

БОТАНИКА

УДК 581.145.21:582.971.+581.52

doi: 10.17223/19988591/52/3

И.Г. Боярских, Л.Р. Волкова

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

Изменчивость репродуктивной способности *Lonicera caerulea* (Carrifoliaceae) в сейсмоактивной зоне Горного Алтая (Северо-Чуйский хр., р. Кызыл-Ярык)

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А17-117012610053-9.

Проведено изучение гетерогенности природной популяции жимолости синей по комплексу характеристик репродуктивной сферы растений в локальной сейсмоактивной зоне Горного Алтая. Выделены 5 микропопуляций *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* в долине р. Кызыл-Ярык (Северо-Чуйский хр.) на участках, различающихся по объемной активности эманационного поля радона (262–1162 Бк/м³). Получены данные о влиянии места произрастания растений на морфометрические признаки плодов ($p \leq 0,05$ и $p \leq 0,01$) и их семенную продуктивность ($p \leq 0,01$). В микропопуляциях, находящихся под воздействием более высокого уровня объемной активности подпочвенного радона, увеличивалось разнообразие формы плодов и их вкусовых вариаций, в том числе проявление рецессивного признака – безгоречности плодов ($p \leq 0,05$). Семена, собранные в микропопуляции с самым низким уровнем объемной активности эманационного поля радона, отличались наименьшей всхожестью ($p \leq 0,05$ и $p \leq 0,01$) и самым коротким периодом прорастания. Установленная гетерогенность популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* по комплексу признаков генеративной сферы позволяет предположить влияние недифференцированного комплекса факторов, связанных с активными тектоническими процессами, на формирование и развитие репродуктивных органов растений.

Ключевые слова: *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*; морфометрия; семенная продуктивность; радон; активный тектонический разлом.

Введение

Изучение репродуктивной способности растений считается одним из путей оценки состояния биосистем [1], поскольку стрессовое состояние растений, вызванное изменением условий произрастания, приводит к функциональным расстройством и нарушениям генеративных процессов. Известно, что наиболее существенным условием стабильности природных популяций

является устойчивостью во времени такого параметра, как семенное воспроизводство [2]. Однако противоречивые результаты исследований не дают возможности в полном объеме оценить влияние загрязнений окружающей среды на репродуктивную способность растений [3]. Например, Е.А. Мазная и И.В. Лянгузова [4] установили, что в условиях аэротехногенного загрязнения у представителей рода *Vaccinium* не происходило линейного снижения или увеличения семенной продуктивности, массы и всхожести семян в градиенте аэротехногенного загрязнения. Однако для других дикорастущих видов с увеличением индекса техногенной нагрузки наблюдалось снижение или увеличение показателей репродуктивной способности [5–8]. В обзоре, посвященном оценке влияния тяжелых металлов на прорастание семян [9], показано ингибирующее влияние свинца, никеля, кадмия, меди, кобальта, хрома и ртути на всхожесть семян различных видов растений. Различия в реакции репродуктивной сферы растений на загрязнение окружающей среды могут быть связаны не только с их видовыми особенностями, но и с формированием устойчивых популяций [10].

Несмотря на высокий интерес исследователей к изучению влияния внешних факторов на биоту на разных уровнях её организации, практически отсутствуют исследования реакции репродуктивной сферы растений на природные геофизические и геохимические аномалии. В природных условиях эколого-климатические, геохимические и геофизические факторы формируют некоторую экологическую мозаику среды обитания растительных популяций, определяя тем самым их структуру. Контрастными по комплексу геолого-геофизических характеристик могут быть условия произрастания в зонах активных тектонических разломов. Активные глубинные разломы литосферы представляют собой системы, проводящие к поверхности потоки вещества и энергии, в том числе обуславливают поступление радионуклидов и тяжелых металлов в окружающую среду и способны воздействовать на биологические природные компоненты [11].

В результате сравнительной оценки изменчивости признаков репродуктивной сферы жимолости синей – *Lonicera caerulea* s.l. L. (семейство Caprifoliaceae Juss.) в различных по геоэкологическим характеристикам районах Горного Алтая (долины рек Ак-Туру и Джазатор), в локальных зонах активных тектонических разломов отмечали увеличение дисперсии наиболее стабильных признаков этого вида [12–14]. В пределах подножия Катунского хребта выявлена популяция алтайского подвида *L. caerulea*, где наблюдали значительное увеличение полиморфизма морфологических признаков цветков, а также нарушение их функционального состояния [15], здесь отмечали растения с различными типами фасцированных цветков, нехарактерным расположением андрогцея и гинецея, аномалиями в строении пыльников и пыльцевых зерен. У отдельных образцов выявлены аномалии в микроспорогенезе, впервые у этого вида отмечен цитомиксис. Получены данные о значимом влиянии недифференцированного комплекса геоэколо-

гических аномалий, связанных с активными тектоническими процессами, на массу плодов, их семенную продуктивность, всхожесть и энергию прорастания семян [16].

Цель данной работы – изучение гетерогенности популяции *L. caerulea* по характеристикам репродуктивной сферы на локальном участке одной из сейсмоактивных зон Горного Алтая в долине р. Кызыл-Ярык (Северо-Чуйский хребет).

Материалы и методики исследования

Объект исследований – алтайский подвид жимолости синей – *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* Pall., широко распространённый в горных районах центральной Евразии как доминирующий подвид в кустарниковом лесном ярусе.

Исследования проведены в 2017 г. в долине р. Кызыл-Ярык (Республика Алтай, Кош-Агачский р-он, 50°05' с.ш., 87°57' в.д., 1 976–2 030 м над ур. м.), сформировавшейся в зоне сочленения активных в голоцене сейсмогенерирующих разломов – границ Северо-Чуйского хребта, Курайской межгорной впадины и Чаган-Узунского массива, разделяющего Курайскую и Чуйскую впадины [17].

На данном участке, на основании данных радоновой съемки, выбрано 5 микропопуляций *L. caerulea* subsp. *altaica* на 1,5-километровом профиле в долине р. Кызыл-Ярык (рис. 1). Радоновая съемка – надежный метод выявления разломных зон, их картирования и определения размеров, поскольку по зонам трещиноватости и разломным зонам осуществляется эманирование радона из глубин, активность эманационного поля радона отчетливо отображает расположение разломных зон и изменение сейсмической активности на данной территории [18]. Регистрация объемной активности радона проведена с помощью детектора-индикатора радона SIRAD M106N (ООО «СИНМОП», Россия). Поскольку временные вариации объемной активности радона имеют периодичность ~12, 24 ч и ~14 сут [18], для сравнительного анализа использовали максимальное показание суточных измерений. Уровень активности подпочвенного радона на участке исследования достаточно высокий по сравнению с верхней границей нормы (50 Бк/м³) и изменяется в пределах 262–1162 Бк/м³. Микропопуляции для проведения сравнительного анализа изменчивости признаков репродуктивных органов *L. caerulea* subsp. *altaica* выбраны на площадках с различным уровнем эманаций радона. Микропопуляция 3 (М3) выделена в зоне повышения активности подпочвенного радона до 1168 Бк/м³, микропопуляция 1 (М1) – до 707 Бк/м³, микропопуляция 5 (М5) – до 646 Бк/м³, микропопуляция 4 (М4) – до 391 Бк/м³, самые низкие эманации радона регистрировались в микропопуляции 2 (М2) – 262 Бк/м³, которую мы приняли как условный контроль.

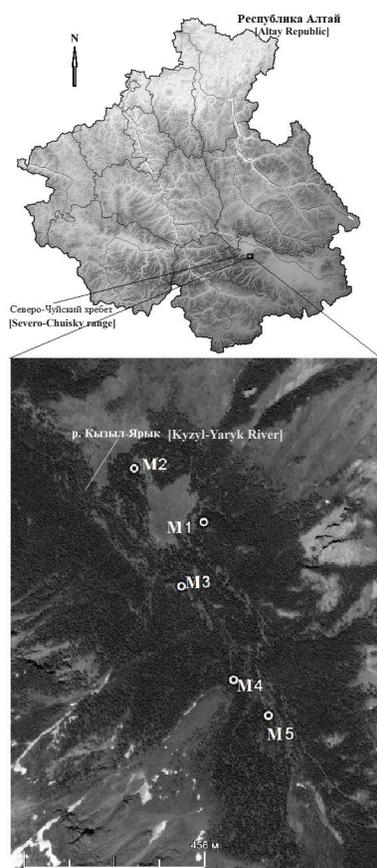


Рис. 1. Участок проведения исследований долина р. Кызыл-Ярык: M1–M5 – микропопуляции *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* в зонах с различным уровнем эманаций радона, 50°05' с. ш., 87°57' в. д., 1 976–2 030 м над ур. м.

