1308932111>
35. Ricklefs RE. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology*. 2006;87:3-13. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3:EDATOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]2.0.CO;2)
36. Svenning J-C, Skov F. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *J of Biogeography*. 2005;32:1019-1033. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01219.x>
37. Chen S-B, Ferry Slik JW, Gao J, Mao L-F, Bi M-J, Shen M-W, Zhou K-X. Latitudinal diversity gradients in bryophytes and woody plants: Roles of temperature and water availability. *J Systematics and Evolution*. 2015;53(6):535-545. doi: <https://doi.org/10.1111/jse.12158>
38. Gaucherel C, Tramier C, Devictor V, Svenning J-C, Hély C. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *J Biogeography*. 2018;45:1905-1916. doi: <https://doi.org/10.1111/jbi.13355>
39. Shiryayev AG. Latitudinal changes in diversity of fungi at the model transect of Eurasia. *Izvestiya Rossiyskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2018;3:56-66. In Russian
40. Kinlock NL, Prowant L, Herstoff EM, Foley CM, Akin-Fajiye M, Bender N, Umarani M, Ryu HY, Sen B, Gurevich J. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography*. 2018;27:125-141. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12665>
41. Guisan A, Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 2000;135:147-186. doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
42. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters*. 2005;8:993-1009. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
43. Meier ES, Edwards Jr TC, Kienast F, Dobbertin M, Zimmermann NE. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. *J Biogeography*. 2011;38:371-382. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02405.x>
44. Thuiller W, Pollock LJ, Gueguen M, Münkemüller T. From species distributions to meta-communities. *Ecology Letters*. 2015;18:1321-1328. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12526>

45. Kremen C, Cameron A, Moilanen A, Philips SJ, Thomas CD, Beentje H, Dransfield J, Fischer BL, Glaw F, Good TC, Harper GJ, Hijmans RJ, Lees DC, Louis Jr. E, Nussbaum RA, Raxworthy CJ, Razafimpahanana A, Schatz GE, Vences M, Vieites DR, Wright PC, Zjhra ML. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*. 2008;320:222-226. doi: [10.1126/science.1155193](https://doi.org/10.1126/science.1155193)
46. Thuiller W, Pironon S, Psomas A, Barbet-Massin M, Jiguet F, Lavergne S, Pearman PB, Renaud J, Zupan L, Zimmermann NE. The European functional tree of bird life in the face of global change. *Nature Communications*. 2014;5:3118. doi: [10.1038/ncomms4118](https://doi.org/10.1038/ncomms4118)
47. Elith J, Leathwick JR. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009;40:677-697. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
48. Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. Habitat suitability and distribution models: with application in R. Cambridge: Cambridge University Press; 2017. doi: [10.1017/9781139028271](https://doi.org/10.1017/9781139028271)
49. Araújo MB, Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *J Biogeography*. 2006;33:1677-1688. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
50. Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgely GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2008;9:137-152. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
51. Wang T, Campbell EM, O'Neill GA, Aitken SN. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: Uncertainties and management applications. *Forest Ecology and Management*. 2012;279:128-140. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.034>
52. Buisson L, Thuiller W, Casajus N, Lek S, Grenouillet G. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*. 2010;16:1145-1157. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x>
53. Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes J-A, Guisan A, Heikkinen RK, Høye TT, Kühn I, Luoto M, Maiorano L, Nilsson M-Ch, Normand S, Öckinger E, Schmidt NM, Termansen M, Timmermann A, Wardle DA, Aastrup P, Svenning J-Ch. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modeling. *Biological Reviews*. 2013;88:15-30. doi: [10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x)
54. Le Roux PC, Pellissier L, Witz MS, Luoto M. Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models. *J Ecology*. 2014;102:767-775. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12239>
55. Pellissier L, Niculita-Hirzel H, Dubuis A, Pagni M, Guez N, Ndiribe C, Salamin N, Xenarios I, Goudet J, Sanders IR, Guisan A. Soil fungal communities of grasslands are environmentally structured at a regional scale in the Alps. *Molecular Ecology*. 2014;23:4274-4290. doi: <https://doi.org/10.1111/mec.12854>
56. Rohr RP, Naisbit RE, Massa C, Bersier L-F. Matching-centrality decomposition and the forecasting of new links in networks. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. 2016;283:20152702. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2702>
57. Velazco SJE, Galvão F, Villalobos F, De Marco Júnioir P. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. *PLoS ONE*. 2017;12(10):e0186025. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186025>
58. Serra-Diaz JM, Enquist BJ, Maitner B, Merow C, Svenning J-C. Big data of tree species distributions: How big and how good? *Forest Ecosystems*. 2017;4:30. doi: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0120-0>
59. Brown JL, Bennett JR, French CM. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Peer J*. 2017;5:e4095. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.4095>

60. Zizka A, Silvestro D, Andermann T, Azevedo J, Ritter CD, Edler D, Farooq H, Herdean A, Ariza M, Scharn R, Svanteson S, Wengström N, Zizka V, Antonelli A. CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*. 2019;10:744-751. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>
61. Puzachenko YuG, Zheltukhin AS, Sandlerskii RB. Analyzing spatial-temporal dynamics of the ecological niche: a marten (*Martes martes*) population case study. *Zhurnal obshchey biologii* = *Biology Bulletin Reviews*. 2010;71(6):467-487. In Russian, English Summary
62. Olonova MV, Gao X. Potential distribution of *Poa compressa* L. adventive species in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):56-69. In Russian, English Summary. doi: [10.17223/19988591/28/4](https://doi.org/10.17223/19988591/28/4)
63. Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*. 2009;32:369-373. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
64. Broennimann O, Di Cola V, Petitpierre B, Breiner F, Scherrer D, Manuela D, Randin C, Engler R, Hordijk W, Mod H, Pottier J, Di Febbraro M, Pellissier L, Pio D, Mateo RG, Dubuis A, Maiorano L, Psomas A, Ndiribe C, Salamin N, Zimmermann N, Guisan A. Package 'ecospat'. June 27, 2018. [Electronic resource]. Available at: <http://mirrors.nic.cz/R/web/packages/ecospat/ecospat.pdf> (access 15.12.2018).
65. Olonova MV, Gudkova PD. Bioklimaticheskoe modelirovanie: zadaniya dlya prakticheskoy raboty i metodicheskie ukazaniya k ikh vypolneniyu [Bioclimatic modeling. Tasks for practical work and guidelines for their implementation]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2017. 50 p. In Russian
66. Afonin AN, Sokolova Yu V. Ekologo-geograficheskii analiz i modelirovanie rasprostraneniya biologicheskikh ob'ektov s ispol'zovaniem GIS [Ecological-geographical analysis and modeling of the distribution of biological objects using GIS]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2018. 121 p. In Russian
67. Segurado P, Araújo MB, Kunin WE. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *J Applied Ecology*. 2006;43:433-444. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01162.x>
68. Chapman DS. Weak climatic associations among British plant distributions. *Global Ecology and Biogeography*. 2010;19:831-841. doi: [10.1111/j.1466-8238.2010.00561.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00561.x)
69. Shcheglovitova M, Anderson RP. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*. 2013;269:9-17. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
70. Breiner FT, Nobis MP, Bergamini A, Guisan A. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. *Methods in Ecology and Evolution*. 2017;9(4):802-808. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12957>
71. Tolmachev AI. Ot redaktora [From the editor]. In: *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1965. pp. 3-8. In Russian
72. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [Introduction to phytogeography]. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 224 p. In Russian
73. Chepinoga VV, Petukhin VA, Stalmakova DP. Grid maps of the compendium "Flora of Central Siberia" (1979) in digital format: Outcome and prospects of application. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2017;3(27):70-78. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2017-3\(70-78\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-3(70-78)). In Russian, English Summary.
74. *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1965. 191 p. In Russian
75. *Arealny rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1969. Vol. 2. 248 p. In Russian

76. *Arealy rasteniy flory SSSR* [Plant species distribution from flora of the USSR]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad University Publ.; 1976. Vol. 3. 176 p. In Russian
77. *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of distribution and resources of medicinal plants of USSR]. Chikov PS, editor. Moscow: Kartografiya Publ.; 1983. 340 p. In Russian
78. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1977. 164 p. In Russian
79. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 144 p. In Russian
80. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Distribution of trees and shrubs of the USSR]. Grubov VI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1986. 182 p. In Russian
81. Afonin AN, Greene SL, Dzyubenko NI, Frolov AN. (eds.). Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [Electronic resource]. 2008. Available at: <http://www.agroatlas.ru> (access 15.12.2018).
82. Morozova OV. Baza dannykh po adventivnym vidam rasteniy (Alien plant species) [Database for Alien plant species]. In: *Materialy soveshchaniya po ekologicheskoy bezopasnosti Rossii* [Materials of meeting on ecological safety of Russia (Moscow, Russia, June, 2002)]. Moscow: IUCN Publ.; 2002. pp. 83-94. In Russian
83. Morozova OV, Borisov MM. Veb-orientirovannaya geoinformatsionnaya sistema po chuzherodnym vidam rasteniy evropeyskoy Rossii [Web-oriented geoinformation system on alien plant species of the European Russia]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy* = *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010;3(2):47-55. In Russian
84. Morozova OV. East Asian species in alien flora of European Russia. *Botanica Pacifica*. 2014;3(1):21-31. doi: [10.17581/bp.2014.03102](https://doi.org/10.17581/bp.2014.03102)
85. Seregin AP. Digital herbarium of Moscow State University: The largest Russian biodiversity database. *Biology Bulletin*. 2017;44(6):584-590. doi: [10.1134/S1062359017060103](https://doi.org/10.1134/S1062359017060103)
86. Dudov SV, Dudova KV, Gamova NS. Issledovanie botaniko-geograficheskikh rubezhey v rossiyskoy chasti basseyna r. Amur putem modelirovaniya prostranstvennogo rasprostraneniya vidov sosudistykh rasteniy [Study of phytogeographical boundaries in the Russian Amur basin by modeling vascular plant distribution]. In: *Ispol'zovanie sovremennykh informatsionnykh tekhnologiy v botanicheskikh issledovaniyakh*: Tezisy dokl. mezhd. nauch.-prakt. konf. [The use of modern information technologies in botanical investigations. Proc. (Apatity, Russia, 28-31 March, 2017)]. Borovichev EA, Davydov DA and Koroleva NE, editors. Apatity: Kola Science Center Publ.; 2017. pp. 41-44. In Russian
87. Seregin AP. Floristic grid mapping: Global experience and current trends. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya* = *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:210-245. In Russian
88. *Flora Putorana* (Materialy k poznaniyu osobennostey sostava i genezisa gornyykh subarkticheskikh flor Sibiri) [Flora of Putorana Plateau (Materials on understanding of composition and genesis of mountainous subarctic floras of Siberia)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 245 p. In Russian
89. Sandanov DV, Wang Z, Su X. Baza dannykh po rasprostraneniyu drevesnykh rasteniy Vostochnoy Evrazii: vozmozhnosti i perspektivy [Database on distribution of woody plants of Eastern Eurasia: possibilities and promises]. In: *Problemy izucheniya i sokhraneniya rastitel'nogo mira Evrazii*. Materialy nauch. konf. [Problems of study and plant conservation of Eurasia. Proc. (Irkutsk-Kyren, Russia, 11-15 September, 2017)]. Bychkov VI and Voronin VI, editors. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography SB RAS Publ.; 2017. pp. 179-181. In Russian
90. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2002. 707 p. In Russian

91. Venevsky S, Venevskaya I. Hierarchical systematic conservation planning at the national level: Identifying national biodiversity hotspots using abiotic factors in Russia. *Biological Conservation*. 2005;124:235-251. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.036>
92. Araújo MB, Nogués-Bravo D, Diniz-Filho JAF, Haywood AM, Valdes PJ, Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*. 2008;31(1):8-15. doi: <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05318.x>
93. Su X, Wang Z, Sandanov DV. Tropical niche conservatism and glacial-interglacial climate change shaped woody plant diversity in eastern Asia. In: *Macroecology in Space and Time: 10th Annual Meeting of the Specialist Group on Macroecology of the Ecological Society of Germany, Austria, and Switzerland*. Vienna. 2017:17.
94. Liu Y, Su X, Shrestha N, Wang S, Xu X, Li Y, Wang Q, Sandanov D, Wang Z. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dryland plant diversity differ between growth forms. *Ecography*. 2019;42:334-345. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.03698>
95. Yurtsev BA, Zverev AA, Katenin AE, Koroleva TM, Kuchero IB, Petrovsky VV, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khitun OV, Khodachek EA. Gradients in taxonomical parameters of local and regional floras in Asian Arctic (related to biodiversity monitoring site networks). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2002;87(6):1-28. In Russian
96. Yurtsev BA, Zverev AA, Katenin AE, Koroleva TM, Petrovsky VV, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khitun OV, Khodachek EA. Spatial structure of species diversity of local and regional floras in Asian Arctic. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2004;89(11):1689-1727. In Russian
97. Koroleva TM, Zverev AA, Katenin AE, Petrovsky VV, Pospelova EB, Rebristaya OV, Sekretareva NA, Khodachek EA, Khitun OV, Chinenko SV, Yurtsev BA. Longitudinal geographical structure of local and regional floras of the Asian Arctic. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2008;93(2):193-220. In Russian
98. Baranova OG. Sravnitel'nyy analiz lokal'nykh flor Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya [Comparative analysis of local floras of Vyatka and Kama interfluvium]. In: *Razvitie sravnitel'noy floristiki v Rossii: vklad shkoly A.I. Tolmacheva*. Materialy VI Rabochego soveshchaniya po sravnitel'noy floristike [The development of comparative floristic studies in Russia: contribution of AI Tolmachev school (Syktyvkar, Russia, 16-21 June, 2003)]. Degteva SV, editor. Syktyvkar: Komi Scientific Center Publ.; 2004. pp. 25-30. In Russian
99. Naumenko NI. Floristicheskoe rayonirovanie Yuzhnogo Zaural'ya [Floristic division of the Southern Zaural'ye]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta*. 2004;3(1):69-90. In Russian
100. Korolyuk AY, Zverev AA. Database of Siberian Vegetation (DSV). *Biodiversity & Ecology*. 2012;4:312. doi: [10.7809/b-e.00108](https://doi.org/10.7809/b-e.00108)
101. Chepinoga VV. Wetland vegetation database of Baikal Siberia (WETBS). *Biodiversity & Ecology*. 2012;4:311. doi: [10.7809/b-e.00107](https://doi.org/10.7809/b-e.00107)
102. Sandanov DV, Naidanov BB. Spatial modeling of East-Asian plant species distribution: current condition and future dynamic under climatic change. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoy Rossii*. 2015;3(19):30-35. In Russian, English Summary
103. Dudov SV. Modeling of species distribution with the use of topography and remote sensing data on the example of vascular plants of the Tukuringra Ridge low mountain belt (Zeya State Nature Reserve, Amur Oblast). *Biology Bulletin Reviews*. 2017;7(3):246-257. doi: <https://doi.org/10.1134/S2079086417030021>
104. Solodyankina SV, Istomina EA, Sorokovoi AA, Chepinoga VV. Modeling of the potential geographic distribution of *Anemone baicalensis* (Ranunculaceae) in the Baikal region. *Geography and Natural Resources*. 2016;5:92-99. doi: [10.21782/GIPR0206-1619-2016-5\(92-99\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5(92-99)) In Russian

105. Gudkova PD, Olonova MV, Feoktistov DS. The comparison of ecologo-climatic niches of two species feather grass *Stipa sareptana* A.K. Becker and *S. krylovii* Roshev. (Poaceae). *Ukrainian J Ecology*. 2017;7(4):263-269. doi: [10.15421/2017_115](https://doi.org/10.15421/2017_115) In Russian
106. Sandanov DV, Pisarenko OYu. Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution. *Arctoa*. 2018;27:29-34. doi: [10.15298/arctoa.27.3](https://doi.org/10.15298/arctoa.27.3)

Received 17 October 2018; Revised 28 January 2019;

Accepted 21 March 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Sandanov Denis V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Floristics and Geobotany, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>

E-mail: sdenis1178@mail.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.363 + 599.323
doi: 10.17223/19988591/46/6

А.А. Кислый¹, Ю.С. Равкин^{1,2}, И.Н. Богомолова¹,
В.П. Стариков³, С.М. Цыбулин¹, В.С. Жуков¹

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия

³ Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения

Исследование выполнено по программе ФНИ государственных академий
на 2013–2020 гг. АААА–А16–116121410122–4 и частично
в рамках «Программы повышения конкурентоспособности ТГУ».

Проведены учеты мелких млекопитающих на Западно-Сибирской равнине, в Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областях во второй половине лета в период с 1954 по 2016 г. Материалы за все годы по всем видам усреднены по группам выделов картрастительности в пределах горных провинций, равнинных природных зон, подзон и подзональных полос. Выявлены биотопические предпочтения и рассчитана численность сибирского лемминга. На основании концептуально идеализированных результатов кластерного анализа составлена классификация местообитаний равнины по степени благоприятности условий среды для сибирского лемминга. Выделено пять типов благоприятности: оптимальный, субоптимальный, субпессимальный, pessимальный и экстремальный. Больше всего относительное обилие (особей/100 цилиндро-суток) сибирского лемминга в тундровых и лугово-ивняковых долинных сообществах подзональной полосы северных моховых субарктических тундр. В этой полосе сосредоточенно 89% численности этого лемминга на исследованной территории. По результатам классификации выявлено влияние на распределение сибирского лемминга ряда факторов, среди которых наиболее информативны теплообеспеченность, зональность и подзональность на равнине.

Ключевые слова: *Lemmus sibiricus*; зоогеография; среда; кластерный анализ; факторы; оценка связи.

Введение

В Западной Сибири сибирский лемминг распространен на равнине от арктических тундр до северной тайги включительно [1]. При этом его обилие многократно снижается по направлению от тундровой зоны к предтундро-

вым редколесьям и далее – к северной тайге. В тундрах этот лемминг предпочитает незаболоченные и незастроенные местообитания вне пойм крупных рек. Меньше его на болотах и в поймах.

Для сибирского лемминга характерна ярко выраженная цикличность численности. Чаще всего полный цикл занимает три года (пик, спад (депрессия) и рост), реже – два года или 4–5 лет. За 42 года наблюдений в период с 1971 по 2008 г. в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины отмечено 14 циклов численности, из них 12 занимали по три года и два – около двух лет [2, 3]. На этой территории учеты мелких млекопитающих проведены на 19 ключевых участках в течение 10 лет (1979–1982, 1986–1991 гг.), при этом три участка на Ямале обследованы ежегодно в первые четыре года [4. Рис. 1]. В арктических тундрах оценки обилия проведены по пяти годам, в северных моховых и южных кустарниковых субарктических тундрах – по шести, а в низкокустарниковых субарктических – за три года. При этом на каждый уровень обилия (спад, рост и пик) пришлось соответственно по четыре и три сезона. В северных моховых субарктических тундрах, где в среднем сибирского лемминга больше всего, учеты проведены по два года в каждой из фаз цикла численности так же, как и в южных кустарниковых тундрах. В арктических тундрах при спаде численности учеты проведены в один год, при росте и пике – по два года. В низкокустарниковых субарктических тундрах исследования проведены в два года роста и в один – пика численности этого вида. Таким образом, арктическая подзона и подзональные полосы субарктической подзоны тундр в целом обследованы хотя и в разные годы, но в сопоставимом числе ключевых участков и лет проведения работ, а также уровней численности сибирского лемминга.

В подзоне арктических тундр Гыданского полуострова во время депрессии численности больше всего сибирского лемминга отмечено в сухих осоково-моховых ивняках и зарослях ерника, в кустарничково-осоково-моховых тундрах заболоченных озерных котловин и кочкарных осоково-мохово-пушицевых тундрах [5]. В подзональной полосе южных субарктических тундр п-ва Ямал (бассейн р. Хадытаяха) сибирский лемминг охотнее занимает увлажненные, зачастую низинные участки тундры [6]. В этой же подзональной полосе, но севернее на границе с низкокустарниковыми субарктическими тундрами Ямала (район р. Паютаяха) этого лемминга чаще всего встречали на высоком берегу с заходом в травяно-кустарничково-моховые тундры, реже – в ерничково-кустарничково-лишайниково-моховых тундрах [7].

Использованные нами подходы и программное обеспечение специально разработаны и апробированы для решения задач по выявлению пространственно-типологической изменчивости животного населения по значительным эмпирическим выборкам, составленным по результатам количественных учетов. Обычно такие исследования проводят по отдельным параметрам биоразнообразия, например, при исследованиях изменений по широтному градиенту [8]. Как правило, используют данные по видовому богатству тех или иных групп животных или растений по квадратам земной

поверхности или океана [9–12]. Подобные работы на уровне местообитаний проводят чаще для изучения влияния отдельных, заданных исследователем факторов – пожаров, вырубки лесов, характеристик снежного покрова, высотной поясности и др. [13–16].

Методы и подходы, обычно используемые для анализа населения в целом [17], успешно применены для изучения неоднородности обилия одного вида [4] в рамках исследования распределения западносибирских мелких млекопитающих [18]. Эти подходы и специальное программное обеспечение позволяют закрепить в жестких рамках с помощью факторной классификации разделение местообитаний по сходству в обилии животных и тем самым избежать субъективизма при делении их на группы. Кроме того, можно использовать экспертные качественные оценки неоднородности среды, однозначно выявлять и оценивать коррелятивную связь с факторами среды и природно-антропогенными режимами как неразделимыми сочетаниями факторов. Это сокращает список факторов по сравнению с напрямую проверяемыми на степень корреляции с распределением, позволяет выявить минимальный набор факторов, составляющих режимы, оценить их иерархию и минимизировать систему условий среды, аппроксимирующих распределение животных. Одинаковая степень формализации методов и подходов видовых исследований размещения мелких млекопитающих приводит к получению сравнимых результатов и в дальнейшем – к возможности их корректного обобщения.