[Fig. 1. The study site in the valley of the Kyzyl-Yaryk River: M1-M5-micropopulations of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* in the zones characterized by a different radon emanation level, 50°05'N, 87°57'E, 1976-2030 m a.s.l.]

В каждой микропопуляции с 20–24 растений отобрано по 50 нормально развитых зрелых соплодий (плодов) для анализа популяционной изменчивости характеристик генеративных структур [19]. У образцов оценивали морфометрические признаки и вкусовые качества плодов, число выполненных семян в плоде, неразвившиеся семязачатки и семяношение (отношение числа выполненных семян к суммарному числу семян и семязачатков). Вкус плодов оценивали органолептическим методом по 5-балльной шкале вкусовых вариаций, основанной на степени горечи в плодах [20]. Описание формы плодов проводили по М.Н. Плехановой [21] (рис. 2). Реальную семенную продуктивность (РСП) определяли как количество нормально развитых

семян на одно соплодие [22]. Из каждого плода извлекали выполненные семена и неразвившиеся семязачатки.

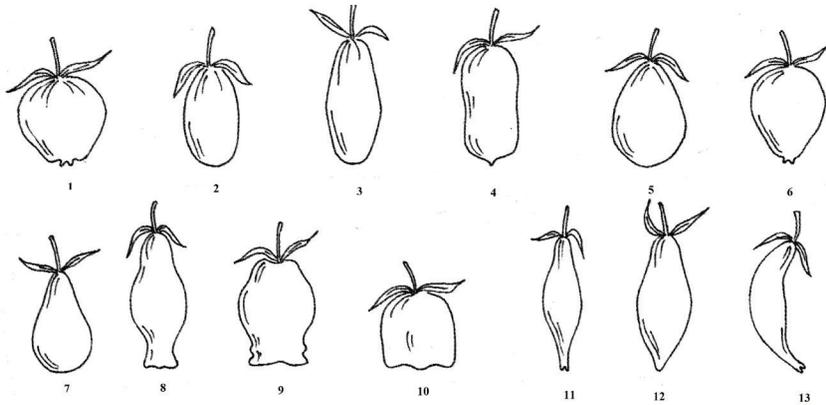


Рис. 2. Форма плодов *Lonicera caerulea* по М.Н. Плехановой [21]: 1 – круглая; 2 – овальная; 3 – удлинненно-овальная; 4 – цилиндрическая; 5 – яйцевидная; 6 – обратно-яйцевидная; 7 – каплевидная; 8 – кувшиновидная; 9 – широко-кувшиновидная; 10 – колокольчатая; 11 – веретеновидная; 12 – широко-веретеновидная; 13 – стручковидная

[Fig. 2. Typical shapes of *Lonicera caerulea* fruits according to Plekhanova [21]: 1 - Round; 2 - Oval; 3 - Elongated oval; 4 - Cylinder; 5 - Obovoid; 6 - Obovate; 7 - Drop-shaped; 8 - Pitcher-shaped; 9 - Wide pitcher-shaped; 10 - Bell-shaped; 11 - Spindle-shaped; 12 - Wide spindle-shaped; 13 - Pod-like

Определение лабораторной всхожести и энергии прорастания семян *L. caerulea* subsp. *altaica* проводили в августе 2017 г. Проращивание проводили в чашках Петри при температуре 25 °С, по 30 семян в чашке, в двух повторностях с каждого растения, по 20 растений из каждой микропопуляции. Всего исследовано 6 000 семян. Семена считали проросшими при формировании корешка размером с семя. При закладке опытов учитывали требования ГОСТ 13056.6-97 [23] и результаты исследований по экофизиологии прорастания семян *L. caerulea* [24]. В ходе исследования учитывали энергию прорастания семян (% на 5-е сут) и всхожесть (% на 30-е сут).

При изучении изменчивости репродуктивных характеристик высчитывали среднее значение, ошибку среднего значения, минимальное и максимальное значение и коэффициент вариации (CV). Для каждой микропопуляции проведен анализ данных на внутригрупповую гомогенность методом χ^2 [25]. Для проверки статистической значимости различий ($p \leq 0,05$) признаков репродуктивной сферы, а также оценки корреляционной зависимости между ними использовали критерии Стьюдента, Фишера и однофакторный анализ ANOVA [25].

Результаты исследования и обсуждение

Для изучения изменений, происходящих в растительном организме под воздействием неблагоприятных факторов среды, в основном используются

многочисленные морфологические характеристики. Анализ изменчивости позволяет узнать некоторые закономерности в распределении признаков среди особей, растущих в определенных условиях, и показывает степень их адаптации к этим условиям. В литературе часто отмечается, что увеличение вариабельности, лабильности морфологических свойств является результатом адаптивных реакций биологических систем на изменившиеся условия существования [19, 26].

Растения в микропопуляциях *L. caerulea* subsp. *altaica* в долине р. Кызыл-Ярык характеризовались высоким полиморфизмом по форме плодов. Наибольшим разнообразием формы плодов отличалась микропопуляция М1, наименьшим – микропопуляции с самым низким уровнем эманации радона М2 и М4 (рис. 3). Частота встречаемости растений с плодами овальной формы изменялась в пределах от 10 до 30%, это значительно ниже, чем в популяциях *L. caerulea* subsp. *altaica* на других участках Горного Алтая. Известно, что на территории Горного Алтая овальная (эллипсоидальная) форма плодов является преобладающей (до 60%) для *L. caerulea* subsp. *altaica* [20]. Согласно ранее проведенным нами исследованиям, увеличение варьирования формы плодов и снижение за счет этого частоты встречаемости растений с правильной овальной формой плодов до 20–25% отмечалось в зонах геомагнитных аномалий, связанных с сейсмотектонической активностью территории [12–14]. Увеличение формового разнообразия плодов на участках с повышенным уровнем эманации радона в долине р. Кызыл-Ярык согласуется с полученными ранее результатами.

Полученные морфометрические данные и семенную продуктивность плодов сравнивали между собой с помощью двух статистических методов: *t*-критерия Стьюдента и дисперсионного анализа ANOVA. С помощью *t*-критерия каждая из микропопуляций сравнивалась с микропопуляцией М2 (условный контроль). Анализ данных на внутригрупповую гомогенность показал отсутствие статистически значимых отличий по анализируемым признакам между растениями из одной микропопуляции. Это позволило определить статистическую значимость различий ($p \leq 0,01$) морфометрических характеристик и семенной продуктивности плодов растений из тестовых микропопуляций по сравнению с контрольной микропопуляцией.

По всем морфометрическим признакам плодов М4 статистически значимо ($p < 0,01$) отличается от условного контроля (М2) (рис. 4). У растений из М3 и М5 отличия существенны ($p \leq 0,05$) только по ширине плодов. Длина и ширина плодов с низким уровнем изменчивости. Коэффициент вариации в отдельных микропопуляциях для длины плодов изменяется от 11% в М4 до 14% (М2 и М5), для ширины плодов – от 8% (М1 и М5) до 10% в М3. Согласно исследованиям М.А. Шемберг и Е.Н. Шемберг [27], среди 13 морфологических и химических признаков жимолости синей в 3 природных популяциях Красноярского края размеры плодов – наиболее стабильные признаки.

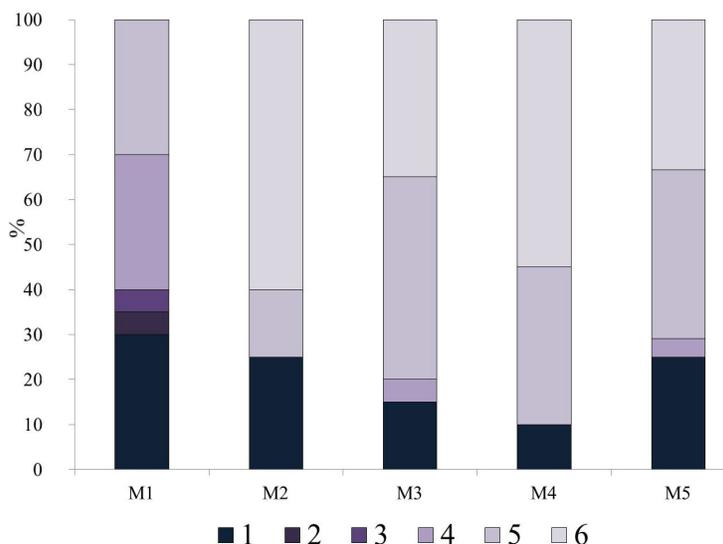


Рис. 3. Распределение растений в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* долины р. Кызыл-Ярык по частоте встречаемости формы плодов. По оси абсцисс – микропопуляции; по оси ординат – частота встречаемости признака, %: 1 – овальная; 2 – круглая; 3 – цилиндрическая; 4 – яйцевидная; 5 – кувшиновидная; 6 – веретеновидная

[Fig. 2. The distribution of plants in micropopulations of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* in the valley of the Kyzyl-Yaryk River according to the frequency of fruit shape occurrence. On the X-axis - Micropopulations; on the Y-axis - The frequency of the trait occurrence, %. 1 - Oval, 2 - Round, 3 - Cylinder, 4 - Ovoid, 5 - Pitcher-shaped, 6 - Spindle-shaped]

Изменчивость показателей длины и ширины плода внутри популяций колебалась между разными удаленными друг от друга участками в пределах 9,8–14,0 и 8,8–10,4% соответственно. По данным Н.Ю. Теплюк с соавт. [28], длина и ширина плода также характеризовались очень низкими низкими уровнями изменчивости. Коэффициент вариации этих признаков на различающихся по экологии участках изменялся от 5,6 до 12,9 и от 4,1 до 8,6%, соответственно. На основании этих данных авторы делали выводы о том, что эти показатели не зависят от эколого-географической характеристики районов произрастания, что подтверждают и результаты данной работы. Однако ранее нами на территории Горного Алтая наблюдалось увеличение вариабельности морфометрии плодов *L. caerulea* до очень высокого уровня (41%) в период сейсмической активности в зоне магнитной аномалии, а также до повышенного уровня (21%) на верхней границе ареала распространения (в вертикальном градиенте) [12, 13].

С помощью дисперсионного анализа ANOVA сравнивали все исследуемые микропопуляции друг с другом. По результатам анализа установлено, что место произрастания существенно влияет на длину плодов критерий Фишера $F(4, 1034) = 22,225$; $p = 0,0000$, на ширину – $F(4, 1033) = 5,5614$;

$p = 0,00020$ и на индекс $F(4, 1033) = 7,9264$; $p = 0,0000$ (см. рис. 4). Стандартное значение критерия F на 1%-ном уровне значимости равно 13,5, на 5%-ном уровне – 5,6.

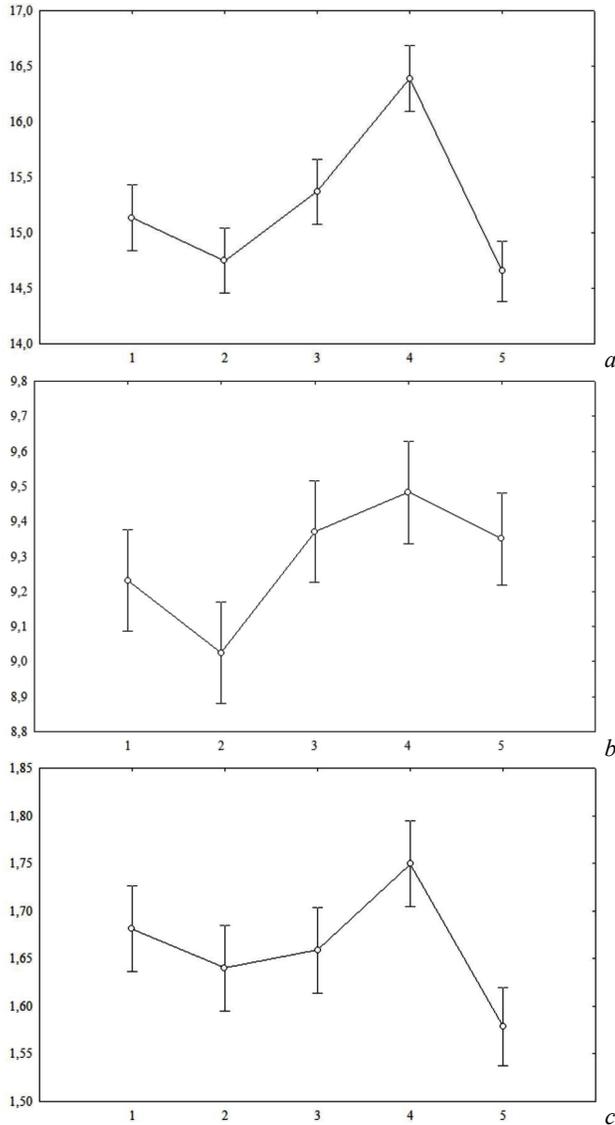


Рис. 4. Влияние места произрастания растений на *a* – длину, мм; *b* – ширину, мм; *c* – индекс плодов ($M \pm m_M$). 1 – M1; 2 – M2; 3 – M3; 4 – M4; 5 – M5

[Fig. 4. The influence of the plant habitat on a - The length of fruits and c - The fruit index. On the X-axis – Micropopulations: 1 - M1, 2 - M2, 3 - M3, 4 - M4, 5 - M5; on the Y-axis: a - The length of fruits, mm; b - The width of fruits, mm; c - The fruit index ($M \pm m_M$)]

Плоды, собранные в контрольной микропопуляции, существенно (кроме М5) отличались от остальных наименьшей массой и наименьшим числом полноценных семян (рис. 5). По числу выполненных семян отличия статистически значимы ($p \leq 0,01$), кроме М3. Растения с самыми крупными плодами (до 1,1 г) (рис. 5, *a*) и наибольшей их семенной продуктивностью (до 27 шт.) (рис. 5, *b*) отмечены в М4.

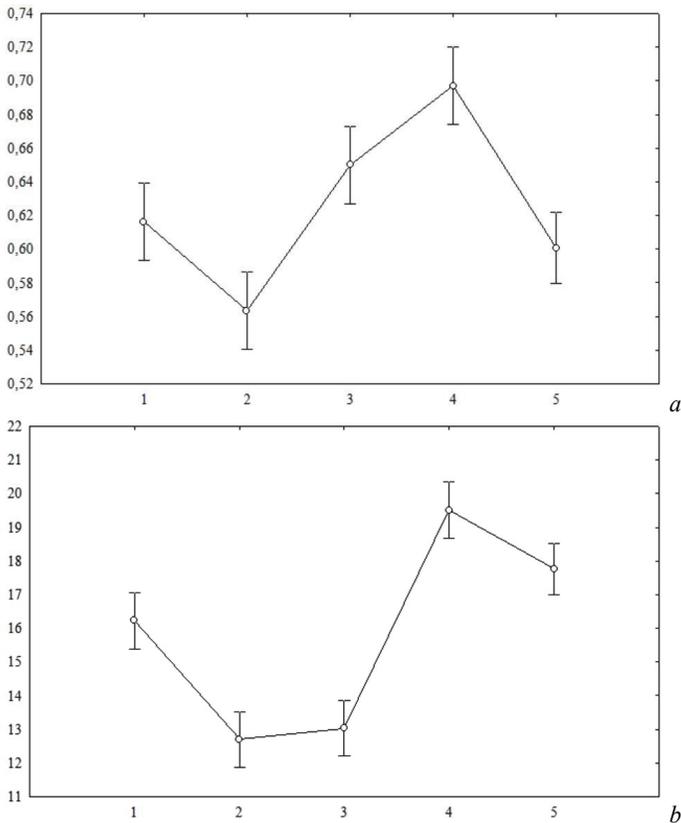


Рис. 5. Влияние места произрастания растений на: *a* – массу плодов, г; *b* – число полноценных семян, шт. ($M \pm m_M$). 1 – М1; 2 – М2; 3 – М3; 4 – М4; 5 – М5
 [Fig. 5. The influence of the plant habitat on a) the weight of fruits and b) the number of full seeds.

On the X-axis - Micropopulations: 1 - M1, 2 - M2, 3 - M3, 4 - M4, 5 - M5;
 on the Y-axis: a - The weight of fruits, g; b - The number of seeds, psc. ($M \pm m_M$)

Результаты анализа ANOVA показали, что значения критерия Фишера для массы плодов $F(4, 1034) = 18,850$; $p = 0,0000$, числа полноценных семян – $F(4, 1034) = 49,881$; $p = 0,0000$ значительно превышают критические, что говорит о значимом влиянии места произрастания растений на эти признаки. Стандартное значение критерия F на 1%-ном уровне значимости равно 13,5.