Основная задача наших исследований состоит в сопоставлении биотопических предпочтений, обилия и численности по всем видам мелких млекопитающих и в составлении по ним общей классификации, отражающей сходство и различия в их распределении в целом по Западной Сибири. Такие исследования носят не экологический, а зоогеографический характер, поэтому сроки работ должны быть едиными, по крайней мере, в сезонном плане. Нами выбран период второй половины лета, когда чаще всего проводят учеты мелких млекопитающих. Желательность сбора многолетних данных несомненна, но не реальна по столь обширной территории, как Западная Сибирь, включая ее равнинную и горную части. Собранная и проанализированная информация может быть использована в природоохранных целях, в оценке территориальной изменчивости кормовых ресурсов хищных птиц и охотничье-промысловых пушных зверей, численность которых существенно зависит от уровня обилия мелких млекопитающих. Основное зоогеографическое значение исследования состоит в выявлении общих закономерностей распределения исследуемых видов и факторов среды, коррелирующих с пространственной неоднородностью их обилия. Поэтому предварительное разделение территории на местообитания, а также ключевые участки и время наблюдений должны быть едиными для всех видов мелких млекопитающих. Цель данной работы – анализ распределения сибирского лемминга в Западной Сибири и оценка влияния на неоднородность его обилия выявленных факторов среды с применением населенческих методов и подходов.

Материалы и методики исследования

В работе проанализированы результаты учетов мелких млекопитающих во второй половине лета в период с 1954 по 2016 г. в 3 479 биотопах Западно-Сибирской равнины, Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областей, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы. Сведения об обилии мелких млекопитающих взяты из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск, Россия) [19]. Всего в исследовании участвовали 80 специалистов, считая соавторов использованных публикаций. Их список опубликован ранее [4]. Учеты зверьков проведены с помощью давилок, ловчих канавок и заборчиков. Все показатели обилия даны в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.с.). Для этого число особей на 100 давилко-суток сначала приведено к их количеству на 1 км² (умножением на 400), а потом уменьшено в 145 раз (множитель перевода 1 км² на 100 ц.с.) [17]. Усредненные показатели рассчитаны без учета соотношения площадей местообитаний. Сибирского лемминга считали многочисленным в тех местообитаниях, где его обилие составляет 10 и более особей на 100 ц.с., обычным – от 1 до 9, редким – от 0,1 до 0,9, очень редким – менее 0,1 [20].

Для описания распределения сибирского лемминга, как и прочих мелких млекопитающих, материалы усреднены за все годы проведения учетов по группам выделов карты «Растительность Западной-Сибирской равнины» [21] раздельно по зонам, подзонам и подзональным полосам. В соответствии с геоботаническим районированием [22] тундровая зона разделена на две подзоны – арктических и субарктических тундр, из которых последняя, в свою очередь, поделена на три подзональные полосы: северные моховые, низкокустарниковые и южные кустарниковые субарктические тундры. Подзона северной тайги разделена на две подзональные полосы: 1 – редкостойных лиственничных и лиственнично-еловых лесов, 2 – северотаежных лиственнично-кедровых и сосновых лесов, т.е. северотаежных редкостойных лесов и типичной северной тайги.

Для горной части исследованной территории данные усреднены по выделам рукописной карты В.П. Седельникова «Экосистемы республики Алтай» раздельно по провинциям с уточнением по «Ландшафтной карте Алтае-Саянского экорегиона» [23]. Это в значительной степени выравнивает межгодовые колебания обилия исследуемого вида. В указанные в тексте группы выделов входят коренные формации и их производные, за исключением мелколиственных лесов, а также полностью или частично распаханых участков, которые рассмотрены в качестве отдельных местообитаний. Поэтому если в тексте названа лишь коренная формация, сказанное о ней относится и к большей части ее производных, кроме оговоренных.

Пространственно-типологическая организация биотопического распределения сибирского лемминга, как и прочих видов, выявлена с помощью

одного из методов кластерного анализа с использованием программы «Факторная классификация» [24]. В качестве меры сходства выбран коэффициент Жаккара для количественных признаков [25]. Алгоритм программы предусматривает агрегацию всех имеющихся проб в незаданное число групп, таким образом, чтобы учитываемая объединением часть дисперсии матрицы сходства стала максимальной. Для этого сначала из всех коэффициентов вычитают среднее по матрице значение. В результате показатели ниже этого порога становятся отрицательными. Далее строки с положительными в сумме значениями попарно объединяются и выбирается та пара строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре объединяют, а значения сходства усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжают, пока учитываемая его результатами дисперсия возрастает [24, 26]. При необходимости крупные классы с помощью той же программы могут быть дополнительно разделены на подклассы.

После формализованного разбиения состав выделенных классов идеализирован, т.е. концептуально переработан. Для этого отклоняющиеся от разработанной концепции пробы перенесены в те группы, в которые они должны входить в соответствии с принятым объяснением. При этом, с одной стороны, оценка информативности классификации (доля учтенной ею дисперсии) снижается. С другой стороны, подобная перестановка упрощает понимание и однозначность классификации, приводя ее в соответствие с реальными представлениями о предмете исследования.

На основании полученной классификации местообитаний по степени их оптимальности для сибирского лемминга прослежено влияние факторов среды, определяющих межтиповую неоднородность благоприятности биотопов. Так, например, отнесение при кластерном анализе в разные таксоны классификации внепойменных болот и незаболоченных местообитаний выявляет влияние на распределение вида заболоченности, а разная степень благоприятности для вида лесов и тундр дает основание выделить как отдельные факторы тип растительности и облесенность. Оценка связи распределения сибирского лемминга с факторами среды и режимами как совокупностью неразделимых сочетаний факторов [17] проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи [27].

Применение метода факторной классификации в изучении распределения одного вида вызвало необходимость некоторой корректировки методики расчета. Например, нулевые значения обилия дают нулевые значения коэффициента сходства, т.е. абсолютное несходство даже биотопически близких смежных местообитаний. При этом кластерный анализ таких данных приводит к трудноинтерпретируемым результатам, где нулевые варианты обилия образуют значительное количество одиночных классов. В то же время два равных, но бесконечно малых числа, фактически мало отличающихся от нуля, сходны на 100%. Для устранения подобных искажений нулевые вари-

анты включены в ближайшие по условиям среды группы выделов с отличным от нуля обилием. Так, обилие сибирского лемминга усреднено в следующих группах местообитаний:

1) в низкокустарниковых и южных кустарниковых субарктических тундровых подзональных полосах: лугово-кустарниковые долины рек; кустарничково-лишайниково-моховые тундры; лишайниково-кустарничковые тундры; ерниково-ивняковые тундры;

2) вместе в ерниковых, ивняковых и ерnikово-ивняковых тундрах в предтундровых редколесьях;

3) в предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах: селитебные местообитания; лиственничные редколесья; лиственничные редкостойные леса; пойменные и долинные сообщества;

4) вместе в лесных участках в северотаежных редкостойных лесах;

5) на болотах севернее типичной северной тайги.

Нулевые значения для всех горных и равнинных, южнее северотаежных редкостойных лесов, вариантов, куда сибирский лемминг не проникает, заменены при классификации местообитаний на бесконечно малую величину обилия (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения – 0,002 особи/100 ц.с.). Это приводит к их объединению в один класс. Оценка информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по реальному обилию без такой замены.

Распространение входящих в типы и подтипы классификации местообитаний и показатели численности сибирского лемминга отражены на карте масштаба 1:30 000 000, выполненной в нормальной равнопромежуточной конической проекции Каврайского. Под численностью мы, вслед за В.Н. Беклемишевым [28], понимаем общее количество особей на той или иной территории, в том числе и полученное переводом показателей относительного обилия в абсолютное по принятым в факторной зоогеографии коэффициентам [17]. Обобщенная оценка численности сибирского лемминга, ее относительная ошибка и несимметричные доверительные интервалы рассчитаны при доверительной вероятности 0,9 по формулам Е.С. Равкина и Н.Г. Челинцева [29].

Результаты исследования и обсуждение

Распределение

На исследованной территории сибирский лемминг распространен от арктических тундр до северотаежных редкостойных лесов *Западно-Сибирской равнины* включительно. В целом по этим местообитаниям вместе он редок (0,3). Особи вида могут проникать и южнее, в типичную северную тайгу [30], но, вероятно, в столь небольших количествах, что их ни разу не встретили за годы учетов в этой подзональной полосе.

В арктических тундрах сибирский лемминг в среднем обычен (2). Больше всего его ловили в мохово-лишайниковых тундрах, приморских лугово-болотно-тундровых и долинных ивняково-луговых местообитаниях (по 3). В полтора раза меньше этого лемминга в лишайниково-, травяно- и кустарничково-моховых тундрах. На травяных и травяно-моховых болотах он редок (0,5).

В северных моховых субарктических тундрах сибирский лемминг в целом многочислен (30). В этой подзональной полосе его обилие наиболее велико в мохово-травяных тундрах (52), затем снижается к долинным лугово-ивняково-моховым сообществам (32) и далее – к кустарничково- и лишайниково-моховым тундрам (25). Как обычный вид этот лемминг отмечен в селитебных местообитаниях (1).

В низкокустарниковых субарктических тундрах сибирский лемминг в среднем обычен (1), предпочитая ерниково-ивняковые и ерниково-ольховниковые тундровые местообитания (по 2). Вдвое меньше его в селитебных и долинных лугово-кустарниковых местообитаниях, а также в лишайниковых низкокустарниковых тундрах. В кустарничково- и лишайниково-моховых тундрах и на болотах этот лемминг редок (0,9).

В южных кустарниковых субарктических тундрах сибирский лемминг в целом редок (0,4) и предпочитает лугово-кустарниковые долинные местообитания (0,8). На болотах, в лишайниковых редкокустарниковых, кустарничково-мохово-лишайниковых, ерниковых и ивняковых тундрах он не встречен.

Таким образом, в тундровой зоне сибирский лемминг распространен повсеместно в арктических и северных моховых субарктических тундрах, в отличие от южных субарктических, где в ряде местообитаний он не встречен. В целом по тундровой зоне лемминг предпочитает тундровые местообитания, а также ивняково-луговые, лугово-ивняково-моховые и лугово-кустарниковые сообщества долин рек. При сопоставлении по подзональным полосам его заметно больше в северных моховых субарктических тундрах.

В предтундровых редколесьях он в целом редок (0,2), предпочитая ерниковые тундры (0,6). Вдвое меньше сибирского лемминга здесь в селитебных местообитаниях, втрое – в лишайниковых редкокустарниковых тундрах и лиственничных редколесьях, вшестеро – в ерниково-ивняковых тундрах и лиственничных редкостойных лесах. В лугово-кустарничково-редколесных долинах притоков крупных рек этот лемминг крайне редок (0,08), а на болотах и в ивняковых тундрах – не встречен.

В северной тайге сибирский лемминг чрезвычайно редок в подзональной полосе редкостойных лесов (0,009). Здесь он редок на аапа-болотах (0,1) и очень редок в участках сосновых и лиственничных редкостойных лесов (0,07 и 0,02). В селитебных местообитаниях, лиственничных редколесьях, в темной тайге, на открытых болотах и в лугово-болотно-соровых сообществах пойм крупных рек этой подзональной полосы сибирский лемминг не встречен.

Таким образом, обилие сибирского лемминга на Западно-Сибирской равнине в среднем наиболее велико в подзональной полосе северных моховых субарктических тундр, к северу и к югу от которой оно уменьшается. Пространственная изменчивость показателей носит ромбовидный характер (рис. 1).

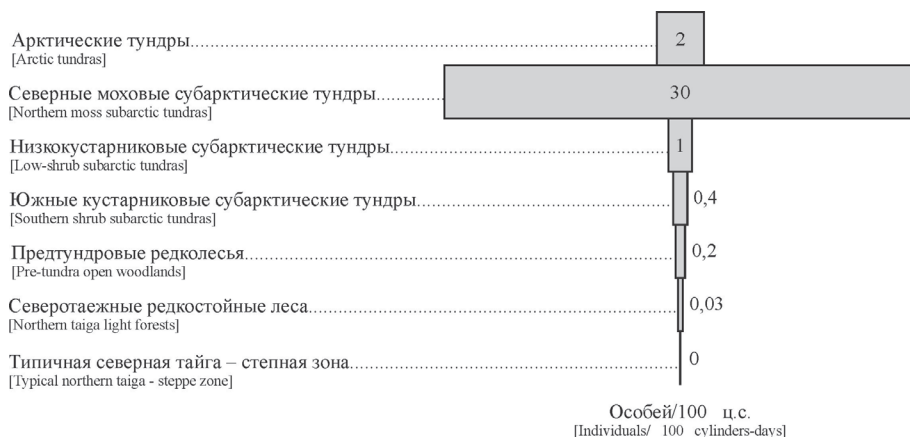


Рис. 1. Широтная изменчивость обилия *Lemmus sibiricus* на Западно-Сибирской равнине
[Fig. 1. Latitudinal variation of *Lemmus sibiricus* abundance within the West Siberian Plain]

Сибирский лемминг предпочитает тундровые местообитания и лугово-кустарниковые долинные сообщества северных субарктических тундр. В прочих субарктических подзональных полосах и в арктических тундрах этого лемминга тоже больше в тундровых биотопах, а также в долинных ивняково-луговых, лугово-ивняково-моховых и лугово-кустарниковых сообществах, с уменьшением площади которых к югу, в предтундровых редколесьях, он заселяет болота, редколесья и редкостойные леса и затем – болота и лесные местообитания в полосе северотаежных редкостойных лесов. В исследованных горных территориях не встречен.

Градиенты среды, выявленные по сходству в обилии

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов указанной карты, составлена классификация местообитаний сибирского лемминга по степени оптимальности условий среды (благоприятности) для этого вида. Одновременно такая классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по его обилию на рассматриваемой территории (рис. 2).

Наиболее предпочитаемы сибирским леммингом тундровые местообитания и лугово-ивняково-моховые сообщества долин рек в подзональной полосе северных моховых субарктических тундр.

Условия среды в местообитаниях:
[Environmental conditions in habitats]

1 – оптимальных

(тундровых и долинных лугово-ивняково-моховых в северных моховых субарктических тундрах; обилие 25-52 особей/ 100 цилиндро-суток ; в среднем - 36) [optimal (tundra and valley meadow-willow-moss habitats in the northern moss subarctic tundra; abundance, individuals per 100 cylinders-days; average value)]

2 – субоптимальных

(тундровых, приморских луговых и долинных ивняково-луговых в арктических тундрах; 1-4; 2) [suboptimal (tundra, coastal meadow and valley willow-meadow habitats in the arctic tundra)]

3 – субпессимальных

(болотных севернее типичной северной тайги, а также прочих от низкокустарниковых субарктических тундр до северотаежных редкостойных лесов, кроме pessимальных; 0,02-1; 0,4) [subpessimal (wetlands to the North of the typical northern taiga, as well as other habitats from the low-shrub subarctic tundras to the northern taiga light forests except the pessimal habitats)]

4 – pessимальных

(лесных в предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах; 0,03-0,05; 0,04) [pessimal (forests in the pre-tundra open woodlands and the northern taiga light forests)]

5 – экстремальных

(горных и равнинных южнее северотаежных редкостойных лесов; 0) [extreme (mountain and plain (to the South of the northern taiga light forests) habitats)]

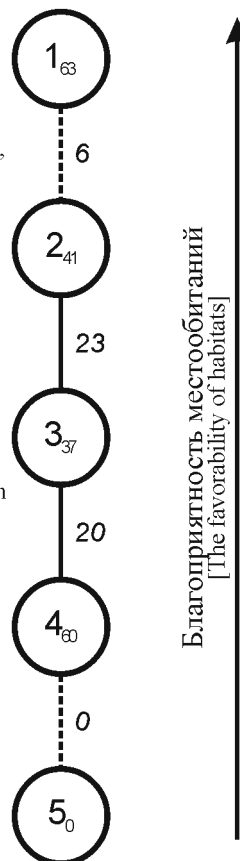


Рис. 2. Пространственно-типологические изменения благоприятности условий среды для *Lemmus sibiricus* по его обилию в Западной Сибири.

Граф построен при пороге значимости сходства 20%. Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри – номер таксона, а рядом, индексом – среднее сходство вошедших в него проб. Стрелой указано повышение благоприятности местообитаний для сибирского лемминга

[Fig. 2. Spatial-typological changes in the favorability of environmental conditions for *Lemmus sibiricus* according to its abundance in Western Siberia.

The graph is drawn at the threshold of similarity significance of 20%. The numbers near the links between the taxa, indicated by circles, mean the average similarity between them, inside - the taxon number, and next, the index - the average similarity of the samples included in it. An arrow indicates an increase in the favorability of habitats for Siberian brown lemming]

От нее обилие уменьшается к северу в арктических тундрах. Это может быть связано с отсутствием здесь характерных для Западносибирской подпровинции субарктических тундр [31] кочкарников со значительным участием арктических представителей семейства Осоковых. Эти растения составляют основу летнего рациона сибирского лемминга [32]. Увеличение к

югу от северных моховых субарктических тундр кустарниковой и древесной растительности, вероятно, определяет уменьшение благоприятности условий для этого лемминга вплоть до пессимальных лесных местообитаний предтундровых редколесий и северотаежных редкостойных лесов. Здесь лемминга меньше всего. На болотах севернее типичной северной тайги сибирский лемминг в целом редок (рис. 3, А). В Западной Сибири он населяет местообитания с включениями заболоченных участков в понижениях, но обширных болот и пойм крупных рек лемминг избегает. В горной части исследованной нами территории сибирский лемминг не встречен. При этом, его отмечали в горных тундрах Северного Урала [33].

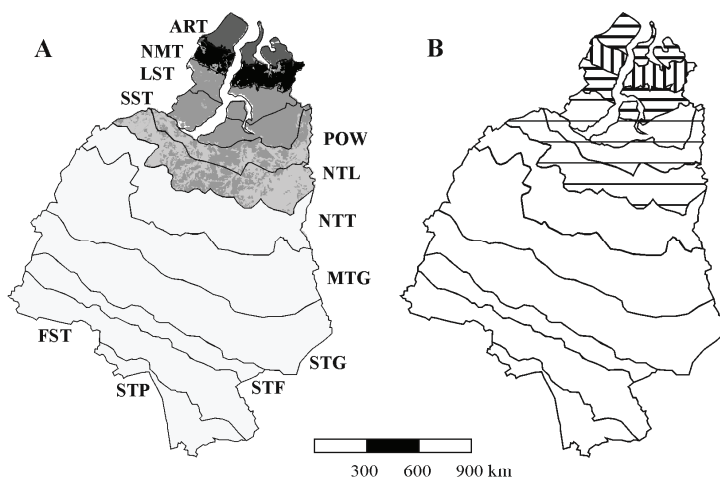
Организация распределения

Наибольшая связь с распределением сибирского лемминга по местообитаниям Западной Сибири равнины прослежена для пространственной изменчивости теплообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, высотной поясности и провинциальности в горах, а также зональности и подзональности на равнине как отдельного фактора (61% учтенной дисперсии каждый). Макрорельеф территории (равнина–горы) и тип растительности, рассматриваемые как обуславливающие распределение лемминга факторы среды, малоинформативны (табл. 1). Такие факторы, как облесенность, заболоченность, заливание в половодье и антропогенная застройка объясняют менее 1% учтенной дисперсии каждый.

Таблица 1 [Table 1]

**Оценка силы и общности связи факторов среды
и обилия *Lemmus sibiricus* в Западной Сибири**
[Estimation of strength and commonalities among environmental factors
and abundance of *Lemmus sibiricus* in Western Siberia]

Фактор, режим [Factor, regime]	Учтенная дисперсия [Accounted variance], %	
	индивидуально [individually]	нарастающим итогом [cumulative sum]
Теплообеспеченность [Heat availability]	61	61
Зональность и подзональность [Zoning and subzoning]	61	61
Макрорельеф (равнина–горы) [Macro relief (plain-mountains)]	3	61
Тип растительности [Vegetation type]	2	61
Облесенность [Forest cover degree]	0,9	61
Заливание в половодье [Pouring in the flood]	0,3	61
Застроенность [Development degree]	0,2	61
Заболоченность [Swampiness]	0,03	61
Режимы по классификациям (оптимальность условий среды в местообитаниях) [Classification modes (optimality of environmental conditions in habitats)]	65	78



Обилие (A) и численность (B) сибирского лемминга на Западно-Сибирской равнине
[Abundance (A) and number (B) of Siberian brown lemming on the West Siberian plain]

Условные обозначения [Legend]

ART – арктические тундры. Субарктические тундры: NMT – северные моховые, LST – низко-кустарниковые, SST – южные кустарниковые, POW – претундровые редколесья. Тайга: северная (NTL – редкостойные леса, NTT – типичная), MTG – средняя, STG – южная. STF – подтаежные леса. FST – лесостепь. STP – степная зона.
[ART - Arctic tundras. Subarctic tundras: NMT - Northern moss, LST - Low-shrub, SST - Southern shrub, POW - Pretundra open woodlands. Taiga: Northern (NTL - light forests, NTT - typical), MTG - Middle, STG - Southern. STF - Subtaiga forests. FST - Forest steppe. STP - Steppe zone].