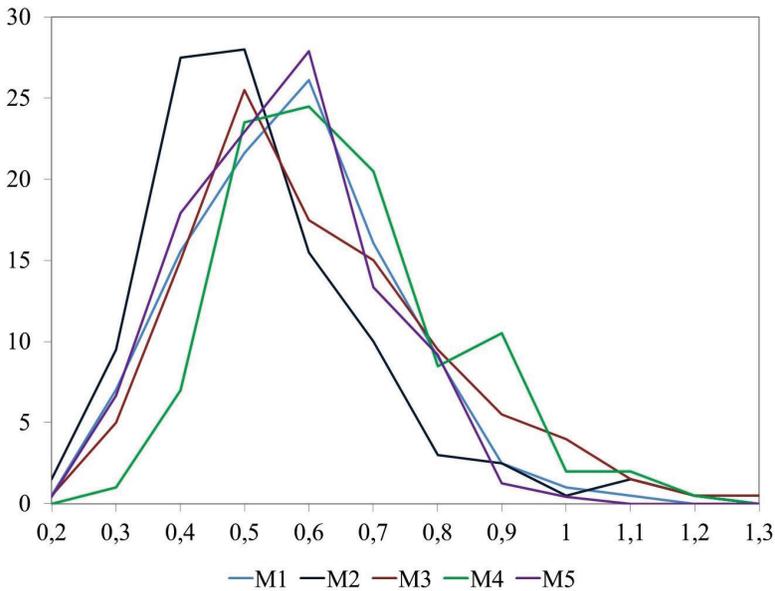
Анализ частоты встречаемости растений с различной массой плодов и семенной продуктивностью показал смещение распределения этих параме-

тров в сторону больших значений по сравнению с контрольной микропопуляцией. Так, например, в микропопуляциях М1 и М5 чаще всего (22–28%) встречаются плоды с массой 0,5–0,6 г, в М3 – 0,5 г, в микропопуляции М4 – 0,6–0,7 г, а в контрольной микропопуляции (по 28%) – 0,4 и 0,5 г (рис. 6, а). По частотному распределению семенной продуктивности: в контрольной микропопуляции чаще встречаются плоды с самым низким числом выполненных семян в плоде (0–3 семян), в микропопуляциях М4 и М5 наибольшая доля плодов имеет соответственно 22–24 и 16–18 семян, что больше, чем во всех остальных микропопуляциях (рис. 6, б). Высокой частотой встречаемости плодов с низким числом семян характеризовалась и микропопуляция М3, при этом здесь отмечался и самый высокий уровень варьирования по этому признаку.

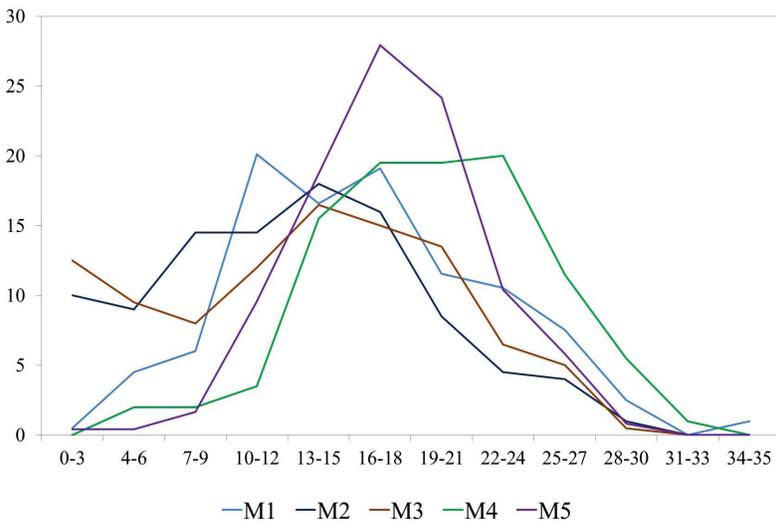
В микропопуляциях М1, М2 и М5 установлена средняя корреляционная зависимость между массой плодов и числом выполненных семян, равная соответственно 0,5; 0,6 и 0,3, статистически значимая ($p \leq 0,01$), в М3 отмечена тесная (0,7) зависимость между этими признаками. В М4 корреляционная зависимость между массой плодов и числом выполненных семян статистически не значима.

Известно, что процессы развития семян и околоплодника тесно связаны и синхронизированы, находятся под контролем фитогормонов – ауксина, гиббереллина и цитокинина. Начало развития плодов из завязи происходит после оплодотворения семязачек и координируется сигналами от развивающихся семязачатков [29]. Согласно ранее проведенным исследованиям, в фоновых условиях у *L. caerulea* s.l. отмечено наличие тесной корреляционной зависимости между массой плодов и числом выполненных семян (0,73–0,98%, $p \leq 0,001$) [30]. Отсутствие тесной корреляции между массой плодов и числом завязавшихся семян установлено нами ранее в зоне геолого-геофизической аномалии [16]. Предполагалось, что нарушение известной закономерности может говорить о наличии экзогенного влияния на формирование плодов. Известно, что под воздействием внешних факторов может происходить изменение уровня фитогормонов в органах растений [31]. Возможно, разные комплексы геоэкологических аномалий могут оказывать влияние на нарушение сигнально-синхронизирующей функции фитогормонов. В наибольшей степени это воздействие проявляется на участке микропопуляции М4, где отсутствует линейная зависимость между массой плодов и числом семян.

В процессе изучения вкусовых качеств плодов выявлено полное отсутствие хинно-горьких плодов в исследуемых микропопуляциях *L. caerulea* subsp. *altaica*. Наибольшим вкусовым разнообразием плодов характеризуется М3 – микропопуляция с самым высоким уровнем эманации радона (рис. 7), в том числе частота встречаемости безгоречных (1–2 балла горечи) образцов здесь составляет 20% и статистически значимо ($p \leq 0,05$) положительно коррелирует с объемной активностью радона. Значимая отрицательная линейная зависимость ($p \leq 0,01$) установлена между объемной активностью радона и частотой встречаемости образцов с горькими плодами.



a



b

Рис. 6. Частотное распределение массы плодов (a) и их семенной продуктивности (b) в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* в долине р. Кызыл-Ярык.

По оси абсцисс: a – масса плодов, г; b – число выполненных семян в плоде, шт.;

по оси ординат – частота встречаемости признака, %

[Fig. 6. Frequency distribution of the weight of fruits (a) and their seed production (b) in *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* micropopulations in the Kyzyl-Yaryk river valley. On the X-axis: a - Weight of fruits, g; b - Number of developed seeds in the fruit, pcs.; on the Y-axis - The frequency of the trait occurrence, %]

Известно, что горькоплодность – доминантный признак *L. caerulea*, в большей части её ареала вкус плодов горький и они не съедобны. В то же время популяции Камчатки, Курил, Сахалина, Охотского побережья, Приамурья и Забайкалья характеризуются низким процентом встречаемости горькоплодных растений [20]. Согласно нашим исследованиям, высокий полиморфизм вкусовых вариаций плодов отмечался в зонах магнитных аномалий, связанных с активными тектоническими процессами, вследствие чего частота встречаемости растений с безгоречными плодами увеличивалась до 59 и 91% в разных районах исследований [12–14]. Сопоставление этих данных с приуроченностью популяций *L. caerulea* с безгоречными плодами к сейсмически активным районам даёт основание предположить о возможном влиянии факторов, связанных с активными тектоническими процессами, на массовое проявление рецессивного признака жимолости синей.

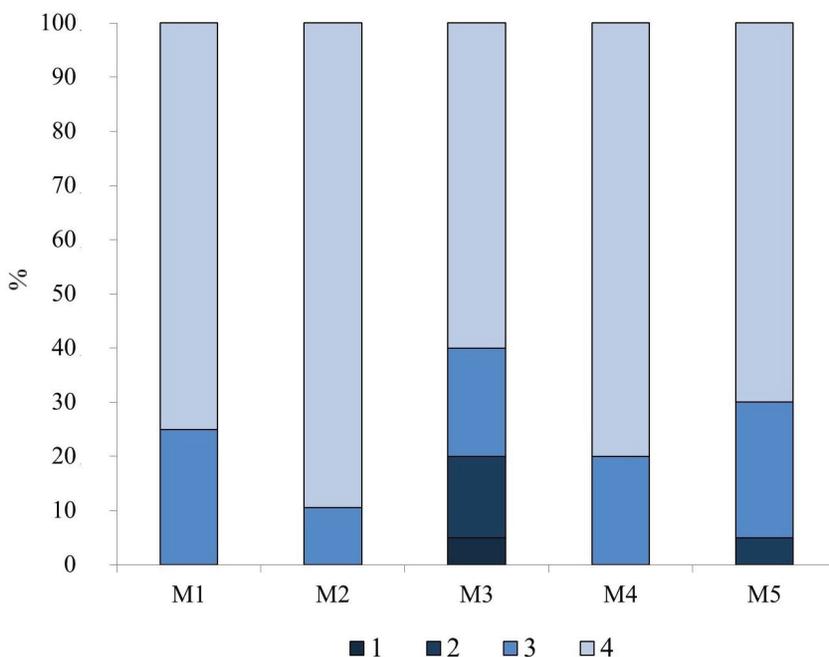


Рис. 7. Распределение растений в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* в долине р. Кызыл-Ярык по вкусовым формам плодов (по баллу горечи). По оси абсцисс – микропопуляции; по оси ординат – частота встречаемости признака, % [Fig. 7. Fruit taste variation at different sites (bitterness point). On the X-axis - Micropopulations; on the Y-axis - The frequency of the trait occurrence, %. 1-4 Bitterness point]

Оценку гетерогенности семенного потомства растений из выделенных микропопуляций проводили по критериям: лабораторная всхожесть и энергия прорастания семян. Лабораторная всхожесть семян, собранных в долине р. Кызыл-Ярык, составила 87–97% (рис. 8). Наименьшей всхожестью

(87%) отличались семена, собранные в контрольной микропопуляции (M2) и в микропопуляции под воздействием самого высокого уровня объемной активности радона – M3, наибольшей всхожестью (97%) отличались семена, собранные в M1. Для M1 характерна и самая высокая энергия прорастания семян (86%), самая низкая (55%) – для M5.

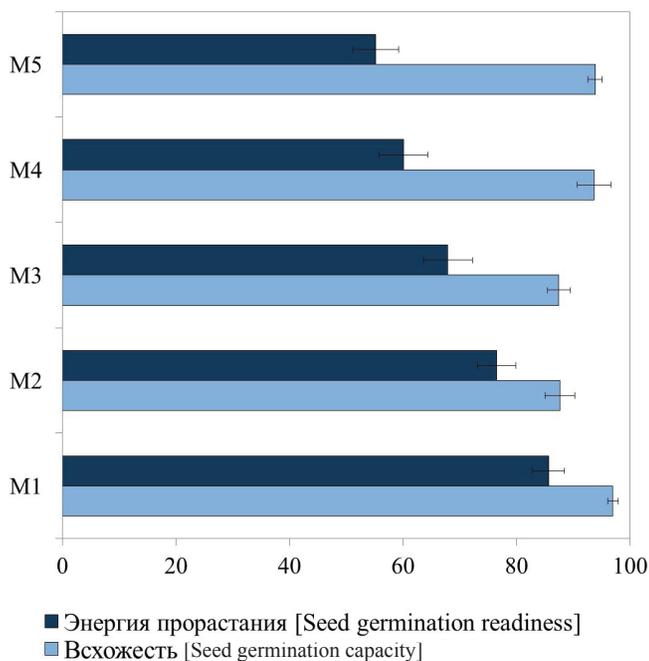


Рис. 8. Всхожесть и энергия прорастания семян в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* долины р. Кызыл-Ярык. По оси абсцисс – % проросших семян, по оси ординат – микропопуляции
[Fig. 8. Seed germination capacity and germination readiness in *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* micropopulations in the Kyzyl-Yaryk river valley. On the X-axis - Seed germination capacity and germination readiness, %; on the Y-axis - Micropopulations]

В изучаемых микропопуляциях массовое прорастание семян наблюдалось в M1 и M2 на 11-й день после посева, в M3 – на 11–12-й, M5 – на 13-й и в M4 – на 14-й день (рис. 9). Условия произрастания растений, вероятно, оказывали влияние и на длительность прорастания семян. Самым коротким (17 дней) этот период отмечен у семян, собранных в контрольной микропопуляции (M2). Семена из остальных микропопуляций всходили в течение 20 дней.

Известно, что для приспособления живых организмов к стрессовым воздействиям среды чрезвычайно важна изменчивость показателей репродуктивной способности. Именно воспроизводство является одним из основных факторов, определяющих стабильность природных популяций растений и

животных [2]. Показано усиление вариабельности морфологических признаков, снижение семенной продуктивности и формирование более жизнеспособного семенного потомства под воздействием техногенного загрязнения [32].

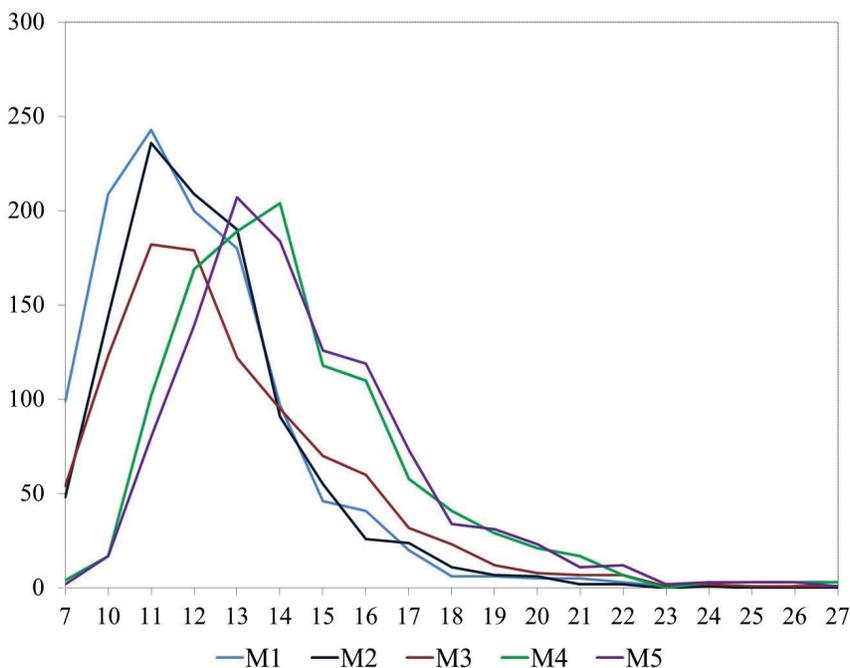


Рис. 9. Динамика прорастания семян *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* из микропопуляций в зоне геолого-геофизической неоднородности в долине р. Кызыл-Ярык. По оси абсцисс – дни прорастания, по оси ординат – число проросших семян, шт.
 [Fig. 9. Dynamics of seed germination from *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* micropopulations in the area of geological heterogeneity in the Kyzyl-Yaryk river valley. On the X-axis - Seed germination, days; on the Y-axis - Number of germinated seeds, pcs.]

У растений, населяющих участки с повышенной концентрацией радионуклидов, фиксировалось снижение качества семян [33]. При совместном воздействии радионуклидов и нерадиоактивных токсичных элементов на биологические объекты возможно возникновение синергетических эффектов [34, 35]. Оценка влияния факторов нерадиационной (физико-химические характеристики почв и содержание в них нерадиоактивных элементов) и радиационной (удельная активность тяжелых естественных радионуклидов в почве) природы на снижение репродуктивной способности дикорастущего вида растений показала, что отдельные нерадиоактивные элементы наряду с радионуклидами значительно влияют на репродуктивную способность растений. Другие разнонаправленно (нивелируют или усиливают) модифи-

цируют биологические эффекты, обусловленные воздействием факторов радиационной природы [36].

Нам не удалось обнаружить связи морфометрических признаков плодов, семенной продуктивности, всхожести и энергии прорастания семян с уровнем эманаии радона, вследствие чего логично предположить, что наблюдаемая нами изменчивость изученных параметров определяется влиянием других факторов. Поскольку микропопуляции расположены на 1,5-километровом профиле на одном макросклоне, в сходных условиях тепло- и влагообеспечения, то, вероятно, эти факторы могут быть связаны с сейсмо-тектонической активностью территории.