Обилие, особей на 100 ц.с. [Abundance, individuals per 100 cylinder-days]

-  (25-52; в среднем 36) тундровые и долинные лугово-ивняково-моховые местообитания в северных моховых субарктических тундрах [tundra and valley meadow-willow-moss habitats in the NMT]
-  (1-4; 2) тундровые, приморские луговые и долинные ивняково-луговые местообитания в арктических тундрах [tundra, coastal meadow and valley willow-meadow habitats in the ART]
-  (0,02-1; 0,4) болота севернее типичной северной тайги и не лесные местообитания от низ кустарниковых субарктических тундр до северотасжанных редкостойных лесов [wetlands to the North of the MDT and non-forest habitats from the LST to the NTL]
-  (0,03-0,05; 0,04) лесные местообитания в предтундровых редколесьях и северотасжных редкостойных лесах [forest habitats in the POW and the NTL]
-  (0) местообитания южнее северотасжных редкостойных лесов [habitats to the South of the NTT]

Численность, млн. особей [Number, millions of individuals]

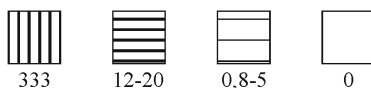


Рис. 3. Распределение и численность *Lemmus sibiricus* на Западно-Сибирской равнине
[Fig. 3. Distribution and number of *Lemmus sibiricus* within the West Siberian Plain]

Информативность наших представлений о влиянии теплообеспеченности при аппроксимации нарастающим итогом с учетом других факторов среды остается неизменной, поскольку они полностью скоррелированы с этим режимом. Классификационные режимы (представленные по оптимальности местообитаний) дают приращение в 17%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями дает 78% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0,88), что значи-

тельно больше, чем аналогичный показатель для красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) [4]. Чем шире вид распространен на исследованной территории, тем больше на неоднородность его обилия влияют частные локальные различия численности, которые сложнее нивелировать усреднением материалов по годам и группам выделов карт растительности.

Обобщенная оценка численности

В целом по Западной Сибири численность сибирского лемминга оценена в 374 млн особей, почти 90% ее сконцентрировано в северных субарктических тундрах равнины за счет высокой благоприятности местообитаний этой подзональной полосы. В арктических и низкокустарниковых субарктических тундрах его меньше на порядок, а в южных кустарниковых субарктических тундрах, предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах – на два порядка. Южнее по равнине этого лемминга нет (рис. 3, В; табл. 2). Общий характер пространственной неоднородности в размещении сибирского лемминга определяет средняя оптимальность подзон и подзональных полос, их общая площадь и соотношение площадей местообитаний разной для сибирского лемминга благоприятности.

Таблица 2 [Table 2]

Численность *Lemmus sibiricus* по зонам, подзонам и подзональным полосам Западно-Сибирской равнины
[Number of *Lemmus sibiricus* according to zones, subzones and subzonal belts of the West Siberian plain]

Зона, подзона, подзональная полоса [Zone, subzone, subzonal belt]	Численность, млн особей [Number, million individuals]	Относительная ошибка [Relative error] ($p = 0,1$), %	Несимметричный доверительный интервал [Asymmetric confidence interval]	Доля численности [Percentage], %
Арктические тундры [Arctic tundras]	20	21	15–27	5
Северные моховые суб-арктические тундры [Northern moss sub-arctic tundras]	333	34	213–521	89
Низкокустарниковые субарктические тундры [Low-shrub subarctic tundras]	12	23	9–16	3
Южные кустарниковые субарктические тундры [Southern shrub subarctic tundras]	5	90	2–12	2
Субарктические тундры [Subarctic tundras]	350	33	227–538	94

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Зона, подзона, подзональная полоса [Zone, subzone, subzonal belt]	Численность, млн особей [Number, million individuals]	Относительная ошибка [Relative error] ($p = 0,1$), %	Несимметричный доверительный интервал [Asymmetric confidence interval]	Доля численности [Percentage], %
Тундровая зона [Tundra zone]	370	31	245–558	99
Предтундровые редколесья [Pre-tundra open woodlands]	3	31	2–5	0,8
Северотаежные редкостойные леса [Northern taiga light forests]	0,8	40	0,5–1	0,2
Типичная северная тайга – подтаежные леса [Typical northern taiga – subtaiga forests]	0	–	–	–
Лесная зона [Forest zone]	4	25	3–6	1
Лесостепь и степная зона [Forest-steppe and steppe zones]	0	–	–	–
Всего [Total]	374	31	249–563	100

Заключение

В Западной Сибири во второй половине лета сибирский лемминг встречен только на равнине севернее типичной северной тайги. Предпочитает он тундровые и долинные лугово-ивняково-моховые местообитания северных моховых субарктических тундр с включением заболоченных участков в понижениях. По результатам кластерного анализа выделено пять типов благоприятности условий среды в местообитаниях от оптимальных, где сибирский лемминг в среднем многочислен, до экстремальных с нулевым обилием. Характеристика условий среды, вероятно, связана с доступностью видов растений, составляющих основу рациона лемминга. С помощью классификации выявлены влияющие на распределение этого лемминга факторы среды, среди которых наиболее информативна теплообеспеченность, определяющая зональность и подзональность. Их влияние проявляется, видимо, через запасы арктических видов Осоковых, которые служат основой летнего рациона сибирского лемминга.

Литература

1. Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ермаков Л.Н., Панов В.В., Буйдалина Ф.Р., Добротворский А.К., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Торопов К.В., Лукьянова И.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Фомин Б.Н., Стариков В.П., Шор Е.Л., Чернышова О.Н., Соловьев С.А., Чубыкина Н.Л., Ануфриев В.М., Бобков Ю.В., Ивлева Н.Г., Тертицкий Г.М. Особенности распределения мелких млекопитающих

- Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 1996. Т. 3, № 3–4. С. 307–317.
2. Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? // *BioScience*. 2004. Vol. 54, № 12. PP. 1071–1079. doi: [10.1641/0006-3568\(2004\)054\[1071:TPOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TPOPCA]2.0.CO;2)
 3. Жуков В.С., Дмитриев А.Е. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 2–1. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18531> (дата обращения: 28.01.2019).
 4. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Стариков В.П., Панов В.В., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Соловьев С.А. Распределение красной полевки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2019. № 1. С. 14–28. doi: [10.15372/SEJ20190102](https://doi.org/10.15372/SEJ20190102)
 5. Волох А.М., Янушевская Ю. О сибирском лемминге (*Lemmus sibiricus*) – обитателе нетрансформированных ландшафтов на Гыданском полуострове // Фауна в антропогенному середовищі: Праці Теріологічної Школи. 2006. Вип. 8. С. 65–70.
 6. Данилов А.Н. Некоторые вопросы экологии леммингов на Южном Ямале // Фауна Урала и прилегающих территорий: сб. науч. тр. Свердловск : Изд-во УрГУ, 1984. С. 28–32.
 7. Соколова Н.А. Биотопическое распределение мелких мышевидных грызунов в районе р. Паютаяха // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 2004. № 3(29). С. 116–121.
 8. Willig M., Kaufman D., Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2003. Vol. 34. PP. 273–309. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032)
 9. Simpson G. Species density of North American recent mammals // *Systematic Zoology*. 1964. Vol. 13, № 2. PP. 57–73. doi: [10.2307/2411825](https://doi.org/10.2307/2411825)
 10. Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness // *The American Naturalist*. 1991. Vol. 137, № 1. PP. 27–49. URL: <http://www.jstor.org/stable/2462155> (accessed: 12.08.2013).
 11. Gaston K., Davies R., Orme C., Olson V., Thomas G., Tzung-Su D., Rasmussen P., Lennon J., Bennett P., Owens I., Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna // *Proceedings of the Royal Society*. 2007. Vol. 274. PP. 1567–1574. doi: [10.1098/rspb.2007.0236](https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0236)
 12. Zamora R., Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the Sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study // *Ardiola*. 2015. Vol. 62, № 1. PP. 3–18. doi: [10.13157/arla.62.1.2015.3](https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3)
 13. Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П. Влияние промышленных рубок леса на фаунистические комплексы таежных экосистем (на примере мелких млекопитающих восточной Фенноскандии) // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2016. № 4. С. 412–421. doi: [10.7868/S0002332916040044](https://doi.org/10.7868/S0002332916040044)
 14. Васильева В.К., Охлопков И.М., Шадрин Е.Г. Влияние высотной поясности на состав и структуру сообществ мелких млекопитающих Верхоянской горной системы (северо-восточная Якутия) // Вестник ИРГСХА. 2017. № 82. С. 46–52.
 15. Domine F., Gauthier G., Vionnet V., Fauteux D., Dumont M., Barrere M. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic // *Arctic Science*. 2018. Vol. 4, № 4. PP. 813–826. doi: [10.1139/AS-2018-0008](https://doi.org/10.1139/AS-2018-0008)
 16. Cunillera-Montcusí D., Gascón S., Tornero I., Sala J., Àvila N., Quintana X.D., Boix D. Direct and indirect impacts of wildfire on faunal communities of Mediterranean temporary ponds // *Freshwater Biology*. 2019. Vol. 64, № 2. PP. 323–334. doi: [10.1111/fwb.13219](https://doi.org/10.1111/fwb.13219)
 17. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. 2008. 205 с.
 18. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Стариков В.П. Распределение мелких млекопитающих

- в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири // Актуальные вопросы биогеографии : материалы Междунар. конф. СПб. : СПбГУ, 2018. С. 186–188.
19. Банк данных: информация, правила для вкладчиков. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. URL: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm (дата обращения: 05.01.2012).
 20. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Московского областного пединститута. 1962. Т. 109, № 1. С. 3–182.
 21. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
 22. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1: 1 500 000. М. : ГУГК СССР, 1976.
 23. Ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона. М 1: 2 250 000. М. : ИГЕМ РАН – WWF Russia, 2001.
 24. Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. 1976. № 2. С. 24–36.
 25. Наумов Р.Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
 26. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л. : ЗИН РАН, 1980. С. 113–115.
 27. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. С. 253–269.
 28. Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном учете популяций эктопаразитов и нидиколов // Зоологический журнал. 1961. Т. 27, № 1. С. 5–21.
 29. Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М. : Изд-во ВНИИ «Природа», 1990. 33 с.
 30. Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Балахонов В.С., Павлинин В.В., Пасхальный С.П., Штро В.Г. Млекопитающие Полярного Урала. Екатеринбург : Изд-во УрГУ, 2007. 384 с.
 31. Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л. : Наука, 1976. 189 с.
 32. Кирющенко С.П., Кирющенко Т.В. Питание сибирских *Lemmus sibiricus* Керг и копытных *Dicrostonyx torquatus* Pall. леммингов на острове Врангеля // Экология полевков и землероек на Северо-востоке Сибири. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 25–38.
 33. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. С. 1–640.

Поступила в редакцию 01.11.2018 г.; повторно 02.02.2019 г.;
принята 21.03.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Кислый Александр Александрович – аспирант, ст. лаборант лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9051-1458>

E-mail: alphaedeliways@yandex.ru

Равкин Юрий Соломонович – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, 36); зав. лабораторией зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>

E-mail: zm.nsc@yandex.ru

Богомолова Ирина Николаевна – н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>

E-mail: i3335907@mail.ru

Стариков Владимир Павлович – д-р биол. наук, профессор кафедры биологии и биотехнологии, Институт естественных и технических наук, Сургутский государственный университет (Россия, 628412, г. Сургут, пр. Ленина, 1).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9577-8760>

E-mail: vp_starikov@mail.ru

Цыбулин Сергей Михайлович – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5063-1797>

E-mail: tcsm_tomsk@mail.ru

Жуков Виктор Семенович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8671-4896>

E-mail: vszhukov1955@mail.ru

For citation: Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Starikov VP, Tsybulin SM, Zhukov VS. Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:115-134. doi: 10.17223/19988591/46/6 In Russian, English Summary

**Alexander A. Kislyi¹, Yuri S. Ravkin^{1,2}, Irina N. Bogomolova¹,
Vladimir P. Starikov³, Sergei M. Tsybulin¹, Victor S. Zhukov¹**

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

² Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

³ Surgut State University, Surgut, Russian Federation

Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis

Analysis of small mammal distribution in Western Siberia is often carried out for a group of species as a whole or for one species in a relatively small area. In both cases, the research results are species essays with a brief description of the spatial heterogeneity of quantitative indicators to the placement of animals on the accepted level of data aggregation. The influence of environmental gradients on the distribution of species or groups is usually assessed by given natural and anthropogenic factors; their composition is not formalized and varies depending on the objectives of a particular study. All of the above makes it difficult to generalize the results of studies of the species distribution in different areas, as well as the comparison of data on the spatial variability of biotopic preferences and its causes for different species in the same territory.

The main tasks of our research were to compare biotopic preferences, abundance and number across all species of small mammals and to develop a general classification reflecting similarities and differences in their distribution across Western Siberia as a whole. The study is not ecological, but zoogeographic, so the terms should be uniform, at least in seasonal terms. The main zoogeographic meaning of the work is to identify the general patterns of

distribution of the studied species and environmental factors that correlate with the spatial heterogeneity of their abundance. Therefore, the preliminary division of the territory into habitats, as well as key sites and time of observations should be uniform. The collected and analyzed information can be used for environmental purposes, in assessing the territorial variability of prey resources for hunting birds and commercially sold fur-bearing mammals, the number of which depends significantly on the level of abundance of small mammals. The aim of this research was to analyze the distribution of Siberian brown lemming in Western Siberia and to assess the impact of the identified environmental factors on its abundance heterogeneity using population methods and approaches.

The methods and approaches implemented to study the animal population were successfully used to analyze the distribution of individual species of small mammals. It allows to secure within the limits of strict separation of habitats according to similarities in the abundance and avoid their subjective dividing into groups. The distribution of the Siberian brown lemming was analyzed by the results of small mammal surveys carried out in the second half of the summer from 1954 to 2016 in the plains and mountains of Western Siberia. The abundance indices for all years were averaged by groups of vegetation maps within the zones, subzones and subzonal belts of the plain and mountain provinces. The spatial-typological organization of the biotope distribution was revealed by means of factor classification, one of the methods of cluster analysis. As a measure of similarity, the Jaccard-Naumov coefficient for quantitative characteristics was chosen. To evaluate the relationship of habitat classification, we used the linear quality approximation of the coupling matrix. The total number of Siberian lemming was obtained by converting the relative abundance indicators into absolute ones taking into account the areas of natural zones, subzones and subzonal belts. The relative error and asymmetric confidence intervals of the generalized population estimate are calculated with a confidence probability of 0.9.

Siberian brown lemming within the West Siberian plain is widespread to the North of the typical Northern taiga (See Fig. 1). It was not encountered in the Altai and Kuznetsk-Salair mountain regions, although literary sources note its presence in the mountain tundra of the Northern Urals. In structured classification, five types of habitats are identified according to their degree of favorability for the Siberian brown lemming: optimal, suboptimal, subpessimal, pessimal and extreme (See Fig. 2). Most of its abundance is in the tundra and lowland meadow-willow-moss communities in the Northern moss tundra subzone belt (See Fig. 3A). Slightly less favorable are habitats of Arctic tundras. The next type includes swamps to the North of the Middle taiga and non-forest biotopes from low-shrub subarctic tundras to the Northern taiga light forests. The environmental conditions in pre-tundra open woodlands and the Northern taiga light forests are severe for the Siberian lemming. The last, extreme, type of favorability combines areas of the plain to the South of the Northern taiga light forests and mountain areas, where this lemming does not enter.

Using the cluster analysis, the list of environmental factors is revealed: heat availability (the mode of zoning and subzoning on the plain, altitudinal zonation and provinciality in the mountains), zoning and subzoning on the plain separately, macro relief of areas (plain-mountains), type of vegetation, forest cover degree, swampiness, pouring in the flood and human development degree. The greatest connection with the heterogeneity of the abundance of Siberian brown lemming is traced for heat availability and zoning and subzoning (See Table 1). The other factors are less significant, their local influence is undoubted, but small, in general, for the studied area. Multiple evaluation of the relationship with all identified environmental factors and their combinations gives 78% of the recorded variance (multiple correlation coefficient 0.88).

In total, the number of Siberian brown lemming in Western Siberia is estimated as 374 million individuals, almost 90% is concentrated in the Northern subarctic tundra

of the plain (See Fig. 3B, Table 2). The total number of species depends on the areas of habitats of different favorability by zones, subzones and subzonal belts. Spatial variability of relative abundance (individuals per 100 cylinder-days) and total number (million individuals) is diamond-shaped. These values are declining from the Northern moss subarctic tundras to the North, in Arctic tundras, and to the South from low-shrub subarctic tundras to the Northern taiga light forests.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables and 33 References.

Key words: *Lemmus sibiricus*; zoogeography; environment; factors; correlation.

Funding: The research was supported by the Program of Fundamental Research of State Academies of Science for 2013-2020 AAAA-A16-116121410122-4 and partly by the "Tomsk State University Competitiveness Improvement Program".

References

1. Ravkin YuS, Bogomolova IN, Erdakov LN, Panov VV, Buydalina FR, Dobrotvorskiy AK, Vartapetov LG, Yudkin VA, Toropov KV, Lukyanova IV, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Tsybulin SM, Fomin BN, Starikov VP, Shor EL, Chernyshova ON, Solovev SA, Chubykina NL, Anufriyev VM, Bobkov YV, Ivleva NG, Tertitskiy GM. Peculiarities of distribution of small mammals of West Siberian plain. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 1996;3(3-4):307-317. In Russian
2. Korpimäki E, Brown PR, Jacob J, Pech RP. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience*. 2004;54(12):1071-1079. doi: [10.1641/0006-3568\(2004\)054\[1071:TPOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TPOPCA]2.0.CO;2)
3. Zhukov VS, Dmitriev AE. Spatial-typological structure and organization of birds communities of tundra zone of the West-Siberian plain in breeding season. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2015;2-1. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18531> (accessed 28.01.2019). In Russian
4. Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Tsybulin SM, Starikov VP, Panov VV, Yudkin VA, Vartapetov LG, Solovev SA. Distribution of northern red-backed vole *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) in Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019;12(1):10-22. doi: [10.1134/S1995425519010086](https://doi.org/10.1134/S1995425519010086)
5. Volokh AM, Janushevskaya J. About Siberian lemming (*Lemmus sibiricus*) as a habitant of non-transformed landscapes on Gydanskiy Peninsula. *Theriologia Ukrainica*. 2006;6:65-70. In Russian
6. Danilov AN. Nekotoryye voprosy ekologii lemmingov na Yuzhnom Yamale [Some questions of lemmings' ecology in Southern Yamal]. In: *Fauna Urala i prilozhashchikh territoriy: sbornik nauchnykh trudov* [Fauna of the Urals and adjacent territories: Proceedings]. Braude MI, editor. Sverdlovsk: UrSU Publ.; 1984. pp. 28-32. In Russian
7. Sokolova NA. Biotopicheskoye raspredeleniye melkikh myshevidnykh gryzunov v rayone r. Payutayakha [Biotopic distribution of small mouse-like rodents in the area of the Payutayakha river]. *Scientific Bulletin of the Yamalo-Nenets Autonomous district*. 2004;3(29):116-121. In Russian
8. Willig M, Kaufman D, Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2003;34:273-309. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032)
9. Simpson G. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*. 1964;13(2):57-73. doi: [10.2307/2411825](https://doi.org/10.2307/2411825)
10. Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness. *The American Naturalist*. 1991;137(1):27-49. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2462155> (accessed 12.08.2013).
11. Gaston K, Davies R, Orme C, Olson V, Thomas G, Tzung-Su D, Rasmussen P, Lennon J, Bennett P, Owens I, Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society*. 2007;274:1567-1574. doi: [10.1098/rspb.2007.0236](https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0236)

12. Zamora R, Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (Southern Spain): A 30-year case study. *Ardiola*. 2015;62(1):3-18. doi: [10.13157/arla.62.1.2015.3](https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3)
13. Ivanter EV, Kurkhinen YP. The effect of commercial cuttings on faunal associations in taiga ecosystems: a case study of small mammals in eastern Fennoscandia. *Biology Bulletin*. 2016;43(4):350-358. doi: [10.1134/S106235901604004X](https://doi.org/10.1134/S106235901604004X)
14. Vasilieva VK, Shadrina EG, Okhlopkov IM. Effect of altitudinal zonation on the composition and structure of small mammal communities of the Verkhoyansk mountains (north-eastern Yakutia). *Vestnik IRGSHA = IRGSHA Bulletin*. 2017;82:46-52. In Russian, English summary.
15. Domine F, Gauthier G, Vionnet V, Fauteux D, Dumont M, Barrere M. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science*. 2018;4(4):813-826. doi: [10.1139/AS-2018-0008](https://doi.org/10.1139/AS-2018-0008)
16. Cunillera-Montcusí D, Gascón S, Tornero I, Sala J, Àvila N, Quintana XD, Boix D. Direct and indirect impacts of wildfire on faunal communities of Mediterranean temporary ponds. *Freshwater Biology*. 2019;64(2):323-334. doi: [10.1111/fwb.13219](https://doi.org/10.1111/fwb.13219)
17. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya [Factor zoogeography]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
18. Kislyi AA, Ravkin YuS, Starikov VP. Small mammal distribution in plain and mountain landscapes of Western Siberia. In: *Current Issues of Biogeography*. Proc. of the International Conf. (St.-Petersburg, Russia, 9-12 October, 2018). Terekhina NV, Selikhovkin AV, Bakhmatova KA, Galanina OV, Egorov AA and Fat'yanova EV, editors. St.-Petersburg: SPbU Publ.; 2018. pp. 186-188. In Russian
19. Bank dannyykh: informatsiya, pravila dlya vkladchikov. Sayt laboratorii zoologicheskogo monitoringa ISiEZH SO RAN [Data Bank: Information, rules for depositors. Website of the laboratory of zoological monitoring, ISEA SB RAS]. Available at: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm (accessed 05.01.2012).
20. Kuzyakin AP. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of USSR]. *Uchenyye zapiski Moskovskogo oblasnogo pedinstituta*. 1962;109(1):3-182. In Russian
21. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
22. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nost' Zapadno-Sibirskoy ravniny. Karta masshtaba 1: 1 500 000 [Vegetation of the West Siberian plain. Map scale 1: 1 500 000]. Moscow: GUGK USSR Publ.; 1976. In Russian
23. Landshaftnaya karta Altaye-Sayanskogo ekoregiona [Landscape map of the Altai-Sayan Ecoregion]. Map scale 1: 2 250 000. Moscow: IGEM RAS - WWF Russia Publ.; 2001. In Russian
24. Trofimov VA. Modeli i metody kachestvennogo faktornogo analiza matritsy svyazi [Models and methods of qualitative factor analysis of the communication matrix]. In: *Problemy analiza diskretnoy informatsii* [Problems of analyzing discreet information]. 1976;2:24-36. In Russian
25. Naumov RL. Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya [Birds in tick-borne encephalitis foci in Krasnoyarsk region. Cand. Sci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow Region Pedagogical Institute named after NK Krupskaya; 1964. 149 p. In Russian
26. Trofimov VA, Ravkin YuS. Ekspress-metod otsenki svyazi prostranstvennoy neodnorodnosti zhivotnogo naseleniya i faktorov sredy [Express method for assessing the relationship between the spatial heterogeneity of animal population and environmental factors]. In: *Kolichestvennyye metody v ekologii zhivotnykh* [Quantitative methods in the ecology of animals]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 135-138. In Russian
27. Ravkin YuS, Kupershtokh VL, Trofimov VA. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits [Spatial organization of bird communities]. In: *Ptitsy lesnoy zony Priob'ya* [Birds of

- the forest zone of the Ob river region]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 253-269. In Russian
28. Beklemishev VN. Terminy i ponyatiya, neobkhodimyye pri kollichestvennom uchete populyatsiy ektoparazitov i nidikolov [Terms and concepts required for the quantitative accounting of populations of ectoparasites and nidicolous]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1961;27(1):5-21. In Russian
 29. Ravkin ES, Chelintsev NG. Metodicheskiye rekomendatsii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptits [Methodical recommendations on complex route accounting of birds]. Moscow: RSI "Priroda" Publ.; 1990. 33 p. In Russian
 30. Berdyugin KI, Bolshakov VN, Balakhonov VS, Pavlinin VV, Paskhalnyy SP, Shtro VG. *Mlekopitayushchiye Polyarnogo Urala* [Mammals of the polar Urals]. Ekaterinburg: UrSU Publ.; 2007. 384 p. In Russian
 31. Aleksandrova VD. Geobotanicheskoye rayonirovaniye Arktiki i Antarktiki [Geobotanical zoning of the Arctic and Antarctic]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 189 p. In Russian
 32. Kiryushchenko SP, Kiryushchenko TV. Pitaniye sibirskikh *Lemmus sibiricus* Kerr i kopytnykh *Dicrostonyx torquatus* Pall. lemmingov na ostrove Vrangelya [Nutrition of Siberian brown (*Lemmus sibiricus* Kerr) and Arctic (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) lemmings on Wrangel island]. In: *Ekologiya polevok i zemleroyek na Severo-vostoke Sibiri* [Ecology of voles and shrews in the North-East of Siberia]. Krivosheyev VG, editor. Vladivostok: FESC AS USSR Publ.; 1979. pp. 25-38. In Russian
 33. Gromov IM, Gureyev AA, Novikov GA, Sokolov II, Strelkov PP, Chapskiy KK. *Mlekopitayushchiye fauny SSSR* [Mammals of the USSR]. Vol. 1. Moscow-Leningrad: AS USSR Publ.; 1963. pp. 1-640. In Russian

Received 01 November 2018; Revised 02 February 2019;

Accepted 21 March 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Kislyi Alexander A, Postgraduate, Senior Assistant, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9051-1458>

E-mail: alphaedeliways@yandex.ru

Ravkin Yuri S, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Head of the Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>

E-mail: zm.nsc@yandex.ru

Bogomolova Irina N, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>

E-mail: i3335907@mail.ru

Starikov Vladimir P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology and Biotechnology, Institute of Natural and Technical Sciences, Surgut State University, 1 Lenina Pr., Surgut 628412, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9577-8760>

E-mail: vp_starikov@mail.ru

Tsybulin Sergei M, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5063-1797>

E-mail: tcsn_tomsk@mail.ru

Zhukov Victor S, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8671-4896>

E-mail: vszhukov1955@mail.ru

УДК 598.235.2(470.55)
doi: 10.17223/19988591/46/7

В.В. Тарасов, А.В. Рябицев

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

Распространение и численность кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) в Челябинской области

Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Приведены результаты учёта кудрявых пеликанов на гнездопригодных водоёмах Челябинской области в мае 2018 г. при помощи квадрокоптеров. Описаны история заселения данным видом территории области, его современное состояние, размещение гнездовых колоний и их численность.

Ключевые слова: *Pelecanus crispus*; гнездовая колония; динамика численности; расселение; экологические факторы.

Введение

Кудрявый пеликан *Pelecanus crispus* Bruch, 1832 – глобально редкий, «близкий к уязвимому положению», вид [1]. В Челябинской области он гнезвился в первой половине XIX в. у г. Еманжелинска [2], затем исчез. В 1930–1960 гг. отдельные особи начали вновь появляться во внегнездовое время в окрестностях г. Миасса [3, 4] и затем в 1970-х гг. на различных озёрах южной лесостепи. В 1990-х гг. встречи групп из 6–20 особей стали регулярными уже и летом [5]. На оз. Курлады у г. Копейска в 1991 г. весь летний сезон в колонии больших бакланов *Phalacrocorax carbo* (L.) держались 4 птицы, в 1994 г. – 7 (возможно, уже гнездившиеся), в 2000 и 2001 гг. – 40 [6]. В 1998 г. гнездование вида установлено на оз. Селезян в Еткульском районе, где обнаружены взрослые особи с 4 нелётными птенцами [7]. Осенью 2000 г. на оз. Курлады добыта неуверенно летающая молодая птица, в 2001 г. найдены 4 гнезда с кладками, в 2002 г. гнездились минимум 14 пар [6]. В 1990–2000-х гг. летнее пребывание нескольких особей почти ежегодно отмечали в Кунашакском районе (северная лесостепь) на оз. Маян и соседнем болоте Алакуль [8], причём на Алакуле, по словам местных охотников, они гнездились [9].

В 2010-х гг. численность вида заметно возросла. В мае 2010 г. около 150 пеликанов отмечены на оз. Селезян, часть из них, по мнению егеря, гнездились на примыкающем к этому озеру с юго-востока обширном болоте [10]. Колония на оз. Курлады в 2014 г. состояла уже по меньшей мере из 88 особей, а в стаях, регулярно курсировавших между этим озером и сосед-

ним болотом Донгузлы, насчитывалось до 120 птиц [11]. В июне 2016 г. на болоте Донгузлы обнаружена колония как минимум из 236 взрослых особей с пуховыми птенцами [12]. На других озёрах области участились встречи мигрирующих и летующих пеликанов [13–15], но большинство этих данных получено в ходе опросов. Современная оценка, согласно которой в Челябинской области гнездятся около 200–300 пар [16], весьма приблизительна и нуждается в уточнении. Отсутствуют и достоверные данные о размещении гнездовых колоний.

Цель работы – выяснить точную численность и детали распространения кудрявого пеликана на территории Челябинской области.

Материалы и методики исследования

Исследование проведено с 1 по 27 мая 2018 г. на всех крупных водоёмах равнинной части Челябинской области, где можно было ожидать находок гнездовых кудрявых пеликанов. Это расположенные в основном в зоне лесостепи мелководные (глубиной до 5, обычно 2–3 м) эвтрофные озёра с богатой надводной растительностью и займища. В первую очередь для обследования выбирали те, на которых ранее зафиксировано обитание пеликанов по литературным и опросным сведениям, или однотипные. Основные исследования выполнены с 10 по 20 мая – в разгар периода насиживания кладок. Места и даты работ на каждом водоёме, а также результаты учётов приведены в таблице.

Осмотр водоёмов проведён при помощи квадрокоптеров DJI Phantom 3 Adv. (с увеличенной до 6 км дальностью полётов) и DJI Mavic Pro Platinum (SZ DJI Technology Co., Ltd., China). Результаты учётов в гнездовых колониях более полные, как правило, в вечернее время, когда птицы возвращаются с кормёжки, и можно произвести подсчёт не только насиживающих кладки особей (гнезд), но и их супругов, а также не занятых размножением птиц. Если при неоднократных учётах мы обнаруживали в одной и той же группе разное количество особей, за итоговое значение принимали наибольшее. Число птиц, благодаря их крупным размерам и яркой белой окраске, можно уверенно определять с расстояния 100–150 м (в зависимости от освещения). Но, для того чтобы убедиться в том, что сидящая на островке птица сидит именно на гнезде, а не на похожей на него кочке или пустом прошлогоднем гнезде, приходилось снижаться до высоты 20–30 м.

Реакция пеликанов на дроны была различна. Птицы, не насиживавшие кладки, подпускали тяжёлый и шумный, белый и яркий Phantom на расстояние 20–40 м, затем обычно отлетали на несколько десятков метров и садились на воду, реже начинали кружиться в воздухе. Часть насиживающих птиц слетала с гнезд при приближении этого квадрокоптера на расстояние 10–15 м. Собственно, мы и использовали эту модель, как правило, для того чтобы заглянуть в гнезда и убедиться в наличии кладок. Однако даже при

приближении на расстояние 5–10 м с гнёзд слетали не более трети птиц. Более лёгкая и менее шумная, серая по цвету модель Mavic вообще практически не причиняла пеликанам беспокойства, и даже не занятые насиживанием особи часто никак не реагировали на этот дрон, висающий в воздухе в 2–5 м от них.

**Места проведения, даты и результаты учётов кудрявых пеликанов
на территории Челябинской области в 2018 г.**

[Sites, dates and results of Dalmatian Pelican population census in Chelyabinsk region in 2018]

Административный район [Administrative district]	Водоёмы [Waterbodies]	Координаты [Coordinates]	Даты учёта [Accounting date]	Число особей [Number of individuals]	Число гнёзд [Number of nests]
Кунашакский [Kunashak district]	Айдыкуль, Мамынкуль [Aydykul', Mamynkul']	N55°48', E61°55'	1.05.2018 20.05.2018	40	7
	Маян, Куракли-Маян, Алакуль [Mayan, Kurakli-Mayan, Alakul']	N56°00', E61°54'	20.05.2018	0	0
	Уелги [Uelgi]	N55°48', E61°35'	18.05.2018	0	0
Красноармейский [Krasno-armeyskiy district]	Донгузлы [Donguzly]	N55°02', E61°50'	10– 13.05.2018	329	132
	Курлады [Kurlady]	N55°04', E61°43'	12.05.2018	0	0
Еткульский [Etkul' district]	Селезян, Аткуль, Чумляк [Selezyan, Atkul', Chumlyak]	N54°56', E61°53'	12– 14.05.2018	58	0
	Большой Сарыкуль [Bol'shoy Sarykul']	N54°42', E61°23'	15.05.2018	0	0
	Малый Сарыкуль [Maliy Sarykul']	N54°42', E61°38'	17.05.2018	0	0
	Буташи [Butash]	N54°35', E62°04'	27.05.2018	0	0
Увельский [Uvel'skiy district]	Дуванкуль [Duvankul']	N54°35', E61°35'	14.05.2018	0	0

Следует заметить, что число присутствующих в колониях, но не гнездящихся особей можно было приблизительно вычислить только арифметическим способом. По внешним признакам определить возраст птиц с воздуха, когда у них видна лишь верхняя часть тела, сложно. У части птиц удавалось разглядеть цвет кожистого мешка, ни одной годовалой особи (с серовато-розовым или желтоватым мешком) среди них мы не видели, хотя, несомненно, в колониях присутствовали неполовозрелые 2–3-летние птицы, внешне неотличимые от половозрелых.

Результаты исследования и обсуждение

Пеликаны обнаружены на трёх водоёмах: болотах Донгузлы (у г. Копейска), Мамынкуль (на северо-востоке области) и в тростниковых заводях р. Чумляк между озёрами Селезян и Аткуль (рис. 1), гнездовые колонии – только на болотах Донгузлы и Мамынкуль. На р. Чумляк отмечены лишь неразмножающиеся особи, они держались одной стаей в заводях преимущественно у восточного берега оз. Селезян, широко перелетая с одного плёса на другой (что мы наблюдали и с берега), не придерживаясь какого-то определённого места. На протяжении трёх дней наблюдений эта стая не изменялась в размерах, основную часть времени птицы проводили, сидя на твёрдом субстрате у воды, из чего можно сделать вывод, что состав этой стаи был постоянным и в ней отсутствовали птицы из других колоний.

На болоте Мамынкуль, примыкающем с востока к крупному открытому оз. Айдыкуль, по свидетельству местных жителей, пеликаны обитают уже несколько лет, но до 2018 г. не гнездились. При первом осмотре колонии 1 мая отмечено начало строительства гнёзд: было уже принесено и утрамбовано небольшое количество тростника в их основании. Колония располагалась в труднодоступном месте в центре болота, в 3,5 км к юго-востоку от д. Кубагушева (эта часть водоёма объявлена зоной охраны ресурсов охотничьего хозяйства «Мамынкуль»). Отсутствие прошлогодних построек указывало на то, что пеликаны приступили к гнездованию здесь впервые. Спустя три недели птицы насиживали кладки, гнёзда ($n = 7$) располагались одной плотной группой на небольшом островке.

Гнездовая колония на болоте Донгузлы состояла из 10 групп, расположенных на 7 обособленных плёсах (рис. 2), в группах насчитывалось от 2 до 56 пар (гнёзд), расстояние между наиболее удалёнными гнёздами составило 2,7 км. В общей сложности мы обнаружили на этом водоёме 132 жилых гнёзда, все они были устроены на островках (не сплавинах). Возле гнёзд на островках и воде держались 197 птиц, большинство из которых, очевидно, были партнёрами насиживающих кладки особей, а остальные 65 птиц (20%) не имели гнёзд. Ближайшие соседние плёсы, на которых гнездились пеликаны, находились друг от друга на расстоянии 0,2–1,9 км (в среднем 520 ± 170 м, $n = 10$).

Впервые гнездящихся пеликанов на болоте Донгузлы (Донгузловский государственный природный биологический заказник) обнаружили Е.А. Попов и М.Е. Рассомахина [12] с помощью квадрокоптера Phantom-3 в июне 2016 г. В двух колониях в центральной и восточной частях водоёма они насчитали соответственно 40 и 196 взрослых особей, ещё некоторое количество птиц, по их мнению, не попало в объектив камеры квадрокоптера. При допущении, что все птицы имели гнёзда, это указывало на гнездование минимум 120 пар. А поскольку авторы обследовали лишь малую часть

этого обширного болота, они предположили, что необнаруженными могли оставаться ещё столько же гнездящихся пар, и грубо оценили общую численность вида на данном водоёме в 120–250 пар. На наш взгляд, ближе к реальному ниже значение, но даже и оно может быть завышено, поскольку Е.А. Попов и М.Е. Рассомахина не учли того, что в колониях зачастую присутствуют и не участвующие в размножении особи. Судя по всему, колония пеликанов на данном болоте продолжает расти. Общее число особей, в том числе негнездящихся, если данные учётов Е.А. Попова и М.Е. Рассомахиной [12] считать полными, за два года увеличилось на 39% (в реальности, очевидно, меньше, но всё же увеличение существенное).

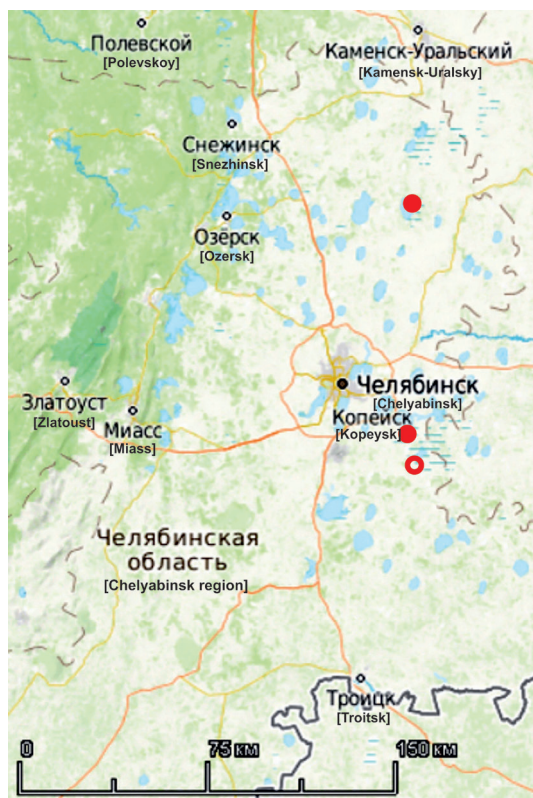


Рис. 1. Распространение кудрявого пеликана на территории Челябинской области
[Fig. 1. The Dalmatian Pelican distribution in Chelyabinsk Region]:

- – местоположение гнездовых колоний [Location of breeding colonies],
- – место летнего обитания не гнездящихся особей [Summer habitat of non-breeding individuals]

Вместе с тем имеет место некоторое перераспределение птиц внутри водоёма от года к году. Плотные скопления пеликанов хорошо видны на космических снимках. Анализ исторических снимков Google Earth показывает,

что наиболее крупное скопление, расположенное в восточной части болота (в 2018 г. в нём зафиксировано 56 гнёзд), появилось в 2010–2011 гг. (несколько гнёзд), максимальных размеров достигло к 2015 г., а ещё год спустя Е.А. Попов и М.Е. Рассомахина насчитали в нём 196 птиц. Если предположить, что соотношение участвующих и не участвующих в размножении особей в тот год было таким же, как по результатам наших учётов, вероятно, тогда на этом плёсе гнездились порядка 80 пар, около 25 из которых в последующие годы переместились на другие плёсы. Видно, что расселение птиц из этой группировки происходило в центральную часть водоёма (верхний левый угол на рис. 2), где большинство гнёзд появилось не более 1–2 лет назад.

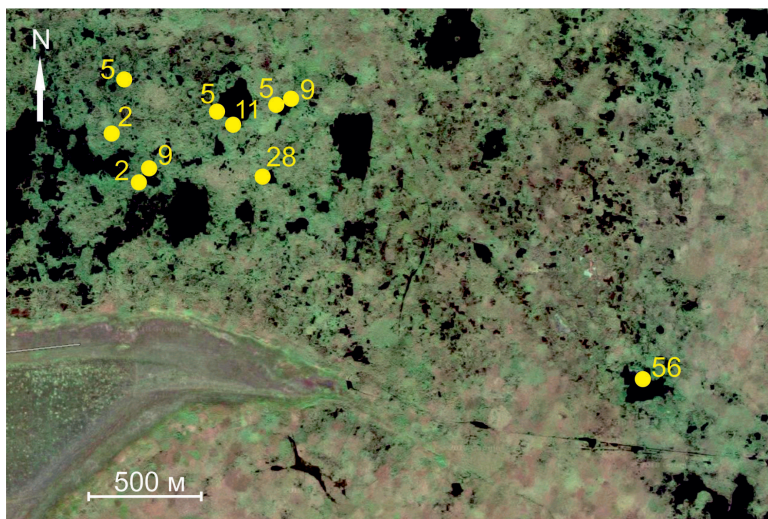


Рис. 2. Размещение и размеры колонии кудрявых пеликанов на болоте Донгузлы в 2018 г. Цифрами обозначено число жилых гнёзд
[Fig. 2. The location and size of the colony of Dalmatian Pelicans on the Donguzly swamp in 2018. The figures indicate the number of occupied nests]

Вопреки нашим ожиданиям, нигде на других водоёмах Челябинской области гнездящихся птиц мы не обнаружили, в том числе там, где ранее они, по различным сведениям, гнездились. Тот факт, что оба существующие в настоящее время гнездовья расположены на труднодоступных, охраняемых (одно – в заказнике, другое – в зоне покоя охотничьего хозяйства) тростниковых водоёмах, подтверждает наши [17] выводы о том, что одним из главных лимитирующих факторов для этого вида является беспокойство. В Курганской и Тюменской областях эти птицы тоже вынуждены селиться преимущественно на особо охраняемых природных территориях (в заказниках) с относительно низким уровнем этого фактора. Большинство обследованных водоёмов Челябинской области часто посещаются людьми, по береговой линии расположены многочисленные охотничьи базы и рыбацкие вагончики.

Совершая облёты, мы повсеместно видели автомобили на берегах и рыбаков на лодках, в том числе моторных. Много людей замечено и на тех водоёмах, где ранее гнездились пеликаны, – оз. Курлады у г. Копейска и р. Чумляк у с. Селезян. На оз. Курлады, кроме того, к настоящему времени почти не осталось тростниковых зарослей. В 1990-х гг. степень его зарастания достигала 60% [18], но уже в те годы, с подъёмом уровня воды, площадь зарослей на озёрах этого типа стала резко сокращаться [5]. Последний раз гнездящихся пеликанов на этом озере регистрировали в 2014 г. (88 особей, несколько десятков гнёзд) [11].

В процессе расселения пеликаны часто следуют за более пластичным и менее чувствительным к фактору беспокойства большим бакланом. Ко времени начала заселения пеликанами оз. Курлады там уже существовала колония бакланов, и именно в ней появились первые гнёзда пеликанов. По мере сокращения площади тростниковых зарослей оба вида стали перемещаться на соседнее болото Донгузлы, где гнездятся сейчас по большей части разобщённо. Мы видели с воздуха около 100 гнёзд бакланов в центральной части болота, среди которых располагались крайние северо-западные небольшие группы гнёзд пеликанов (из 5, 2 и 9 гнёзд – см. рис. 2). Вновь обнаруженная гнездовая группа пеликанов на болоте Мамынкуль также оказалась расположена среди довольно обширной (около 30 гнёзд) колонии бакланов. Отрадно, что в конце лета 2018 г. на этом болоте видели полуоперённых птенцов пеликанов [19], – это говорит о том, что первое размножение здесь прошло успешно, и позволяет надеяться, что продолжится в последующие годы.