Тектонические процессы обуславливают дегазацию Земли, которая осуществляется непрерывно в пределах зон повышенной проницаемости. На интенсивную восходящую миграцию флюидов и эманаию газов в зонах активных тектонических разломов указывают локальные геохимические аномалии, оказывающие выраженное влияние на распределение химических элементов в почве, воздухе и растениях [37]. К глубинным тектоническим разломам приурочены также аномалии гравитационного, магнитного, электромагнитного, электростатического и акустического полей [38]. В зонах проявления трещинообразования и дробления пород выделяется значительная электрическая энергия, которая обуславливает газовые разряды, возрастание поверхностной проводимости и эмиссию электронов. С этими процессами связано формирование как локальных, так и региональных геофизических аномалий. Повышенной (даже по отношению к разломной зоне) трещиноватостью и проницаемостью горных пород характеризуются структурные узлы – участки сочленения разнонаправленных разломных зон различного иерархического уровня, которые создают специфические неоднородные условия обитания растительных популяций, определяя тем самым их структуру. Вопрос о влиянии активных тектонических процессов на биологические объекты поднимался исследователями неоднократно [39–42]. Поскольку выделенный для исследований участок находится в зоне сочленения активных в голоцене сейсмогенерирующих разломов [17], наряду с радоном возможно влияние на растения различных комплексов геохимических и геофизических факторов. Для проверки этого предположения в дальнейшем планируется проведение исследования содержания радионуклидов, микро- и макроэлементов в системе почва – растение, а также детальная геоморфологическая оценка территории.

Заключение

Исследования, проведенные в локальной сейсмически активной зоне Горного Алтая в долине р. Кызыл-Ярык, показали гетерогенность популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* по репродуктивным характеристикам растений. Микропопуляции, находящиеся на участках с различным уровнем объемной

активности почвенного радона (262–1162 Бк/м³), значительно различались по длине, массе, ширине и индексу плодов, числу выполненных семян, лабораторной всхожести и энергии прорастания растений, а также имели разную степень корреляционной зависимости (0,3–0,7) между массой плодов и числом выполненных семян. Анализ частоты встречаемости растений с различной массой плодов и семенной продуктивностью показал смещение распределения этих параметров в сторону больших значений по сравнению с контрольной микропопуляцией. Высокой частотой встречаемости растений с низким числом семян в плодах характеризовались микропопуляции как с самым высоким эманационным полем радона (1162 Бк/м³), так и с самым низким (262 Бк/м³). В микропопуляциях с самым высоким уровнем объемной активности почвенного радона увеличивалось разнообразие формы плодов, их семенной продуктивности и вкусовых вариаций, в том числе проявление рецессивного признака – безгоречности плодов. Установлена зависимость между уровнем эманации радона и частотой встречаемости растений с безгоречными (горькими) плодами. Влияние уровня объемной активности радона на изменчивость других показателей репродуктивной способности было несущественным. Возможно влияние недифференцированного комплекса факторов, связанных с активными тектоническими процессами, на формирование и развитие репродуктивных органов растений.

Литература

1. Биологический контроль окружающей среды: генетический мониторинг : учеб. пособие для студ. высш. проф. образования / С.А. Гераськин, Е.И. Сарапульцева, Л.В. Цаценко и др. / ред. С.А. Гераськина, Е.И. Сарапульцевой. М. : Изд. центр «Академия», 2010. 208 с.
2. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдиминова О.А. От микроспоры – к сорту / отв. ред. В.А. Вахитов. М. : Наука, 2010. 174 с.
3. Анисимова Г.М., Лянгузова И.В., Шамров И.И. Влияние условий загрязнения окружающей среды на репродукцию растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / ред. Т.Б. Батыгина. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 532–535.
4. Мазная Е.А., Лянгузова И.В. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб. : ВВМ, 2010. 195 с.
5. Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* s.l) // Экология. 1999. № 3. С. 189–196.
6. Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н., Северюхина О.А. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды // Экология. 2002. № 6. С. 432–437.
7. Лянгузова И.В. Влияние аэротехногенного загрязнения на прорастание семян и рост проростков дикорастущих растений // Физиология растений. 2011. № 6. С. 844–852.
8. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: учеб. пособие; Институт биол. КарНЦ РАН. Петрозаводск : Карельский науч. центр РАН, 2011. 77 с.
9. Sethy S.K. Ghosh S. Effect of heavy metals on germination of seeds // J. Nat. Sci. Biol. Med. 2013. № 4(2). PP. 272–275. doi: [10.4103/0976-9668.116964](https://doi.org/10.4103/0976-9668.116964)

10. Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Косицин А.В., Ильинская Н.Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчеданных рудопоявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л. : Наука, 1983. С. 22–42.
11. Handy M.R., Hirth G., Novius N. (Eds.) Tectonic Faults: Agents of Change on a Dynamic Earth. Cambridge : MIT Press, 2007. 446 p.
12. Boyarskikh I.G., Shitov A.V. Intraspecific variability of plants: the impact of active local faults // Man and the Geosphere / ed. I.V. Florinsky. New York : Nova Science, 2010. PP. 145–167.
13. Боярских И.Г., Васильев В.Г., Кукушкина Т.А. Изменение метаболизма *Lonicera caerulea* L. (Caprifoliaceae) в тектонически активной зоне Горного Алтая (Северо-Чуйский хр.) // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 2. С. 114–119.
14. Боярских И.Г., Шитов А.В. Особенности внутривидовой изменчивости плодов *Lonicera caerulea* L. в связи с активными геологическими процессами Горного Алтая // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 348. С. 143–147.
15. Куликова А.И., Боярских И.Г. Особенности формирования репродуктивных структур у тератной формы *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) // Ботанический журн. 2014. Т. 99, № 2. С. 193–205.
16. Куликова А.И., Боярских И.Г. Репродуктивная способность *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая // Сибирский экологический журнал. 2015. № 4. С. 608–616. doi: [10.15372/SEJ20150412](https://doi.org/10.15372/SEJ20150412)
17. Agatova A., Nepov R. Dating strong prehistoric earthquakes and estimating their recurrence interval applying radiocarbon analysis and dendroseismological approach – case study from SE Altai (Russia) // International Journal of Geohazards and Environment. 2016. № 2 (3). PP. 131–149. doi: [10.15273/ijge.2016.03.014](https://doi.org/10.15273/ijge.2016.03.014)
18. Spivak A.A. Manifestation of fault zones in geophysical fields // Geodynamics & Tectonophysics. 2014. № 5 (2). PP. 507–525. doi: [10.5800/GT-2014-5-2-0138](https://doi.org/10.5800/GT-2014-5-2-0138)
19. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1973. 283 с.
20. Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М. : Наука, 2002. 160 с.
21. Плеханова М.Н. Классификатор рода *Lonicera* L. подсекции *Caeruleae* Rehd. (Жимолость). Л. : ВИР, 1988. 25 с.
22. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М. : Наука, 1980. 64 с.
23. ГОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. Минск, 1998. 28 с.
24. Phartyal S., Kondo T., Hoshino Y., Baskin C., Baskin J. Morphological dormancy in seeds of the autumn-germinating shrub *Lonicera caerulea* var. *emphyllocalix* (Caprifoliaceae) // Plant Species Biology. 2009. Vol. 24. PP. 20–26. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00232.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00232.x)
25. Glantz S.A. Primer of Biostatistics. 7th ed. New York : McGraw-Hill, 2012. 320 p.
26. Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург : Академкнига, 2003. 244 с.
27. Шемберг М.А., Шемберг Е.Н. Изменчивость и структура популяций *Lonicera pallasii* Ledeb. в средней Сибири // Растительные ресурсы. 1994. Т. 30, № 4. С. 29–35.
28. Теплюк Н.Ю., Евтухова О.М., Шемберг М.А. Индивидуальная изменчивость морфологических и химических признаков жимолости голубой Красноярского края // Химия растительного сырья. 2003. № 7 (1). С. 87–91.
29. Pandolfini T. Seedless fruit production by hormonal regulation of fruit set // Nutrients. 2009. № 1. PP. 168–177. doi: [10.3390/nu1020168](https://doi.org/10.3390/nu1020168)
30. Боярских И.Г. Биологические особенности представителей *Lonicera caerulea* L. s.l. : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2004. 209 с.