Обширные, площадью около 5 и 2 тыс. га болота Донгузлы и Мамынкуль с их хорошими защитными (природными и административными) условиями и крупные, богатые рыбой соседние кормовые водоёмы, вероятно, смогут обеспечить дальнейший рост численности гнездовой группировки вида в Челябинской области. Немаловажным фактором такого роста представляется способность пеликанов к дальним кормовым перелётам, которая делает их малозависимыми (в сравнении с теми же бакланами) от резких колебаний обилия рыбы в гнездовом водоёме. Ранее мы имели возможность убедиться в этом неоднократно. Например, когда весной 2012 г. в оз. Большое Белое в Армизонском районе Тюменской области случился массовый замор рыбы, вместе с ней исчезли и бакланы, которые долгие годы гнездились на этом озере вместе с пеликанами. Рыбы не было 4 года, но пеликаны (от 50 до 100 пар), в отличие от бакланов, все эти годы продолжали здесь успешно размножаться, очевидно, принося рыбу птенцам по большей части с окрестных водоёмов. Вместе с тем, по другим нашим наблюдениям [неопубл. данные], в 2004–2011 гг. группа из 30–35 пеликанов ежегодно проводила лето на оз. Крутали около г. Кургана, и только в 2012 г. они предприняли первую попытку гнездования. В середине мая мы обнаружили здесь 19 гнёзд с кладками, однако уже к июню из-за сильной засухи озеро обмелело, и в нём также случился замор рыбы. Кладки погибли (птицы прекратили их на-

сизивать), лишь одну пару в конце лета местные жители видели с птенцом, но в день открытия осенней охоты их застрелили браконьеры. С тех пор группа из 30–50 пеликанов продолжает ежегодно держаться на этом и соседних озёрах, но попыток гнездования больше не отмечено. Возможно, в данном случае птицы бросили гнезда в том числе в силу своего относительно молодого возраста или неопытности в гнездовании, но некоторый минимальный уровень кормности гнездового водоёма, по всей вероятности, всё же необходим, чтобы обеспечить питание птиц во время линьки, когда они, как известно [20], теряют способность к полёту. Поэтому фактором, сдерживающим рост численности гнездящихся на болотах Донгузлы и Мамынкуль пеликанов, может оказаться недостаток обилия или доступности рыбы в самих этих водоёмах. Пока же, как мы видим, сильное (на 80–90%) зарастание тростником этих болот несколько не мешает пеликанам успешно гнездиться здесь на тех немногих изолированных открытых плёсах, которые вряд ли предоставляют им хорошие условия для кормёжки.

В пределах Южного Урала гнездовья кудрявых пеликанов, помимо описанных выше, известны на юго-востоке Оренбургской области – в Шалкар-Жетыкольском озёрном районе [21]: в 2017 и 2018 гг. там гнездились около 200 особей. С учетом этих данных общая численность вида в азиатской части РФ составляет 1,1–1,3 тыс. гнездящихся пар [17, 21, наши данные].

Важным условием увеличения численности вида на территории Челябинской области видится расширение границ Донгузловского заказника. За время своего существования площадь этого заказника изменялась несколько раз, в 1988 г. она составляла 15 тыс. га, в настоящее время – лишь 6 тыс. га. В границы заказника необходимо включить озёра Курлады, Аткуль и Селезян, где пеликаны ранее гнездились и которые служат им кормовыми станциями.

Заключение

Итак, тотальный учёт кудрявых пеликанов на всех гнездопригодных водоёмах Челябинской области в мае 2018 г. показал наличие 132 жилых гнёзд в существующей приблизительно с 2010 г. колонии на болоте Донгузлы в Красноармейском районе. Ещё одна небольшая колония (7 гнёзд) появилась в этом году на болоте Мамынкуль в Кунашакском районе. Всего на территории области насчитано 427 взрослых особей, из которых две трети (65%) размножались. Анализ литературных источников показал, что первые гнездящиеся птицы появились в Челябинской области 20–25 лет назад, и с тех пор их число неуклонно растёт. Можно ожидать роста численности вида и в дальнейшем. Вместе с тем чувствительность пеликанов к фактору беспокойства вынуждает их выбирать для размножения наиболее труднодоступные и охраняемые водоёмы и препятствует их расселению. Для увеличения численности вида на территории области следует расширить границы Донгузловского заказника.

Литература

1. BirdLife International. *Pelecanus crispus* (изменённая версия оценки 2017 г.). Красный список угрожаемых видов МСОП. 2018. URL: <http://www.iucnredlist.org/details/22697599/0> (дата обращения: 23.09.2018).
2. Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М. : Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.
3. Ушков С.Л. Звери и птицы Ильменского заповедника. Екатеринбург : Наука, 1993. 268 с.
4. Цецевинский Л.М. Наземные позвоночные животные // Ильменский заповедник. Челябинск : Южно-Уральское кн. изд-во, 1975. С. 91–124.
5. Гордиенко Н.С. Водоплавающие птицы Южного Зауралья. Миасс : ИГЗ УрО РАН, 2001. 100 с.
6. Гордиенко Н.С. Новые материалы по фауне и распространению птиц в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2002. Вып. 7. С. 104–108.
7. Захаров В.Д., Мигун Н.Н. Гнездование кудрявого пеликана в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1999. Вып. 4. С. 95.
8. Кузьмич А.А., Попов С.В., Таушканов Е.А., Байнов А.А., Осипов М.А. Орнитофауна озера Маян и его окрестностей // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2005. Вып. 10. С. 161–186.
9. Кузьмич А.А. К орнитофауне озера Маян // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2001. Вып. 6. С. 124–125.
10. Брусянин П.Е., Гашек В.А., Захаров В.Д. Предварительные итоги полевого сезона 2010 г. в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2010. Вып. 15. С. 31–33.
11. Попов Е.А. Некоторые встречи редких птиц в Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2014. Вып. 19. С. 119–125.
12. Попов Е.А., Рассомахина М.Е. Встречи редких птиц в Челябинской области в 2016 году // Фауна Урала и Сибири. 2016. № 2. С. 167–173.
13. Гашек В.А. Новости орнитологического сезона 2015 года в лесостепи Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 2. С. 44–47.
14. Гашек В.А. Из орнитологических наблюдений 2016 года в Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2016. № 2. С. 70–78.
15. Тарасов В.В., Грачёв С.В. Птицы Октябрьского района Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2016. № 2. С. 191–204.
16. Гордиенко Н.С., Захаров В.Д. Кудрявый пеликан *Pelecanus crispus* Bruch, 1832 // Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы. М. : Реарт, 2017. С. 30.
17. Тарасов В.В., Рябицев А.В. Экспоненциальный рост численности кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*) в Курганской и Тюменской областях // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 9. С. 1143–1148.
18. Матвеев А.С. Водоплавающие птицы и водно-болотные угодья Челябинской области. Челябинск : Книга, 2002. 140 с.
19. Тарасов В.В., Гашек В.А., Рябицев А.В., Грачёв С.В. К фауне птиц лесостепной зоны Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 2. С. 106–112.
20. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справ.-определитель. 3-е изд. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.

21. Назин А.С. К авифауне Шалкар-Жетыкольского озёрного района // Фауна Урала и Сибири. 2019. № 1. С. 142–144.

Поступила в редакцию 27.11.2018 г.; повторно 07.05.2019;
принята 29.05.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Тарасов Владимир Васильевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии птиц и наземных беспозвоночных, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

E-mail: grouse@bk.ru

Рябицев Артур Вадимович – канд. биол. наук, н.с. Арктического научно-исследовательского стационара, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 629400, г. Лабытнанги, ЯНАО, ул. Зелёная Горка, 21).

E-mail: hanavei@salekhard.ru

For citation: Tarasov VV, Ryabitsev AV. Distribution and number of Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in Chelyabinsk Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:135-147. doi: 10.17223/19988591/46/7. In Russian, English Summary

Vladimir V. Tarasov, Artur V. Ryabitsev

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

**Distribution and number of Dalmatian Pelican
Pelecanus crispus (Aves: Pelecaniformes) in Chelyabinsk Region**

The planning of actions for the conservation of a rare species calls for information about the species population size and dynamics. We are concerned with the abundance of Dalmatian Pelican in Chelyabinsk region. The available reliable data on the regional population of the species is scarce. This paper presents the results of the species census which we conducted in Chelyabinsk region in May 2018.

For the census, we used the drones DJI Phantom 3 Adv. (with an increased range of up to 6 km) and DJI Mavic Pro Platinum. We counted breeding Pelican pairs on lakes and swamps of the region suitable for nesting. We examined large shallow eutrophic waterbodies overgrown with abundant surface vegetation and reed beds. The waterbodies were located in the flat forest-steppe part of Chelyabinsk region. Information on the places and dates of our research on each waterbody, as well as the results of the counting is provided in the Table. First of all, for the survey we chose the waterbodies previously known as sites of Pelican habitation or similar waterbodies. The results of bird counts in the colonies were more accurate in the evening when Pelicans returned from feeding. When we found different numbers of individuals in the same group at different times, we took the biggest value as the final counting result. The number of birds, due to their large size and bright white color, could be assuredly determined from a distance of 100-150 m. Birds incubating eggs left their nests reluctantly, and even the drone approaching at a distance of 5-10 m drove not more than a third of the birds from their nests.

Since the late 1990s to the early 2010s, at different times a few colonies of Pelicans existed on three waterbodies (Kurlady, Salesian, and Donguzly) near the town of Kopecsk. As for other areas of the flat part of Chelyabinsk region, Pelicans had not

been recorded breeding there, but many respondents observed flocks of migrating and feeding individuals there from time to time. In 2018, we found nesting Pelicans only on the Donguzly swamp (See Fig. 1) located in the Donguzly Nature Reserve. Their large colony consisted of 132 breeding pairs (nests) and 65 birds (20%) that had no nests. The colony seemed to be at the growth stage and possibly it had absorbed the birds that used to nest on the neighboring ponds. This colony comprised ten groups located on seven separate stretches (See Fig. 2). Each group included from two to 56 nests, and the distance between the remotest nests was 2.7 km. Another known nesting Pelican colony had existed on the neighboring lake Kurlady at least from 2001 to 2014, but at the time of the census it turned out to be abandoned, probably due to the rise of the water level which led to a reduction of the reed bed area. The third known breeding colony once located on lake Selezyan no longer existed, in our opinion due to the fact that many fishermen and camping people disturbed Pelicans there. In 2018, we recorded only 58 non-breeding individuals on the lake, they kept in the backwaters as a flock, flying from one shore to another without staying in any particular place. In 2018, we found a new nesting Pelican site on the swamp Mamynkul in the northeast of the region (See Fig. 1). Even though the swamp is not a reserve area, it is almost never visited by people as it is difficult to access and hunting is prohibited there by the local hunting management authority. On the swamp Mamynkul, we counted 40 individuals, of which 7 couples arranged their nests in a close group on a small island. The absence of last-year nests suggested that the Pelicans had just started breeding there. According to our data, the total number of Dalmatian Pelicans in Chelyabinsk region in 2018 was 427 individuals, with 65% of them breeding. Taking into account these data, the total population of this species in the Asian part of Russia is estimated at 1.1-1.3 thousand breeding pairs. Analysis of literature sources shows that breeding Pelicans first appeared in Chelyabinsk region 20-25 years ago, and since then their number has been growing steadily. We can expect an increase in the number of the species in the future. At the same time, Pelicans' high sensitivity to the disturbance factor forces them to choose protected and most inaccessible areas for breeding and prevents their dispersion over other waterbodies of the region.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 21 References.

Key words: *Pelecanus crispus*; breeding colony; population dynamics; dispersion; environmental factors.

Funding: The research was financed by the state contract of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg, Russian Federation).

References

1. BirdLife International. *Pelecanus crispus* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. 2018. [Electronic resource]. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/22697599/0> (access 23.09.2018).
2. Kirikov SV. Ptitsy i mlekopitayushchie v usloviyakh landshaftov yuzhnoy okonechnosti Urala [Birds and mammals in the landscapes of the southern extremity of the Urals]. Moscow: USSR Academy of Sciences Publishing House; 1952. 412 p. In Russian
3. Ushkov SL. Zveri i ptitsy Il'menskogo zapovednika [Animals and birds of the Il'men nature reserve]. Yekaterinburg: Nauka Publ.; 1993. 268 p. In Russian
4. Cecevinskiy LM. Nazemnye pozvonochnye zhivotnye [Terrestrial vertebrates]. In: *Il'menskiy zapovednik* [The Il'men State Nature Reserve]. Nikolaeva ME, editor. Chelyabinsk: South Ural Book Publ.; 1975. pp. 91-124. In Russian

5. Gordienko NS. Vodoplavayushchie ptitsy Yuzhnogo Zaural'ya [Water birds of the southern Trans-Urals]. Miass: Il'men State Nature Reserve Publ., Ural Branch of the RAS; 2001. 100 p. In Russian
6. Gordienko NS. Novie materialy po faune i rasprostraneniyu ptits v Chelyabinskoy oblasti [New materials on the fauna and distribution of birds in Chelyabinsk region]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2002;7:104-108. In Russian
7. Zakharov VD, Migun NN. Gnezдование kudryavogo pelikana v Chelyabinskoy oblasti [Breeding of Dalmatian Pelican in Chelyabinsk region]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1999;4:95. In Russian
8. Kuz'mich AA, Popov SV, Taushkanov EA, Baynov AA, Osipov MA. Ornitofauna ozera Mayan i ego okrestnostey [Avifauna of Mayan lake and its environs]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2005;10:161-186. In Russian
9. Kuz'mich AA. K ornitofaune ozera Mayan [On the avifauna of Mayan lake]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2001;6:124-125. In Russian
10. Brusyanin PE, Gashek VA, Zakharov VD. Predvaritel'nye itogi polevogo sezona 2010 goda v Chelyabinskoy oblasti [Preliminary results of 2010 field season in Chelyabinsk region]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2010;15:31-33. In Russian
11. Popov EA. Nekotorye vstrechi redkih ptic v Chelyabinskoy oblasti [Some records of rare birds in the Chelyabinsk region]. *Materials on Bird Distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2014;19:119-125. In Russian
12. Popov EA, Rassomakhina ME. Vstrechi redkih ptic v Chelyabinskoy oblasti v 2016 godu [Records of rare birds in Chelyabinsk region in 2016]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2016;2:167-173. In Russian, English Summary
13. Gashek VA. Novosti ornitologicheskogo sezona 2015 goda v lesostepi Chelyabinskoy oblasti [Ornithological news of the 2015 season in the forest of the Chelyabinsk region]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2015;2:44-47. In Russian, English Summary
14. Gashek VA. Iz ornitologicheskikh nablyudeniy 2016 goda v Chelyabinskoy oblasti [Some ornithological watching of 2016 in the Chelyabinsk region]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2016;2:70-78. In Russian, English Summary
15. Tarasov VV, Grachev SV. Pticy Oktyabr'skogo rayona Chelyabinskoy oblasti [Birds of the Oktyabrskoe district of Chelyabinsk region]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2016;2:191-204. In Russian, English Summary
16. Gordienko NS, Zakharov VD. Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* Bruch, 1832. In: *The Red Data Book of Chelyabinsk Region: Animals, plants, fungi*. Lagunov AV, editor-in-chief. Moscow: Reart Publ.; 2017. p. 30. In Russian. Available at: [http://www.mineco174.ru/Upload/files/%D0%9A%D1%80%D0%B0%D1%81%D0%BD%D0%B0%D1%8F%20%D0%BA%D0%BD%D0%B8%D0%B3%D0%B0%20%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D1%8F%203\(1\).pdf](http://www.mineco174.ru/Upload/files/%D0%9A%D1%80%D0%B0%D1%81%D0%BD%D0%B0%D1%8F%20%D0%BA%D0%BD%D0%B8%D0%B3%D0%B0%20%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D1%8F%203(1).pdf) (access 28.05.2019)
17. Tarasov VV, Ryabitsev AV. Exponential increase of the Dalmatian Pelican (*Pelecanus Crispus*) population in the Kurgan and Tyumen regions. *J Zoology*. 2018;97(9):1143-1148. doi: 10.1134/S004451341809012X In Russian, English Summary
18. Matveev AS. Vodoplavayushchie ptitsy i vodno-bolotnye ugod'ya Chelyabinskoy oblasti [Water birds and wetlands of Chelyabinsk region]. Chelyabinsk: Book Publ.; 2002. 140 p. In Russian
19. Tarasov VV, Gashek VA, Ryabitsev AV, Grachev SV. K faune ptic lesostepnoy zony Chelyabinskoy oblasti [On the avifauna of the forest steppe zone of the Chelyabinsk region]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2018;2:106-112. doi: 10.24411/2411-0051-2018-10216 In Russian, English Summary
20. Ryabitsev VK. Ptitsy Urala, Priural'ya i Zapadnoy Sibiri [Birds of the Urals, Cisurals and Western Siberia: Handbook]. Yekaterinburg: Ural University Publishing House; 2008. 634 p. In Russian

21. Nazin AS. K avifaune Shalkaro-Zhetykol'skogo ozernogo rayona [Towards the avifauna of the Shalkar-Zhetykol lake district]. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2019;1:142-144. doi: 10.24411/2411-0051-2019-10113 In Russian, English Summary

Received 27 November 2018; Revised 07 May 2019;

Accepted 29 May 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Tarasov Vladimir V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of the Ecology of Birds and Terrestrial Invertebrates, Institute of Plant and Animal Ecology of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

E-mail: grouse@bk.ru

Ryabitsev Artur V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Arctic Research Station, Institute of Plant and Animal Ecology of the Russian Academy of Sciences, 21 Zelenaya Gorka Str., Labytnangi 629400, Ymalo-Nenets Autonomous Okrug, Russian Federation.

E-mail: hanavei@salekhard.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.45

doi: 10.17223/19988591/46/8

Л.Г. Никонова^{1,2}, И.Н. Курганова¹, В.О. Лопес де Гереню¹,
В.А. Жмурин¹, Е.А. Головацкая²

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
г. Пушкино, Россия

²Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия

Влияние абиотических факторов на разложение опада растений-торфообразователей в инкубационном эксперименте

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ПНЦБИ РАН
(№ гос. регистрации АААА-А18-118013190177-9) при поддержке Российского
фонда фундаментальных исследований (проект № 17-34-50041).

Представлены результаты инкубационного эксперимента по влиянию абиотических факторов (температуры (2, 12, 22°C) и влажности (30, 60 и 90% полной влагоемкости, ПВ)) на скорость разложения растительного опада основных растений-торфообразователей болотных экосистем южно-таежной подзоны Западной Сибири (*Sphagnum fuscum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*) на начальных этапах разложения (3 мес). Показано, что на динамику и интенсивность выделения $C(CO_2)$ в процессе эксперимента заметное влияние оказывают все изучаемые факторы: температура, влажность и вид растительного опада. Во всех растительных образцах на начальных этапах разложения наблюдали усиленное выделение $C(CO_2)$, вызванное всплеском активности микроорганизмов-деструкторов и наличием легкодоступных соединений в составе опада. Увеличение скорости разложения сначала фиксировали при 22°C и спустя 1–2 недели – при 2°C. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа показали, что по силе влияния на общие потери $C(CO_2)$ в процессе разложения растений-торфообразователей в рамках заданных диапазонов температуры и влажности изучаемые факторы можно расположить в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность. Температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне 2–12°C варьировал от 0,97 до 1,53 и составлял 1,05–2,18 в температурном интервале 12–22°C. При повышении температуры для всех образцов наблюдали значимое увеличение константы разложения. Полученные результаты имеют значение для моделирования и прогнозирования скорости трансформации органического вещества торфа при изменении климатических условий.

Ключевые слова: *Sphagnum fuscum*; *Chamaedaphne calyculata*; *Eriophorum vaginatum*; гидротермические условия; выделение CO_2 ; константа разложения; температурная чувствительность.

Введение

На территории Западной Сибири сосредоточены крупнейшие запасы торфа, составляющие приблизительно 22 млрд т [1]. Основная масса углерода (С), связанного в органическом веществе (ОВ) торфа и растительного опада, высвобождается в виде CO_2 в процессе разложения в результате жизнедеятельности гетеротрофных микроорганизмов. Растительный опад подвергается первичной деструкции микроорганизмами, активность которых в значительной степени определяется гидротермическим режимом торфяной залежи [2–4]. Увеличение температуры, как правило, усиливает микробиологическую активность и тем самым может ускорить процесс разложения [5, 6]. Понижение уровня болотных вод приводит к уменьшению влажности верхних слоев торфяной залежи, что также способствует ускорению процесса разложения торфа, в то время как при высоких уровнях болотных вод наблюдается угнетение аэробного микробного сообщества, за счет чего роль температуры заметно снижается [7]. Согласно исследованиям [3, 8, 9], наиболее интенсивно процессы разложения ОВ протекают на первых этапах деструкции, при этом на краткосрочные данные значительное влияние оказывают колебания влажности и температуры [10, 11]. Однако наряду с влиянием абиотических факторов, таких как температура и влажность, скорость деструкции растительных остатков в торфяной залежи в значительной степени определяется индивидуальными особенностями химического состава опада растений-торфообразователей [3, 4, 12–14]. Особый интерес вызывает неаддитивный эффект, проявляющийся при смешивании опада разных видов растений [15, 16]. В нативных условиях все перечисленные факторы оказывают сопряженное влияние на скорость разложения опада, и выявить вклад каждого из них в процессы трансформации ОВ возможно лишь в условиях модельного эксперимента при заданных и контролируемых внешних условиях.

Цель исследования – количественная оценка влияния абиотических факторов (температуры и влажности) на скорость разложения опада основных растений-торфообразователей олиготрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири в условиях модельного эксперимента.

Материалы и методика исследования

Характеристика растительных образцов. Динамику скорости разложения ОВ определяли на примере опада основных растений-торфообразователей, характерных для сосново-кустарничково-сфагновых фитоценозов олиготрофных болот: листья кустарничка *Chamaedaphne calyculata* Moench. – мирт болотный, или кассандра (семейство *Ericaceae* Juss. – Вересковые), ветошь травянистого растения *Eriophorum vaginatum* L. – пушица влагалищная (семейство *Cyperaceae* Juss. – Осоковые) и очес сфагнового

мха *Sphagnum fuscum* Klinggr. – сфагнум бурый (семейство *Sphagnaceae* Martynov – Сфагновые). Растительный опад собирали в сентябре 2017 г. на территории стационара «Васюганье» (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск) на олиготрофном болоте «Бакчарское» (Бакчарский район, Томская область, 56°58'N, 82°36'E). Кроме опада отдельных видов растений, готовили смешанный образец из *S. fuscum* (60%) и *Ch. calyculata* (40%). Долю опада каждого вида рассчитывали в соответствии с вкладом вида в суммарный опад сосново-кустарничково-сфагнового фитоценоза на территории болота «Бакчарское». Собранный опад растений в лабораторных условиях высушивали до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре.

В исходных растительных образцах определяли зольность [17], величину рН в водной и солевой (1М KCl) вытяжках (при соотношении опад : раствор = 1:25) [18], гигроскопическую влажность и величину полной влагоемкости (ПВ, %), соответствующую влажности, при которой происходило полное насыщение образца водой, с последующим оттоком гравитационной влаги [19, 20]. Для каждого образца рассчитывали абсолютно сухую массу, которую использовали при дальнейшем определении скорости разложения. В растительных образцах также определяли содержание углерода (C) и азота (N) на автоматическом CHNS-анализаторе Leco (LECO Corporation, США). Содержание спирторастворимых соединений (Eth-Ext, включающих ароматические и алифатические углеводы, терпены, карбоновые кислоты, смолы и жирные кислоты, эфирные масла, жиры, фитостерины), целлюлозы (Cel), лигнина и лигниноподобных веществ (Lig) оценивали гравиметрическим методом (J. Klasson, K. Kurschner) [21, 22] на базе аналитической лаборатории (Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск) [23]. Лигнин и биогенетически родственные ему лигнаны и флавоноиды определяли после удаления битуминозных веществ и обработки 72% серной кислотой. Целлюлозу экстрагировали смесью концентрированной азотной кислоты и этанола (объемное соотношение 1:4). Биохимические анализы, определение зольности и величины рН проведены без аналитических повторностей: полученные значения сопоставимы с данными, полученными ранее для исследуемых образцов опада [4, 24, 25].

Описание эксперимента. Определение влияния абиотических факторов на скорость разложения органического вещества в лабораторных условиях проводят для почвенных субстратов [26, 27]. Основываясь на данных работах, в условиях инкубационного эксперимента проведено исследование влияния температуры и влажности на скорость разложения опада растительноторфообразователей. Для этого навески растительного материала (1–3 г воздушно-сухой массы) помещали в стеклянные флаконы объемом 110 мл и увлажняли до состояния, соответствующего 30, 60 и 90% их полной влагоемкости (или водоудерживающей способности). Для увлажнения использовали болотную воду, которая содержит нативную микрофлору, характер-

ную для того места, где произрастали растения. Флаконы с растительным опадом выдерживали 7 дней при комнатной температуре (предынкубация) [28, 29], а затем помещали в термостаты для последующего непрерывного инкубирования в течение 3 мес при температурах: 2, 12 и 22°C. Во время эксперимента влажность растительного материала поддерживали на заданном уровне путем добавления болотной воды в количестве, необходимом для поддержания постоянной массы исходных навесок. Опыт проведен в 3-кратной повторности.

Определение скорости выделения CO_2 , или интенсивности разложения (decomposition rate, $DecR$) опада растений-торфообразователей, проводили регулярно: 3–5 раз в неделю в течение 1-го месяца эксперимента и 2 раза в неделю все последующее время. В день проведения замера флаконы извлекали из термостата, проветривали в течение 10 мин в токе воздуха, герметично закрывали резиновыми крышками и опять помещали в термостат. Спустя 3–4 ч проводили определение концентрации CO_2 с помощью точного инфракрасного газоанализатора LI-820 (Li-COR Biosciences, США). Между замерами флаконы закрывали полиэтиленовыми пленками, которые пропускали воздух, но существенно сдерживали испарение влаги.

Для расчета $DecR$ (мкг С/г образца/ч) использовали формулу [30, 31]:

$$DecR = \frac{dC \times M(C) \times V_f \times 10}{m \times V_m \times t}, \quad (1)$$

где dC – показания прибора с учетом нулевого значения, объемные %; $M(C)$ – молярная масса углерода, 12 г/моль; V_f – объем флакона, мл; m – масса абсолютно сухого образца, г; V_m – молярный объем газа, 22,4 л/моль; t – время инкубации, ч; 10 – переводной коэффициент.

Влияние температурного фактора оценивали с помощью температурного коэффициента Q_{10} , показывающего, как изменяется интенсивность разложения образца при изменении температуры на 10°C, используя формулу [32]

$$Q_{10} = \left(\frac{DecR_2}{DecR_1} \right)^{\left[\frac{10}{(T_2 - T_1)} \right]}, \quad (2)$$

где $DecR_2$ и $DecR_1$ – средние скорости биогенного разложения при температурах T_2 (более высокая температура) и T_1 (более низкая температура).

Величину температурного коэффициента Q_{10} в нашем эксперименте определяли для двух температурных интервалов: 2–12 и 12–22°C.

Константу скорости разложения растительного опада определяли на основе экспоненциальной регрессионной модели, используя кумулятивные кривые потерь углерода (С) в форме CO_2 за все время эксперимента [33]:

$$C_{cum} = C_o \times (1 - e^{(-k \times T)}) , \quad (3)$$

где $C_{\text{сум}}$ – суммарные потери $C(CO_2)$ в результате разложения растений-торфообразователей (мг C/g субстрата); C_o – исходное содержание общего углерода в образце (мг C/g субстрата); T – время инкубации, сут; k – константа разложения, сут^{-1} .

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с использованием пакета программ Microsoft Office Excel 2007 и StatSoft STATISTICA 6.0. Количественная оценка влияния температуры (T), влажности (W) и вида субстрата (P) на величину $C_{\text{сум}}$ (суммарные потери $C(CO_2)$ за время всего эксперимента) проведена при помощи двух- и трехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Все статистические анализы выполнены при уровне значимости $\alpha = 0,05$. На рисунках и в таблицах данные представлены в виде средней арифметической величины со стандартной ошибкой ($m \pm SE$).

Результаты исследования и обсуждение

Наиболее активные процессы деструкции органического вещества растительного опада происходят на начальных этапах трансформации. В зависимости от химического состава растений и гидротермических условий трансформация ОВ протекает с разной интенсивностью. Для выявления особенностей химического состава исследуемых растений-торфообразователей проведен анализ физико-химических показателей растительного опада, согласно результатам которого, свойства и состав изучаемых образцов заметно отличались (табл. 1, 2). Так, для образца *S. fuscum* получены самые низкие значения рН и зольности, но вместе с тем и самые высокие показатели гигроскопической влажности и полной влагоемкости (см. табл. 1). Также в этих образцах выявлено самое низкое содержание C , N и целлюлозы, при наиболее высокой обогащенности лигниноподобными и спирторастворимыми веществами (см. табл. 2). Величины отношений C/N и Lig/N для образца *S. fuscum* оказались наиболее широкими. Среди всех исследуемых образцов листья *Ch. calyculata* характеризовались наиболее высоким содержанием C и N и наиболее узким отношением C/N и Lig/N . По многим анализируемым параметрам образец *E. vaginatum* занимал промежуточное положение между образцами *S. fuscum* и *Ch. calyculata*, но вместе с тем он характеризовался самым высоким содержанием целлюлозы.

Для жизнедеятельности микроорганизмов-деструкторов кислая среда является неблагоприятным фактором [34], что может существенно тормозить процесс разложения органического вещества. Также более медленная минерализация, по мнению многих авторов, характерна для субстратов с широким соотношением C/N и Lig/N [35, 36]. Можно предположить, что наиболее благоприятными для разложения свойствами обладает опад *Ch. calyculata*, а *S. fuscum* будет отличать наиболее высокая устойчивость к разложению.

Таблица 1 [Table 1]

Некоторые свойства опада растений-торфообразователей
[Some properties of the litter of peat-forming plants]

Показатель [Parameter] Растение [Plant]	Золь- ность [Ash], %	pH		Гигроскопиче- ская влажность [Hygroscopic moisture], %	Полная влагоемкость [Water holding capacity], %
		1M KCl	H ₂ O		
<i>Sphagnum fuscum</i>	0,74	2,5	3,4	13,7	2541±241
<i>Eriophorum vaginatum</i>	2,25	4,3	4,8	3,9	178±3
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2,23	4,5	4,9	7,6	244±1
Смешанный образец [Mixed sample]	1,53	3,7	3,0	9,3	1203±55

Примечание. * – данные полной влагоемкости представлены в виде средней арифметической величины со стандартной ошибкой.

[Note. *Water holding capacity data are shown as the arithmetic mean and the standard error for each sample].

Таблица 2 [Table 2]

Биохимический состав опада растений-торфообразователей
[Biochemical composition of the litter of peat-forming plants], %

Содержание [Content] Растение [Plant]	C, %	N, %	C/N	Eth- Ext, %	Cel, %	Lig, %	Lig/N
<i>Sphagnum fuscum</i>	44,0±0,6	0,37±0,01	118±1	3,9	25,3	12,2	32
<i>Eriophorum vaginatum</i>	45,4±0,4	0,93±0,01	49 ±0,1	11,3	35,3	20,3	22
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	51,8±1,1	1,15±0,03	45±1	33,4	12,1	28,5	24
Смешанный образец [Mixed sample]	46,2±0,7	0,66±0,01	70±0	19,2	19,2	20,8	32

Примечание. Eth-Ext – спирторастворимые соединения (ароматические и алифатические углеводы, терпены, карбоновые кислоты, смолы и жирные кислоты, эфирные масла, жиры, фитостерины); Cel – целлюлоза; Lig – лигнин и лигниноподобные вещества (m±SE).

[Note. Eth-Ext - Alcohol-soluble compounds (aromatic and aliphatic carbohydrates, terpenes, carboxylic acids, resins, fatty acids, essential oils, fats, phytosterols); Cel - Cellulose; Lig - Lignin and lignin-like substances (m±SE)].

На динамику и интенсивность выделения $C(CO_2)$ в процессе эксперимента заметное влияние оказывали все три изучаемых фактора: температура, влажность и вид растительного образца (рис. 1–3). Динамика выделения $C(CO_2)$ из образца *S. fuscum* демонстрировала наибольшее сходство со смешанным образцом, который на 60% состоял из остатков сфагнового мха. Разница заключалась в интенсивности разложения, которая в первые 1,5 мес эксперимента для опада *S. fuscum* в 2–3 раза ниже, чем для смешанного образца. Эту закономерность наблюдали практически при всех исследуемых температурах и уровнях влажности. Период наиболее активного разложения опада *S. fuscum* существенно короче, чем для всех других образцов, и не превышает

5 дней. Такой характер разложения *S. fuscum* объясняется особенностями его химического состава – самым высоким содержанием спирторастворимых веществ и самым широким соотношением C/N и Lig/N (см. табл. 1, 2).

Кривые, описывающие динамику величины DecR для образца *E. vaginatum*, за время всего эксперимента идентичны при всех заданных температурах и уровнях влажности. Самую высокую скорость разложения опада *E. vaginatum* наблюдали в первые дни эксперимента. Чем выше температура и влажность, тем интенсивнее начальный всплеск выделения $C(CO_2)$, наблюдаемый в процессе разложения опада *E. vaginatum*. При 22°C интенсивность выделения $C(CO_2)$ достигала, в зависимости от влажности, 150–200 мкг C/г/ч, а при 12 и 2°C максимальная скорость выделения $C(CO_2)$ не превышала 55–85 мкг C/г/ч. Период, в течение которого наблюдали самые высокие скорости разложения опада *E. vaginatum*, составлял 1–5 дней при температуре 22°C, при более низких температурах инкубирования длительность этого периода увеличивалась до 25–30 дней. Чем ниже была влажность инкубируемых образцов, тем более длительным оказывался период интенсивных потерь $C(CO_2)$. Спустя 30–35 дней после начала эксперимента наблюдали выход интенсивности выделения $C(CO_2)$ из образца *E. vaginatum* на стационарный уровень с дальнейшим постепенным и медленным снижением величины DecR до значений, не превышающих 5–25 мкг C/г/ч к концу 3-го месяца эксперимента.

Разложение опада *Ch. calyculata* в наибольшей степени зависело от температуры и влажности инкубирования. При температуре 22°C и уровнях влажности 60 и 90% ПВ, величина DecR достигала максимальных значений (50–150 мкг C/г/ч) в течение первых 2 нед эксперимента.

Снижение температуры и влажности вызывало не только закономерное уменьшение максимальных значений DecR до 25–40 мкг C/г/ч, но и увеличение продолжительности периода с высокой скоростью разложения и его смещение на более поздние сроки (см. рис. 2, 3). Выход интенсивности выделения $C(CO_2)$ на стационарный уровень (10–20 мкг C/г/час) для опада *Ch. calyculata* наблюдали только при 22°C и влажности 60 и 90% от ПВ (см. рис. 1).

Таким образом, на начальных этапах разложения наблюдали усиленное выделение $C(CO_2)$ из всех растительных образцов, вероятно, вызванное всплеском активности микроорганизмов-деструкторов, которое сначала фиксировали при 22°C и только спустя 1–2 нед – при 2°C. При этом снижение активности разложения опада при 2°C происходило намного медленнее, чем при 22°C. Так, например, у опада *E. vaginatum* при 22°C максимальные значения DecR фиксировали через сутки, а при 2°C – только на 7-е сут после начала эксперимента. Динамика разложения смешанного образца примечательна тем, что максимальная величина DecR превышала соответствующие показатели для опада *S. fuscum* и *Ch. calyculata*. Как правило, при одних и тех же температурах максимальные значения DecR наблюдали при высоких уровнях влажности (60 и 90% ПВ).

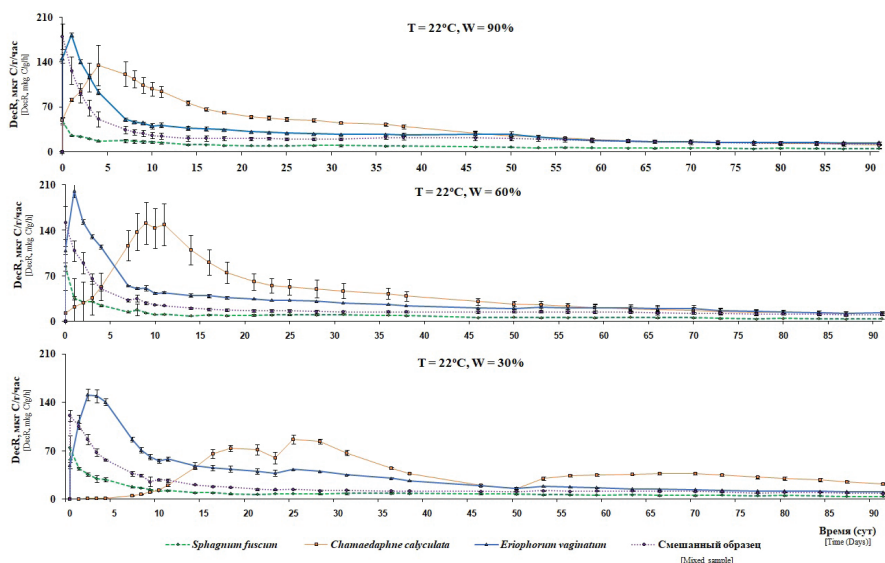


Рис. 1. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре 22°C и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)

[Fig. 1. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of 22°C and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, mg/g/h ($m \pm SE$)]

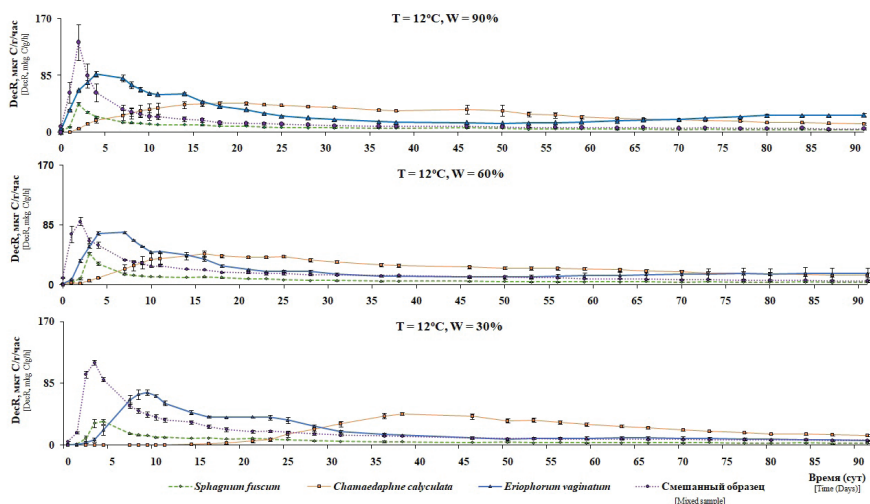


Рис. 2. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре 12°C и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)

[Fig. 2. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of 12°C and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, mg/g/h ($m \pm SE$)]

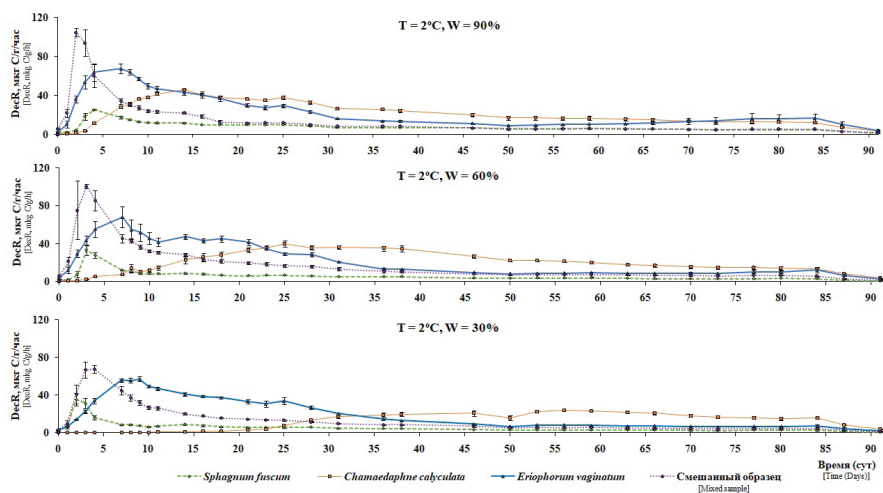


Рис. 3. Динамика скорости выделения $C(CO_2)$ из различных видов растительного опада при температуре $2^\circ C$ и разных уровнях влажности (W): 30, 60 и 90% их полной влагоемкости ($m \pm SE$)
[Fig. 3. Dynamics of $C(CO_2)$ emission rate from various types of plant litter at a temperature of $2^\circ C$ and different moisture levels (W): 30, 60 and 90% of their water holding capacity. On the X-axis - Incubation time, days; on the Y-axis - $C(CO_2)$ emission rate, $mkmg/g/h$ ($m \pm SE$)]

Высокие скорости разложения растительных образцов на начальном этапе эксперимента объясняются, по-видимому, тем, что в свежем растительном опаде содержится большое количество водорастворимых и легкогидролизуемых веществ, которые потребляются микроорганизмами-деструкторами в первую очередь [14]. В ходе последующего разложения содержание легкодоступных компонентов углеводного и полипептидного комплексов снижается и соответственно уменьшаются потери органического вещества [12, 37–39]. Таким образом, ключевую роль в динамике разложения растений-торфообразователей играет их химический состав, который и определяет, как характер разложения, так и величину максимальных значений DecR.

Максимальные общие потери $C(CO_2)$ из растительных образцов за 3 мес (C_{cum}) эксперимента наблюдали в образцах *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*. Величина C_{cum} в зависимости от температуры инкубации изменялась от 67 до 93 мг C/г при температуре $22^\circ C$ до 29–46 мг C/г при температуре $2^\circ C$ (рис. 4, A–C).

Снижение температуры и влажности, при которых проводили инкубацию растительных образцов, как правило, вызывало уменьшение общих потерь $C(CO_2)$ в процессе разложения. Наиболее заметно (в 1,5 раза) уменьшилась величина C_{cum} в образцах *Ch. calyculata* при снижении температуры с 22 до $2^\circ C$ (см. рис. 4, C). Образцы *S. fuscum* ожидаемо демонстрировали самую высокую устойчивость к разложению: потери $C(CO_2)$ при $22^\circ C$ практически не зависели от влажности, составляя 19–20 мг C/г (см. рис. 4, A). Наиболее значительное снижение суммарного выделения $C(CO_2)$ из образца *S. fuscum*

наблюдали при температуре 2°C (см. рис. 4, C). Величина C_{cum} для смешанного образца принимала промежуточное значение между потерями $C(\text{CO}_2)$, полученными для его отдельных компонент (*S. fuscum* и *Ch. calyculata*), и, как правило, уменьшалась при более низких температурах (см. рис. 4, A–C). Уменьшение влажности образцов при разных температурах разнонаправленно влияло на величину потерь $C(\text{CO}_2)$: при 22°C происходило снижение величины C_{cum} , а при 12°C – ее повышение (см. рис. 4, A, B).