31. Веселов Д.С. Веселов С.Ю., Высоцкая Л.Б., Кубоярова Г.Р., Фархутдинов Р.Г. Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом / отв. ред. Ф.М. Шакирова. М. : Наука, 2007. 158 с.
32. Прокопьев И.А., Филиппова Г.В., Шеин А.А., Габышев Д.В. Влияние городского техногенного загрязнения на морфологические, биохимические характеристики и семенную продуктивность ромашки аптечной // Экология. 2014. № 1. С. 22–29. doi: [10.7868/S0367059713060097](https://doi.org/10.7868/S0367059713060097)
33. Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Белых Е.С. Майстренко Т.А., Brown J.E. Оценка репродуктивной способности *Pinus sylvestris*, произрастающей в условиях хронического воздействия радионуклидов уранового и ториевого рядов // Экология. 2011. № 5. С. 355–360.
34. Heier L.S., Teien H.C., Oughton D., Tollefsen K.E., Olsvik P.A., Rosseland B.O., Lind O.C., Farmen E., Skipperud L., Salbu B. Sublethal effects in Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to mixtures of copper, aluminium and gamma radiation // Journal of Environmental Radioactivity. 2012. PP. 33–34. doi: [10.1016/j.jenvrad.2012.04.004](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2012.04.004)
35. Geras'kin S.A., Kim J.K., Dikarev V.G., Oudalova A.A., Dikareva N.S., Spirin Y.V. Cytogenetic effects of combined radioactive (¹³⁷Cs) and chemical (Cd, Pb, and 2, 4-D herbicide) contamination on spring barley intercalary meristem cells // Mutat. Res. 2005. Vol. 586. PP. 147–159.
36. Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Вахрушева О.М. Оценка вклада факторов радиационной и химической природы в формирование биологических эффектов в популяции горошка мышиного с территории складирования отходов радиевого производства (пос. Водный, Республика Коми) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2014. Т. 54, № 1. С. 85–95. doi: [10.7868/S0869803114010068](https://doi.org/10.7868/S0869803114010068)
37. Man and the Geosphere / ed. by I.V. Florinsky. New York : Nova Science Publishers Inc., 2010. 385 p.
38. Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б., Беляев В.В., Бурлаков П.С. Влияние тектонических нарушений (дегазация, наведенные токи, вариации геомагнитного поля) севера Русской плиты на окружающую среду (на примере Архангельской области) // Вестн. КРАУНЦ. 2009. № 2 (14). С. 77–89.
39. Trifonov V.G., Karakhanian A.S. Active faulting and human environment // Tectonophysics. 2004. Vol. 380, №3–4. PP. 287–294. doi: [10.1016/j.tecto.2003.09.025](https://doi.org/10.1016/j.tecto.2003.09.025)
40. Heads M. Biogeographical affinities of the New Caledonian biota: a puzzle with 24 pieces // Journal of Biogeography. 2010. № 37. PP. 1179–1201. doi: [10.1111/j.1365-2699.2010.02311.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02311.x)
41. Syvorotkin V.L. Hydrogen degassing of the Earth: Natural disasters and the biosphere // Man and the Geosphere / ed. Florinsky I.V. New York : Nova Science Publishers, 2010. PP. 307–347.
42. Вьюхина А.А., Омельченко Е.И., Шиманская Е.И., Чохели В.А., Вардуни Т.В. Применение методов биотестирования для индикации закономерностей варьирования фенотипических и цитогенетических изменений растений-индикторов в зависимости от степени тектонической нарушенности зоны произрастания // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2013. № 1. С. 45–51.

Поступила в редакцию 16.01.2020 г.; повторно 06.07.2020 г.;
принята 27.10.2020 г.; опубликована 29.12.2020 г.

Авторский коллектив:

Боярских Ирина Георгиевна – доцент, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории интродукции пищевых растений, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-6212-0129>

E-mail: irina_2302@mail.ru

Волкова Людмила Романовна – ст. лаборант лаборатории интродукции пищевых растений, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: 97lyudmila-volk@mail.ru

Для цитирования: Боярских И.Г., Волкова Л.Р. Изменчивость репродуктивной способности *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) в сейсмоактивной зоне Горного Алтая (Северо-Чуйский хр., р. Кызыл-Ярык) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 52. С. 48–70. doi: 10.17223/19988591/52/3

For citation: Boyarskykh IG, Volkova LR. Variability of the reproductive ability of *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) in the seismically active zone of the Altai Mountains (Severo-Chuisky range, Kyzyl-Yaryk valley). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:48-70. doi: 10.17223/19988591/52/3 In Russian, English Summary

Irina G. Boyarskykh, Lyudmila R. Volkova

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

Variability of the reproductive ability of *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae) in the seismically active zone of the Altai Mountains (Severo-Chuisky range, Kyzyl-Yaryk valley)

Seismically active areas of tectonic faults create specific inhomogeneous living conditions of plant populations and can thereby determine their structure. Studies of the reaction of plant reproductive structures to geoecological anomalies associated with active tectonic processes are practically absent. The aim of this work was to study the variability of the reproductive characteristics of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* plants in the local seismic zone of the Altai Mountains.

We carried out studies in 2017 in the valley of the Kyzyl-Yaryk river (Altai Republic, Kosh-Agachsky district) (See Fig. 1), which was formed in the junction zone of seismic-generating faults active in the Holocene that are the boundaries of the North Chuy Range, Kurai intermountain basin and Chagan-Uzun massif and separating the Kurai and Chuisky depressions. We isolated 5 micropopulations of the Altai subspecies of blue honeysuckle - *L. caerulea* subsp. *altaica* in areas differing in volumetric activity of the radon emanation field (262-1162 Bq / m³) for research. Fifty fruits were selected in each micropopulation of *L. caerulea* subsp. *altaica* from 20 plants. We examined the morphometric characteristics and taste of the fruits, the number of full seeds and immature ovules in the fruits, the ratio of the number of full seeds to the total number of seeds and ovules, the correlation between the characters, as well as the seed germination capacity and germination readiness. The taste of the fruits was evaluated by the organoleptic method on a 5-point scale of taste variations based on the degree of bitterness in the fruits. To determine seed germinating capacity and germination readiness, germination was performed in Petri dishes at room temperature. We evaluated germination readiness on the 5th day, where *n* is the number of seeds and *N* is the number of seeds germinated during this period. For each micropopulation, we analyzed data for intragroup homogeneity using the χ^2 method. Student's *t*-test, Fisher's exact test and one-way ANOVA analysis were used to test statistically significant differences in reproductive characteristics, as well as to assess the correlation between them.

The analysis of variance (ANOVA) showed that the values of the Fisher criterion for the length, width, index, weight of the fruit and the number of seeds in them considerably exceed the critical value, which indicates a reliable effect of the place of plant growth on all these parameters at a 95-99% probability level. For individual test

micropopulations, significant differences were found in the morphometric characteristics and seed productivity of plant fruits in comparison to the control micropopulation (the area with the lowest level of radon emanation field) (See Fig. 2, 3, 4 and 5). An analysis of the frequency of occurrence of plants with different weight and seed productivity of the fruits from the studied micropopulations showed a shift in the distribution of these parameters towards larger values, compared to the control micropopulation (See Fig. 6). The seeds collected in the control micropopulation were characterized by the least germination (See Fig. 8) and the shortest germination period (See Fig. 9). In the studied population, the average and close degree of correlation between the weight of the fruit and the number of full seeds was established; the reliability of the correlation varied depending on the place of plant growth. Plants in the *L. caerulea* subsp. *altaica* in the valley of the Kyzyl-Yaryk river were characterized by high polymorphism of the fruit shape. The frequency of occurrence of plants with oval fruits was significantly lower than in populations of *L. caerulea* subsp. *altaica* in other areas of the Altai Mountains. In micropopulations under the influence of a higher level of volumetric activity of subsoil radon, the variety of fruit shapes (See Fig. 3) and their taste variations (See Fig. 7) increased, including an increase in the expression of the recessive trait *L. caerulea*, the absence of bitter fruits (bitter-free fruits). The correlation between the level of radon emanation and the frequency of occurrence of plants with bitter fruits was significant at $p < 0.01$. The influence of the level of radon emanation on the variability of morphometric characteristics of the fruit, seed productivity, germination and germination energy of the seeds was not significant. The heterogeneity of the population of the *L. caerulea* subsp. *altaica*, according to the features of the generative sphere, suggests a possible influence of a complex of factors associated with active tectonic processes on the formation and development of plant reproductive organs.

The paper contains 9 Figures and 42 References.

Key words: *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*; morphometry; seed productivity; germination capacity and readiness; radon; active tectonic fault.