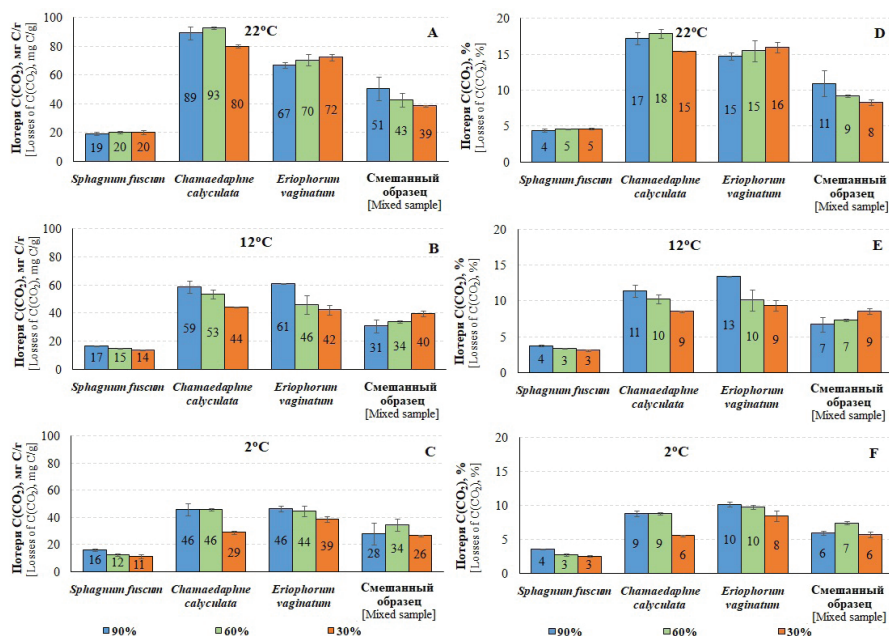


Рис. 4. Суммарные потери $C(\text{CO}_2)$ из различных видов растительного опада при температурах (2, 12, 22°C) и разных уровнях влажности (30, 60 и 90% их полной влагоемкости): A, B, C – мг C/г растительного опада; D, E, F – % от исходного количества C в образце ($m \pm SE$)

[Fig. 4. Total losses of $C(\text{CO}_2)$ from different types of plant litter at temperatures (2, 12, 22°C) and different moisture levels (30, 60 and 90% of their water holding capacity): A, B, C - mg C/g of plant litter; D, E, F - % of the initial amount of C in the sample. On the X-axis - Total losses of C; on the Y-axis - Plant samples ($m \pm SE$)]

Количество $C(\text{CO}_2)$, выделившееся за 3 мес эксперимента, оценивали также как долю (в %) по отношению к исходному количеству C в растительных образцах (рис. 4, D–F). За 3 мес эксперимента в зависимости от температуры и увлажнения образцы *S. fuscum* потеряли всего 3–5% исходного количества C, смешанный образец чуть больше – 6–11%, а потери $C(\text{CO}_2)$ из опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum* составили от 6 до 18% исходного содержания углерода. Полученные нами данные согласуются с результатами натурного эксперимента по разложению растительного опада [24], согласно которому за 1 год эксперимента в зависимости от условий увлажнения об-

разцы *S. fuscum* теряли меньшее количество углерода в отличие от опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*.

В результате 3-факторного дисперсионного анализа выявлено, что все изучаемые факторы (вид растительного опада, температура и влажность) оказывали значимое влияние на вариабельность величины C_{cum} за 3 мес эксперимента (табл. 3). Вместе с тем основное влияние на количество общих потерь $C(\text{CO}_2)$ оказывал вид опада, объясняя 61% общей дисперсии величины C_{cum} . На долю температуры и влажности приходилось 31 и 2% объясненной дисперсии соответственно. Значимое, но довольно слабое влияние на величину общих потерь $C(\text{CO}_2)$ из растительных образцов оказывали и различные сочетания изучаемых факторов, за исключением совместного влияния температуры и влажности (см. табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Доля дисперсии (p, %), объясненной влиянием вида растительного опада (P), температуры (T), влажности (W) и их сочетаниями на величину общих потерь $C(\text{CO}_2)$ за 3 мес эксперимента
[The dispersion percentage (p, %), explained by the influence of the type of plant litter (P), temperature (T), moisture level (W) and their combinations on the total loss of $C(\text{CO}_2)$ for 3 months of the experiment]

Фактор [Factor]	p, %	F	p
P	61,0	450	< 0,0001
T	31,2	230	< 0,0001
W	2,1	15	< 0,0001
P*T	4,3	32	< 0,0001
P*W	0,6	4	0,001
T*W	0,3	2	0,129
P*T*W	0,4	3	0,001
UV	0,1		

Примечание. UV – необъясненная дисперсия; жирным шрифтом показано значимое влияние факторов ($p < 0,05$).

[Note. UV - an unexplained variance; the significant influence of factors is in bold ($p < 0.05$)]

Результаты 2-факторного дисперсионного анализа, проведенные для каждого из растительных образцов индивидуально, показали, что основное влияние на величину общих потерь $C(\text{CO}_2)$ из образцов изучаемых видов опада оказывала температура, которая объясняет 75–90% дисперсии C_{cum} . Влияние влажности оказалось значимым для всех изучаемых видов растений, кроме смешанного образца, хотя доля объясненной дисперсии за счет изменения этого фактора не превышает 9% (табл. 4). Сопряженное влияние температуры и влажности не оказывало достоверного влияния на величину общих потерь $C(\text{CO}_2)$ из отдельных видов растительных образцов.

Таким образом, по силе влияния на общие потери $C(\text{CO}_2)$ в процессе разложения опада основных видов растений-торфообразователей в рамках заданных диапазонов температуры и влажности изучаемые факторы можно

расположить в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность.

Таблица 4 [Table4]

Доля дисперсии (p, %), объясненной влиянием температуры (T), влажности (W) и их сочетанием (T*W) на общие потери C(CO₂) из различных видов растений-торфообразователей
[The dispersion percentage (p, %), explained by the influence of temperature (T), moisture level (W) and their combination (T*W) on the total loss of C (CO₂) from various peat-forming plants]

Фактор [Factor]	<i>Sphagnum fuscum</i>		<i>Chamaedaphne calyculata</i>		<i>Eriophorum vaginatum</i>		Смешанный образец [Mixed sample]	
	p, %	p	p, %	p	p, %	p	p, %	p
T	86,1	< 0,0001	90,3	< 0,0001	86,7	< 0,0001	74,7	0,001
W	7,8	0,006	9,0	< 0,0001	5,6	0,048	1,9	0,753
T*W	4,9	0,014	0,4	0,31	6,2	0,017	16,8	0,074
UV	1,2		0,3		1,5		6,6	

Примечание. UV – необъясненная дисперсия; полужирным шрифтом выделено статистически значимое влияние факторов (p<0,05).

[Note. UV - an unexplained variance; the significant influence of factors is in bold (p <0.05)].

Кумулятивные кривые потерь C(CO₂) из растительных образцов за 3 мес эксперимента аппроксимировались при помощи экспоненциальной регрессионной модели [уравнение (3)], что позволило оценить константы скорости разложения растительных образцов за этот период при различных сочетаниях температуры и влажности (рис. 5).

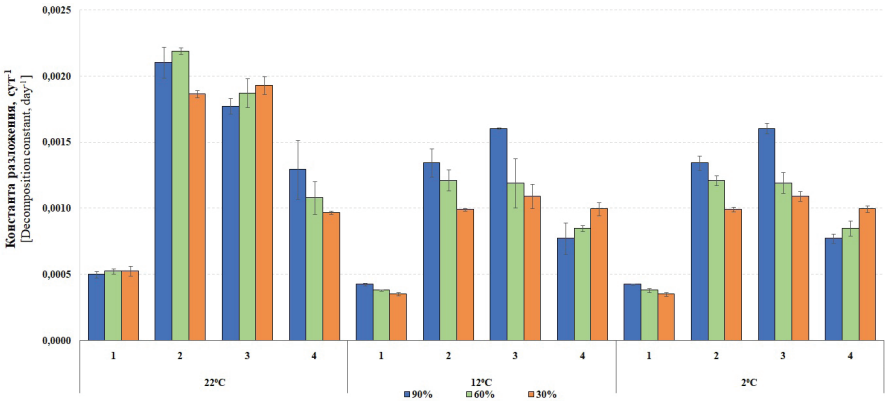


Рис. 5. Константы разложения (k, сут⁻¹) основных растений-торфообразователей при различном сочетании абиотических факторов
[Fig. 5. The decomposition constant (k, day⁻¹) of the main peat-forming plants under different combinations of abiotic factors]: 1 – *Sphagnum fuscum*, 2 – *Chamaedaphne calyculata*, 3 – *Eriophorum vaginatum*, 4 – Смешанный образец [Mixed sample] (m±SE)

Минимальные значения константы разложения ($k = 0,0003\text{--}0,0004 \text{ сут}^{-1}$) характерны для опада *S. fuscum* при температуре 12 и 2°C, что хорошо согласуется с незначительными общими потерями $C(CO_2)$ за время эксперимента. Опад *E. vaginatum* и *Ch. calyculata* при всех температурах характеризовался близкими и самыми высокими среди исследуемых видов величинами константы разложения ($k > 0,001 \text{ сут}^{-1}$; см. рис. 5). Для всех видов опада при повышении температуры от 12 до 22°C наблюдали заметное увеличение константы разложения, в то время как значения k практически не изменялись в интервале температур 2–12°C. Характер зависимости величины k от влажности определялся как видом растительного опада, так и температурой, при которой проводили эксперимент. Так, при 12 и 2°C для опада *E. vaginatum* и *Ch. calyculata* наблюдали отчетливую тенденцию снижения константы разложения с уменьшением влажности. Однако для смешанного образца при тех же температурах выявлена прямо противоположная зависимость величины k от влажности.

В исследованиях по разложению тех же видов растений в слое торфа в условиях натурального эксперимента выявлены близкие константы скорости разложения для опада *S. fuscum* и *E. vaginatum* на Тимирязевском болоте Томской области [24]. В экспериментах по разложению растительных образцов в торфе болота Кукушкино (окрестности г. Ханты-Мансийск) максимальная скорость разложения отмечалась на начальных этапах деструкции, затем скорость разложения растительных образцов заметно снижалась, и уменьшался диапазон, в пределах которого варьировала константа разложения [40]. В работе А.А. Ларионовой с соавт. [36] константа скорости разложения листовного опада, определенная в длительном модельном эксперименте, увеличивалась с ростом температуры, однако увеличение влажности приводило, как правило, к уменьшению значений k , что наиболее заметно проявлялось при самой высокой температуре – 22°C.

На начальных стадиях разложения растительного опада микрофлора, как правило, не испытывает недостатка в элементах минерального питания благодаря наличию достаточного количества легкоразлагаемых органических веществ, и поэтому скорость минерализации может не всегда отчетливо зависеть от температуры. Так, в соответствии с проведенными расчетами, температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне 2–12°C варьировал от 0,97 до 1,53 и составлял 1,05–2,18 в температурном интервале 12–22°C (рис. 6), что чуть ниже типичных величин константы Вант-Гоффа, характерных для химических реакций: $Q_{10} = 2\text{--}3$. Самые высокие значения Q_{10} характерны в обоих температурных диапазонах для опада *Ch. calyculata* и *E. vaginatum*. При $W=30\%$ увеличение температуры с 2 до 12°C оказывало менее заметное влияние на среднюю скорость разложения растительного опада исследуемых видов, чем подъем температуры с 12 до 22°C, за исключением смешанного образца. В литературе имеются указания на то, что величина

Q_{10} для скорости разложения органического вещества почвы и некоторых растительных субстратов, как правило, уменьшается с ростом температуры и возрастает при разложении устойчивых органических соединений [36, 41, 42]. В нашем эксперименте уменьшение величины Q_{10} с ростом температуры не обнаружено, и Q_{10} , рассчитанный в интервале 12–22°C, выше, чем в низкотемпературном диапазоне 2–12°C, что, по-видимому, можно объяснить различиями в составе исследуемых органических субстратов. Вместе с тем температурные коэффициенты, рассчитанные для скорости разложения субстрата на основе коры осины [30], также выше в интервале 12–22°C, чем 2–12°C, и оказались близки по величине к значениям Q_{10} , полученным в настоящем исследовании.

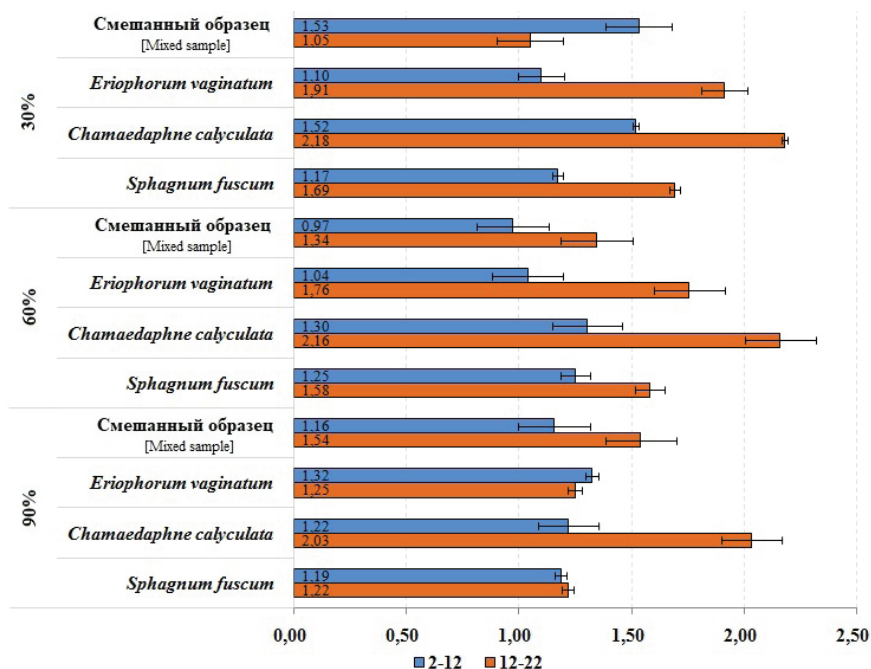


Рис. 6. Температурный коэффициент Q_{10} для средней скорости разложения различных видов растительного опада в различных температурных интервалах 2–12 и 12–22°C в зависимости от влажности ($W=30, 60$ и 90% их полной влагоемкости) ($m \pm SE$) [Fig. 6. Q_{10} temperature coefficient for the average decomposition rate of various types of plant litter in different temperature ranges of 2–12 and 12–22°C N ($W = 30, 60$ and 90% of their water holding capacity) ($m \pm SE$). On the X-axis - Q_{10} values; on the Y-axis - Plant samples]

Температурная чувствительность органических субстратов в процессе длительной инкубации (от 12 мес), как правило, уменьшается, демонстрируя самые высокие значения величины Q_{10} в первый месяц эксперимента [30, 36]. На поздних стадиях разложения в связи с возникновением адап-

тации сообщества микроорганизмов-деструкторов к гидротермическим условиям продолжительной инкубации температурная чувствительность скорости разложения, как правило, ослабевает. Так, на примере длительной инкубации листовенного опада показано, что скорость разложения органического вещества более чувствительна к изменениям температуры и влажности в первые месяцы разложения [36, 43, 44], тогда как в дальнейшем в длительных экспериментах скорость разложения органических материалов слабо коррелирует с температурой [33, 45].

Выводы

1. Температура, влажность и вид растительного опада оказывают значимое влияние на динамику и интенсивность выделения $C(CO_2)$ в процессе инкубационного эксперимента. На начальных стадиях разложения в растительных образцах, состоящих из *S. fuscum*, *Ch. calyculata*, *E. vaginatum*, происходит усиленное выделение $C(CO_2)$, которое при 22°C регистрируется в течение первых дней эксперимента, а при 2°C наступает только через 1–2 недели. При этом снижение скорости разложения растительных остатков при 22°C происходит значительно быстрее, чем при 2°C.

2. Минимальная величина константы разложения характерна для опада *S. fuscum*. При повышении температуры для всех видов растительного опада наблюдается увеличение константы разложения, в то время как влияние влажности на величину константы разложения исследуемых растений-торфообразователей неоднозначно и в зависимости от температуры и вида растительного опада может оказывать разнонаправленный эффект.

3. В рамках заданных диапазонов температуры и влажности в процессе разложения опада основных видов растений-торфообразователей изучаемые факторы по силе влияния на общие потери $C(CO_2)$ располагаются в следующем порядке: вид растительного опада > температура > влажность.

4. Температурный коэффициент Q_{10} в зависимости от вида растительного опада и его влажности в низкотемпературном диапазоне 2–12°C варьирует от 0,97 до 1,53, а в температурном интервале 12–22°C он незначительно выше и составляет 1,05–2,18.

Литература

1. Инишева Л.И. Торфяные ресурсы и их характеристика // Болота Западной Сибири – их роль в биосфере / под ред. А.А. Земцова. Томск : ТГУ, СибНИИТ, 2000. 2-е изд. 72 с.
2. Guo X., Lu X., Tong S., Dai G. Influence of environment and substrate quality on the decomposition of wetland plant root in the Sanjiang Plain, Northeast China // Journal of Environmental Sciences. 2008. № 20. PP. 1445–1452. doi: [10.1016/S1001-0742\(08\)62547-4](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62547-4)
3. Peltoniemi K., Strakova P., Fritze H., Irazoz P.A., Pennanen T. Laiho R. How water-level drawdown modified litter-decomposing fungal and actinobacterial communities in boreal peatlands // Soil Biology and Biochemistry. 2012. № 51. PP. 20–34. doi: [10.1016/j.soilbio.2012.04.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.013)

4. Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. Влияние уровня болотных вод на процессы трансформации сфагновых мхов в торфяной почве олиготрофных болот // Почвоведение. 2017. № 5. С. 606–613. doi: [10.7868/80032180X17030030](https://doi.org/10.7868/80032180X17030030)
5. Domisch T., Finér L., Laine J., Laiho R. Decomposition and nitrogen dynamics of litter in peat soils from two climatic regions under different temperature regimes // European Journal of Soil Biology. 2006. № 42. PP. 74–81. doi: [10.1016/j.ejsobi.2005.09.017](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.09.017)
6. Vanhala P., Karhu K., Tuomi M., Björklöf K., Fritze H., Liski J. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone // Soil Biology and Biochemistry. 2008. № 40. PP. 1758–1764. doi: [10.1016/j.soilbio.2008.02.021](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.021)
7. Hogg E.H., Lieffers V. J., Wein R.W. Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire // Ecological Applications. 1992. Vol. 2, № 3. PP. 298–306.
8. Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П., Вишнякова Е.К. Продукционно-деструкционные процессы в болотных экосистемах Васюганья // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2013. Т. 4, № 1. С. 1–9.
9. Вишнякова Е.К., Коронатова Н.Г., Михайлова Е.В. Трансформации соединений углерода и макроэлементов в торфяных залежах болот различной трофности // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2017. Т. 4, № 2. С. 137–140.
10. Коронатова Н.Г. Исследование разложения торфа в болотах методом инкубации сухих и влажных образцов // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2010. Т. 1, № 1. С. 77–84.
11. Filippova N.V., Glagolev M.V. Short-term standard litter decomposition across three different ecosystems in middle taiga zone of West Siberia // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2018. Vol. 138, № 1. 012004. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012004](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012004)
12. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деструкции торфа / под ред. И.Ю Чернова. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
13. Вишнякова Е.К., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. Динамика разложения растений на болотах Васюганья // Вестник ТГПУ. 2012. № 7. С. 88–93.
14. Dobrovol'skaya T.G., Golovchenko A.V., Zvyagintsev D.G. Analysis of ecological factors limiting the destruction of high-moor peat // Eurasian Soil Science. 2014. Vol. 47, № 3. PP. 182–193. doi: [10.1134/S106422931403003X](https://doi.org/10.1134/S106422931403003X)
15. Leroy F., Gogo S., Buttler A., Bragazza L., Laggoun-Defarge F. Litter decomposition in peatlands is promoted by mixed plants // Journal of soils and sediments. 2018. № 18(3). PP. 739–749. doi: [10.1007/s11368-017-1820-3](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1820-3)
16. Zhou G., Cao W., Bai J., Xu C., Zeng N., Gao S., Rees R. Non-additive responses of soil C and N to rice straw and hairy vetch (*Vicia villosa* Roth L.) mixtures in a paddy soil // Plant and Soil. 2019. Vol. 436, № 1. PP. 229–244. doi: [10.1007/s11104-018-03926-6](https://doi.org/10.1007/s11104-018-03926-6)
17. Дурьнина Е.П., Егоров В.С. Агрохимический анализ почв, растений, удобрений. М. : МГУ, 1998. 113 с.
18. Воробьева Л.А., Ладонин Д.В., Лопухина О.В., Рудакова Т.А., Кирюшин А.В. Химический анализ почв. Вопросы и ответы. М. : МГУ, 2012. 186 с.
19. Гиглёв В.Ю. Физика почв : учеб.-метод. пособие. Пермь : Изд-во Пермского ун-та, 2012. 37 с.
20. Кауричев И.С. Практикум по почвоведению. М. : Колос, 1980. 272 с.
21. Browning B.L., Methods of Wood Chemistry. New York ; London : Intersci. Publ.; 1967. Vol. 2. 498 p.
22. Dence C.W. The determination of lignin // Methods of Lignin Chemistry. Berlin : Springer-Verlag, 1992. PP. 33–61. doi: [10.1007/978-3-642-74065-7_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_3)

23. Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы : учеб. пособие для вузов. М. : Экология, 1991. 320 с.
24. Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 137–151.
25. Nikonova L.G., Golovatskaya E.A., Terechshenko N.N. Decomposition rate of peat-forming plants in the oligotrophic peatland at the first stages of destruction // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2018. Vol. 138, № 1. 012013. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012013](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012013)
26. Kätterer T., Reichstein M., Andren O. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models // Biology and Fertility of Soils. 1998. Vol. 27, № 3. PP. 258–262. doi: [10.1007/s003740050430](https://doi.org/10.1007/s003740050430)
27. Rovira P., Jorba M., Romanyà J. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils // Biology and Fertility of Soils. 2010. Vol. 46, № 4. PP. 355–369. doi: [10.1007/s00374-009-0437-0](https://doi.org/10.1007/s00374-009-0437-0)
28. Huang Y., Zou J., Zheng X., Wang Y., Xu X. Nitrous oxide emissions as influenced by amendment of plant residues with different C : N ratios // Soil Biology and Biochemistry. 2004. Vol. 36, № 6. PP. 973–981. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.02.009](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.009)
29. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Ryzhova I.M., Bocharnikova E.O., Stolnikova E.V. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast) // Eurasian Soil Science. 2009. Vol. 42, № 9. PP. 1029–1037. doi: [10.1134/S1064229309090105](https://doi.org/10.1134/S1064229309090105)
30. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Galibina N., Kapitsa E., Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // Geoderma. 2018. № 316. PP. 27–37. doi: [10.1016/j.geoderma.2017.12.014](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014)
31. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Gallardo Llancho J.F., Oehm C.T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates // Eurasian Soil Science. 2012. № 45 (1). PP. 68–79. doi: [10.1134/S1064229312010085](https://doi.org/10.1134/S1064229312010085)
32. Chen H., Dong S., Liu L., Ma C., Zhang T., Zhu X., Mo J. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest // PLoS One. 2013. № 8 (12). PP. 84–101. doi: [10.1371/journal.pone.0084101](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101)
33. Berg B. Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors // Soil Biol. Biochem. 2014. Vol. 78. PP. 222–232. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.08.005](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005)
34. Денисенков В.П. Основы болотоведения : учеб. пособие. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2000. 224 с.
35. Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л. : Наука, 1978. 172 с.
36. Ларионова А.А., Мальцева А.Н., Лопес де Гереню В.О., Квиткина А.К., Быховец С.С., Золотарева Б.Н., Кудеяров В.Н. Влияние температуры и влажности на минерализацию и гумификацию листового опада в модельном инкубационном эксперименте // Почвоведение. 2017. № 4. С. 438–448. doi: [10.7868/S0032180X17020083](https://doi.org/10.7868/S0032180X17020083)
37. Бамбалов Н.Н., Хоруужик А.В., Лукошко Е.С., Стригуцкий В.П. Превращение отмерших растений в болотных биогеоценозах // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот. М. : Наука, 1990. С. 53–63.
38. Fioretto A., Di Nardo C., Papa S., Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 2005. № 37. PP. 1083–1091. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.11.007](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.007)

39. Hajek T. Habitat and species controls on *Sphagnum* production and decomposition in a mountain bog // Boreal Environmental Research. 2009. № 14. PP. 947–958.
40. Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Паршина Е.К. Фитомасса, продукция и разложение растительных остатков в олиготрофных болотах средней тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2009. № 3. С. 63–69.
41. Fierer N., Craine J.M., McLauchlan K., Schimel J.P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition // Ecology. 2005. Vol. 86. PP. 320–326. doi: [10.1890/04-1254](https://doi.org/10.1890/04-1254)
42. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // Nature. 2006. Vol. 440. PP. 165–173. doi: [10.1038/nature04514](https://doi.org/10.1038/nature04514)
43. Preston C.M., Nault J.R., Trofymow J.A., Smyth C. Chemical changes during 6 years decomposition of litters in some Canadian forest sites // Ecosystems. 2009. Vol. 12. PP. 1053–1077. doi: [10.1007/s10021-009-9266-0](https://doi.org/10.1007/s10021-009-9266-0)
44. Prescott C. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils // Biogeochemistry. 2010. Vol. 101. PP. 133–149. doi: [10.1007/s10533-010-9439-0](https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0)
45. Трофимов С.Я., Ботнер П., Куту М.М. Разложение органического вещества органогенных горизонтов лесных почв в лабораторных условиях // Почвоведение. 1998. № 12. С. 1480–1488.

*Поступила в редакцию 01.05.2018 г.; повторно 08.02.2019 г. и 23.05.2019 г.;
принята 29.05.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.*

Авторский коллектив:

Никонова Лилия Гарифулловна – аспирант, м.н.с. лаборатории физики климатических систем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3); м.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

ORCID iD: [0000-0003-1759-5082](https://orcid.org/0000-0003-1759-5082)

E-mail: lili12358@mail.ru

Курганова Ирина Николаевна – д-р биол. наук, доцент, в.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская 2/2).

E-mail: ikurg@mail.ru

Лопес де Гереню Валентин Овидиович – канд. техн. наук, в.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

E-mail: vlopes@mail.ru

Жмурин Василий Анатольевич – аспирант, м.н.с. лаборатории почвенных циклов азота и углерода, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, 2/2).

E-mail: zhmurin.vasya@mail.ru

Головатская Евгения Александровна – д-р биол. наук, профессор РАН, директор, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: golovatskayaea@gmail.com

For citation: Nikonova LG, Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Zhmurin VA, Golovatskaya EA. Impact of abiotic factors on the decomposition of litter of peat-forming plants in the incubation experiment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2019;46:148-170. doi: [10.17223/19988591/46/8](https://doi.org/10.17223/19988591/46/8). In Russian, English Summary

Liliya G. Nikonova^{1,2}, Irina N. Kurganova¹, Valentin O. Lopes de Gerenyu¹,
Vasily A. Zhmurin¹, Evgeniya A. Golovatskaya²

¹Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation

²Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

Impact of abiotic factors on the decomposition of litter of peat-forming plants in the incubation experiment

In bog ecosystems, the decomposition rate of plant residues is largely determined by the combined effect of abiotic (temperature and moisture of peat) and biotic (properties of peat-forming plants) factors. Model experiments under well controlled external conditions are a good tool to determine the contribution of each factor to the decomposition process. The aim of the research was to quantify the effect of temperature (T) and moisture (W) of peat on the decomposition rate of the main peat-forming plant residues of the oligotrophic wetland in the southern taiga subzone of Western Siberia.

In a 3-month incubation experiment, we studied the initial stages of decomposition of 4 types of plant substrates at various temperatures ($T = 2, 12, 22^{\circ}\text{C}$) and contrasting moisture levels corresponding to 30, 60 and 90% of their water holding capacity (WHC). We collected plant residues of *Sphagnum fuscum* Klinggr., *Chamaedaphne calyculata* Moench., and *Eriophorum vaginatum* L. in the Bakcharskoe oligotrophic bog (Bakcharsky district, Tomsk region, $56^{\circ}58'\text{N}$, $82^{\circ}36'\text{E}$) in September 2017. Besides the individual types of plant residues, a mixed sample of *S. fuscum* (60%) and *Ch. calyculata* (40%) was also studied. We determined the basic physicochemical characteristics in the original plant substrates: pH value in water and salt extracts (1M KCl) (litter : solution = 1:25), WHC, hygroscopic moisture, ash content, total carbon (C) and nitrogen (N) content, C to N ratio, and some organic compounds (alcohol-soluble compounds, cellulose, lignin and lignin-like substances) by the gravimetric method (See Table 1-2). Lignin and biogenetically related lignans and flavonoids were determined after removal of bituminous substances and treatment with 72 % sulfuric acid. Cellulose was extracted using a mixture of concentrated nitric acid and ethanol.

For the experiment, we placed plant residues (1-3 g of air-dry mass) in 110-ml glass bottles and moistened to 30, 60 and 90% of their WHC with bog water, which contained native microflora. The bottles with moistened plant residues stayed at room temperature for 7 days (pre-incubation period) and, then, were placed in thermostats for a 3-month incubation at 2, 12, and 22°C . During the experiment, the moisture content of plant material was maintained at a constant level by adding bog water. The experiment was conducted in 3 replicates. CO_2 emission rate (or decomposition rate, DecR) of the main peat-forming plant residues was measured using LI-820 (USA) infrared gas analyzer 3-5 times per week for the 1st month of the experiment and 2 times per week over the next 2 months. The decomposition constant (k) of plant residues was calculated based on the curves of cumulative $\text{C}(\text{CO}_2)$ losses over the entire experiment using an exponential regression model. DecR ($\mu\text{g C/g sample/hour}$) was calculated according to Kurganova I et al. (2018), Kurganova I et al. (2012). The impact of the temperature factor was estimated using Q_{10} temperature coefficient according to Kurganova I et al (2012), which was determined for two temperature intervals ($2\text{-}12^{\circ}\text{C}$ and $12\text{-}22^{\circ}\text{C}$).

We demonstrated that the dynamics and intensity of C (CO_2) release during the experiment were significantly influenced by all three factors: temperature, moisture content, and type of plant residues. In the initial stages of decomposition, we observed

an enhanced release of C (CO_2) for all plant samples caused by a surge in the activity of destructor microorganisms and the presence of readily available compounds in the litter composition. An increase in the decomposition rate at 22°C was recorded during the first 1-2 days of incubation and at 2°C after 1-2 weeks of experiment. At the same time, the decrease in the decomposition activity of plant residues at 2°C was much slower than at 22°C (See Fig. 1-3). The temperature coefficient Q_{10} for DecR depended on the type of plant residue and its moisture and varied from 0.97 to 1.53 in the low temperature range (2-12°C) and from 1.05 to 2.18 in the temperature range of 12-22°C (See Fig. 6). The highest total C (CO_2) losses throughout the 3 months of the experiment (C_{cum}) were observed for *Ch. calyculata* and *E. vaginatum*. C_{cum} value varied from 67 to 93 mg C/g at 22°C and decreased to 29-46 mg C/g at 2°C (See Fig. 4, A-C). Depending on temperature and moisture, *S. fuscum* lost only 3-5% of the initial amount of C over the 3 months of the experiment. The mixed sample lost 6-11% of the initial C content whereas the C(CO_2) losses from *Ch. calyculata* and *E. vaginatum* varied from 6 to 18% (See Fig. 4, D-F). Based on the result of 3-way analysis of variance (ANOVA), we revealed that all the factors studied (type of plant substrate, temperature and moisture content) significantly influenced the variability of C_{cum} value for 3 months of the experiment. The type of substrate is the main factor which affected the total C(CO_2), explaining 61% of the total variance of C_{cum} (See Table 3). Temperature and humidity accounted for 31 and 2% of the variance explained, respectively. The 2-way ANOVA was carried out individually for each plant substrate and showed that the temperature was the main factor that affected the total C(CO_2) loss from the studied plant substrates explaining 75-90% of the C_{cum} dispersion (See Table 4). The lowest values of the decomposition constant ($k = 0.0003\text{-}0.0004 \text{ day}^{-1}$) were attributed to the *S. fuscum* at 12 and 2°C. Decomposition constants for *E. vaginatum* and *Ch. calyculata* were the highest ($k > 0.001 \text{ day}^{-1}$) at all studied temperatures among all types of plant substrates (See Fig. 5). We can conclude that due to the slow decomposition rate, *S. fuscum* makes a major contribution to peat formation process.

The paper contains 6 Figures, 4 Tables and 45 References.

Key words: *Sphagnum fuscum*; *Chamaedaphne calyculata*; *Eriophorum vaginatum*; hydrothermal conditions; CO_2 emission; constant of decomposition; temperature sensitivity.

Funding: The research was carried out within the state assignment of the FRC IPBPSS RAS (No AAAA-A18-118013190177-9) and partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 17-34-50041).

References

1. Inisheva LI. Torfyanye resursy i ikh kharakteristika [Peat resources and their characteristics]. In: *Bolota Zapadnoy Sibiri - ikh rol' v biosfere* [Mires of Western Siberia: Their role in the biosphere]. Zemtov AA, editor. 2nd ed. Tomsk: Tomsk State University Publ., SibNIIT Publ.; 2000. 72 p. In Russian
2. Guo X, Lu X, Tong S, Dai G. Influence of environment and substrate quality on the decomposition of wetland plant root in the Sanjiang Plain, Northeast China. *J Environmental Sciences*. 2008;20:1445-1452. doi: [10.1016/S1001-0742\(08\)62547-4](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62547-4)
3. Peltoniemi K, Strakova P, Fritze H, Iraizoz PA, Pennanen T, Laiho R. How water-level drawdown modified litter-decomposing fungal and actinobacterial communities in boreal peatlands. *Soil Biology and Biochemistry*. 2012;51:20-34. doi: [10.1016/j.soilbio.2012.04.013](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.013)
4. Golovatskaya EA, Nikonova LG. Influence of the level of bog waters on the processes of transformation of sphagnum mosses in peat soil of oligotrophic bogs. *Eurasian Soil Science*. 2017;5:580-588. doi: [10.7868/80032180X17030030](https://doi.org/10.7868/80032180X17030030)

5. Domisch T, Finer L, Laine J, Laiho R. Decomposition and nitrogen dynamics of litter in peat soils from two climatic regions under different temperature regimes. *European J Soil Biology*. 2006;42:74-81. doi: [10.1016/j.ejsobi.2005.09.017](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.09.017)
6. Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Björklöf K, Fritze H, Liski J. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone. *Soil Biology and Biochemistry*. 2008;40:1758-1764. doi: [10.1016/j.soilbio.2008.02.021](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.021)
7. Hogg EH, Lieffers VJ, Wein RW. Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire. *Ecological Applications*. 1992;2(3):298-306.
8. Mironycheva-Tokareva NP, Kosykh NP, Vishnyakova EK. Production and destruction processes in peatland ecosystems of Vasyugan region. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2013;4(1):1-9. doi: [10.17816/edgcc411-9](https://doi.org/10.17816/edgcc411-9). In Russian, English Summary
9. Vishnyakova EK, Koronatova NG, Mikhaylova EV. Transformation of carbon and macroelement compounds in mire peat deposits of different nutritional status. *Interesko Geo-Sibir' = Interexpo Geo Siberia*. 2017;4(2):137-140. In Russian
10. Koronatova NG. Investigation of peat decomposition in mires using method of incubation of dry and wet samples. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2010;1(1):77-84. doi: [10.17816/edgcc1177-84](https://doi.org/10.17816/edgcc1177-84). In Russian, English Summary
11. Filippova NV, Glagolev MV. Short-term standard litter decomposition across three different ecosystems in middle taiga zone of West Siberia. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138(1):012004. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012004](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012004)
12. *Funktsionirovanie mikrobykh kompleksov v verkhovykh torfyanikakh - analiz prichin medlennoy destruktzii torfa* [Functioning of microbial complexes in upland peat bogs: Analysis of the causes of slow peat destruction]. Chernova IYu, editor. Moscow: The Partnership of Scientific Publications KMK Publ.; 2013. 128 p. In Russian
13. Vishnyakova EK, Mironycheva-Tokareva NP, Kosykh NP. Decomposition dynamics of plants of bogs (Data: Vasyugan Bog). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2012;7:88-93. In Russian
14. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG. Analysis of ecological factors limiting the destruction of high-moor peat. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(3):182-193. doi: [10.1134/S106422931403003X](https://doi.org/10.1134/S106422931403003X)
15. Leroy F, Gogo S, Buttler A, Bragazza L, Laggoun-Defarge F. Litter decomposition in peatlands is promoted by mixed plants. *J Soils and Sediments*. 2018;18(3):739-749. doi: [10.1007/s11368-017-1820-3](https://doi.org/10.1007/s11368-017-1820-3)
16. Zhou G, Cao W, Bai J, Xu C, Zeng N, Gao S, Rees R. Non-additive responses of soil C and N to rice straw and hairy vetch (*Vicia villosa* Roth L.) mixtures in a paddy soil. *Plant and Soil*. 2019;436(1):229-244. doi: [10.1007/s11104-018-03926-6](https://doi.org/10.1007/s11104-018-03926-6)
17. Durygina EP, Egorov VS. *Agrokhimicheskiy analiz pochv, rasteniy, udobreniy* [Agrochemical analysis of soil, plants and fertilizers]. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 1998. 113 p. In Russian
18. Vorob'eva LA, Ladonin DV, Lopukhina, OV, Rudakova, TA, Kiryushin AV. *Khimicheskiy analiz pochv. Voprosy i otvety* [Chemical soil analysis. Questions and answers]. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 2012. 186 p. In Russian
19. Gilev VYu. *Fizika pochv* [Physics of soils]. Perm: Perm State Univ. Publ.; 2012. 37 p. In Russian
20. Kaurichev IS. *Praktikum po pochvovedeniyu* [Manual on soil science]. Moscow: Kolos Publ., 1980. 272 p. In Russian
21. Browning, BL. *Methods of Wood Chemistry*. Vol. 2. NewYork, London: Intersci Publ.; 1967. 498 p.
22. Dence CW. The determination of lignin. In: *Methods of Lignin Chemistry*. Berlin: Springer Publ.; 1992. pp. 33-61. doi: [10.1007/978-3-642-74065-7_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_3)

23. Obolenskaya AV, El'nitskaya ZP, Leonovich AA. Laboratornye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy [Laboratory work on the chemistry of wood and cellulose]. Moscow: Ekologiya Publ.; 1991. 320 p. In Russian
24. Golovatskaya EA, Nikonova LG. Decomposition of plant residues in peat soils of oligotrophic peatlands. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;3(23):137-151. In Russian
25. Nikonova LG, Golovatskaya EA, Terechshenko NN. Decomposition rate of peat-forming plants in the oligotrophic peatland at the first stages of destruction. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138(1):012013. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012013](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012013)
26. Kätterer T, Reichstein M, Andren O. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils*. 1998;27:258-262. doi: [10.1007/s003740050430](https://doi.org/10.1007/s003740050430)
27. Rovira P, Jorba M, Romanyà J. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils*. 2010;46:355-369. doi: [10.1007/s00374-009-0437-0](https://doi.org/10.1007/s00374-009-0437-0)
28. Huang Y, Zou J, Zheng X, Wang Y, Xu X. Nitrous oxide emissions as influenced by amendment of plant residues with different C : N ratios. *Soil Biology and Biochemistry*. 2004;36(6):973-981. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.02.009](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.009)
29. Ananyeva ND, Susyan EA, Ryzhova IM, Bocharnikova EO, Stolnikova EV. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast). *Eurasian Soil Science*. 2009;42(9):1029-1037. doi: [10.1134/S1064229309090105](https://doi.org/10.1134/S1064229309090105)
30. Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Galibina N, Kapitsa E, Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark. *Geoderma*. 2018;316:27-37. doi: [10.1016/j.geoderma.2017.12.014](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014)
31. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Gallardo Lancho JF, Oehm CT. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(1):68-79. doi: [10.1134/S1064229312010085](https://doi.org/10.1134/S1064229312010085)
32. Chen H, Dong S, Liu L, Ma C, Zhang T, Zhu X, Mo J. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. *PLoS One*. 2013;8(12):84-101. doi: [10.1371/journal.pone.0084101](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101)
33. Berg B. Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*. 2014;78:222-232. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.08.005](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005)
34. Denisenkov VP. Osnovy bolotovedeniya. Uchebnoe posobie [Fundamentals of Telmathology: A Manual]. St. Petersburg: St. Petersburg Univ. Publ.; 2000. 224 p. In Russian
35. Kozlovskaya LS, Medvedeva VM, Piavchenko NI. Dinamika organicheskogo veshchestva v protsesse torfoobrazovaniya [Dynamics of organic matter in peat formation]. Leningrad: Nauka Publ., 1978. 172 p. In Russian [The dynamics of organic substances during the process of peat creation].
36. Larionova AA, Maltseva AN, Lopes de Gerenyu VO, Kvitkina AK, Bykhovets SS, Zolotareva BN, Kudryarov VN. Effect of temperature and moisture on the mineralization and humification of leaf litter in a model incubation experiment. *Eurasian Soil Science*. 2017;4:422-431. doi: [10.7868/S0032180X17020083](https://doi.org/10.7868/S0032180X17020083)
37. Bambalov NN, Horuzhik AV, Lukoshko ES, Strigutsky VP. Transformation of dead plants in marsh biogeocenoses. In: *Ekspерiment i matematicheskoe modelirovanie v izuchenii biogeocенозов лесов i болот* [Experiment and mathematical modeling in the study of biogeocenoses of forests and bogs]. Editor. Moscow: Nauka Publ.; 1990. pp. 53-63. In Russian
38. Fioretto A, Di Nardo C, Papa S, Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*. 2005;37:1083-1091. doi: [10.1016/j.soilbio.2004.11.007](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.007)

39. Hajek T. Habitat and species controls on Sphagnum production and decomposition in a mountain bog. *Boreal environmental research*. 2009;14:947-958.
40. Kosyh NP, Mironycheva-Tokareva NP, Parshina EK. Fitomassa, produktsiya i razlozhenie rastitel'nykh ostatkov v oligotrofnykh bolotakh sredney taygi Zapadnoy Sibiri [Phytomass, production and decomposition of plant residues in oligotrophic bogs of the middle taiga Western Siberia]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2009;3:63-69. In Russian
41. Fierer N, Craine JM, McLauchlan K, Schimel JP. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology*. 2005;86:320-326. doi: [10.1890/04-1254](https://doi.org/10.1890/04-1254)
42. Davidson EA, Janssens IA. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 2006;440:165-173. doi: [10.1038/nature04514](https://doi.org/10.1038/nature04514)
43. Preston CM, Nault JR, Trofymov JA, Smyth C. Chemical changes during 6 years decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. *Ecosystems*. 2009;12:1053-1077. doi: [10.1007/s10021-009-9266-0](https://doi.org/10.1007/s10021-009-9266-0)
44. Prescott C. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils. *Biogeochemistry*. 2010;101:133-149. doi: [10.1007/s10533-010-9439-0](https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0)
45. Trofimov SYa, Botner P, Kutu MM. Decomposition of organic matter of organogenic horizons of forest soils under laboratory conditions. *Eurasian Soil Science*. 1998;12:1480-1488.

Received 01 May 2018; Revised 08 February 2019 and 23 May 2019;

Accepted 29 May 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Nikonova Liliya G, Postgraduate Student, Junior Researcher, Laboratory of Physics of Climatic Systems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskyy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation; Junior Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

ORCID iD: [0000-0003-1759-5082](https://orcid.org/0000-0003-1759-5082)

E-mail: lili12358@mail.ru

Kurganova Irina N, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Leading Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: ikurg@mail.ru

Lopes de Gerenyu Valentin O, Cand. Sci. (Tech.), Leading Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: vlopes@mail.ru

Zhmurin Vasily A, Postgraduate Student, Junior Researcher, Laboratory of Soil Cycles of Nitrogen and Carbon, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, 2/2 Institutskaya Str., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: zhmurin.vasya@mail.ru

Golovatskaya Eugenia A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Director, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskyy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: golovatskayaeva@gmail.com