References

1. *Biologicheskii kontrol' okruzhayushchey sredy: geneticheskii monitoring: ucheb. Posobie* [Biological control of the environment: Genetic monitoring. Textbook]. Geras'kin SA and Sarapul'tseva EI, editors. Moscow: Akademiya Publ.; 2010. 208 p. In Russian
2. Batygina TB, Gorbunova VYu, Titova GE, Sel'dimirova OA. Ot mikrospory – k sortu [From microspore to variety]. Vakhitov VA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2010. 174 p. In Russian
3. Anisimova GM, Lyanguzova IV, Shamrov II. Vliyanie usloviy zagryazneniya okruzhayushchey sredy na reproduksiyu rasteniy [Effects of environmental pollution on plant reproduction]. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems]. Batygina TB, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 2000: pp. 532-535. In Russian
4. Maznaya EA, Lyanguzova IV. Ekologo-populyatsionnyy monitoring yagodnykh kustarnichkov pri aerotekhnogennom zagryaznenii [Ecological and population monitoring of berry shrubs under aerotechnogenic pollution]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2010. 195 p. In Russian
5. Zhuykova TV, Pozolotina VN, Bezel' VS. Different strategies of plant adaptation to toxic environmental pollution with heavy metals: an example of *Taraxacum officinale* s.l. *Russian J Ecology*. 1999;30(3):166-173.
6. Zhuykova TV, Bezel' VS, Pozolotina VN, Severyukhina OA. The reproductive capacity of plants in a gradient of chemical environment pollution. *Russian J Ecology*. 2002;33(6):407-412. doi: 10.1023/A:1020951514763

7. Lyanguzova IV. Effect of industrial air pollution on wild plant seed germination and seedling growth. *Russian J Plant Physiology*. 2011;58(6):991-998. doi: [10.1134/S1021443711060136](https://doi.org/10.1134/S1021443711060136)
8. Titov AF, Talanova VV, Kaznina NM. Fiziologicheskie osnovy ustoychivosti rasteniy k tyazhelym metallam: uchebnoe posobie [The physiological basis of plant resistance to heavy metals. Textbook]. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy tsentr Rossiyskoy akademii nauk Publ.; 2011. 77 p. In Russian
9. Sethy SK, Ghosh S. Effect of heavy metals on germination of seeds. *J. Nat. Sci. Biol. Med.* 2013;4(2):272-275. doi: [10.4103/0976-9668.116964](https://doi.org/10.4103/0976-9668.116964)
10. Alekseeva-Popova NV, Igoshina TI, Kositsin AV, Il'inskaya NL. Ustoychivost' k tyazhelym metallam (Pb, Zn, Cu) otdel'nykh vidov i populyatsiy estestvennykh fitotsenozov iz rayona mednokolchedannykh rudoproyavleniy [Resistance to heavy metals (Pb, Zn, Cu) of certain species and populations of natural phytocoenoses from the area of copper-rock ores]. In: *Rasteniya v ekstremal'nykh usloviyakh mineral'noy pitaniya* [Plants in extreme conditions of mineral nutrition]. Shkol'nik Mya and Alekseeva-Popova NV, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. pp. 22-42. In Russian
11. Handy MR, Hirth G, Hovius N. Tectonic faults: Agents of change on a dynamic Earth. Cambridge: MIT Press Publ.; 2007. 446 p.
12. Boyarskikh IG, Shitov AV. Intraspecific variability of plants: The impact of active local faults. In: *Man and the Geosphere*. Florinsky IV, editor. New York: Nova Science Publ.; 2010:145-167.
13. Boyarskikh IG, Vasil'ev VG, Kukushkina TA. Change of metabolism *Lonicera caerulea* L. (Caprifoliaceae) in tectonic active zone of the Mountain Altai (North Chuya range). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2011;2(8):114-119. In Russian
14. Boyarskikh IG, Shitov AV. Peculiarities of intrapopulation variability of fruit of *Lonicera caerulea* L. in connection with active geological processes of Gorny Altai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2011;348:143-147. In Russian
15. Kulikova AI, Boyarskikh IG. Peculiarities of reproductive structures formation in the abnormal form of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Caprifoliaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical J.* 2014;99(2):193-205. In Russian, English Summary
16. Kulikova AI, Boyarskikh IG. Reproductive ability of *Lonicera caerulea* (caprifoliaceae) in the local area of geological and geophysical heterogeneity in the Altai mountains. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;4:503-511. doi: [10.15372/SEJ20150412](https://doi.org/10.15372/SEJ20150412)
17. Agatova A, Nepop R. Dating strong prehistoric earthquakes and estimating their recurrence interval applying radiocarbon analysis and dendroseismological approach – case study from SE Altai (Russia). *Int J Geohazards and Environment*. 2016;(3):131-149. doi: [10.15273/ijge.2016.03.014](https://doi.org/10.15273/ijge.2016.03.014)
18. Spivak AA. Manifestation of fault zones in geophysical fields. *Geodynamics & Tectonophysics*. 2014;5(2):507-525. doi: [10.5800/GT-2014-5-2-0138](https://doi.org/10.5800/GT-2014-5-2-0138)
19. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy [Forms of intraspecific variability of woody plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 283 p. In Russian
20. Skvortsov AK, Kuklina AG. Golubye zhimolosti: Botanicheskoe izuchenie i perspektivy kul'tury v sredney polose Rossii [Blue honeysuckles: Botanical study and cultural prospects in the middle belt of Russia]. Moscow: Nauka Publ.; 2002. 160 p. In Russian
21. Plekhanova MN. Klassifikator roda *Lonicera* L. podsektzii Caeruleae Rehd. (Zhimolost') [Classifier of the genus *Lonicera* L. of the sub-section Caeruleae Rehd. (Honeysuckle)]. Leningrad: VIR Publ.; 1988. 25 p. In Russian
22. *Metodicheskie ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov* [Methodological guidelines for seed science of introducers]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 p. In Russian
23. *GOST 13056.6-97. Semena derev'ev i kustarnikov. Metod opredeleniya vskhozhesti* [Seeds of trees and shrubs. Germination method]. Minsk. 1998. 28 p. In Russian

24. Phartyal S, Kondo T, Hoshino Y, Baskin C, Baskin J. Morphological dormancy in seeds of the autumn-germinating shrub *Lonicera caerulea* var. *emphyllocalix* (Caprifoliaceae). *Plant Species Biology*. 2009;24:20-26. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00232.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00232.x)
25. Glantz SA. Primer of Biostatistics. 7 th ed. New York: McGraw-Hill Publ.; 2012. 320 p.
26. Pozolotina VN. Otdalennye posledstviya deystviya radiatsii na rasteniya [Remote consequences of impact radiation on plants]. Yekaterinburg: Akademkniga Publ.; 2003. 244 p. In Russian
27. Shemberg MA, Shemberg EN. Izmenchivost' i struktura populyatsiy *Lonicera pallasii* Ledeb. v sredney Sibiri [Variability and structure of *Lonicera pallasii* Ledeb. populations in Central Siberia]. *Rastitel'nye resursy*. 1994;30(4):29-35. In Russian
28. Teplyuk NYu, Evtukhova OM, Shemberg MA. Individual'naya izmenchivost' morfologicheskikh i khimicheskikh priznakov zhimolosti goluboy Krasnoyarskogo kraya [Individual variability of morphological and chemical traits of the blue honeysuckle in Krasnoyarsk region]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya = Chemistry of Plant Raw Material*. 2003;7(1):87-91. In Russian
29. Pandolfini T. Seedless Fruit production by hormonal regulation of fruit set. *Nutrients*. 2009;1:168-177. doi: [10.3390/nu1020168](https://doi.org/10.3390/nu1020168)
30. Boyarskikh IG. *Biologicheskie osobennosti predstaviteley Lonicera caerulea L. s.l.*: [Biological features of *Lonicera caerulea* L. s.l. representatives. Cand Sci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden SB RAS; 2004. 209 p. In Russian
31. Veselov DS, Veselov SYu, Vysotskaya LB, Kuboyarova GR, Farkhutdinov RG. Gormony rasteniy: regulyatsiya kontsentratsii, svyaz' s rostom i vodnym obmenom [Plant hormones: Concentration regulation, association with growth and water metabolism]. Shakirova FM, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2007. 158 p. In Russian
32. Prokop'ev IA, Filippova GV, Shein AA, Gabyshev DV. Impact of urban anthropogenic pollution on seed production, morphological and biochemical characteristics of chamomile, *Matricaria chamomila* L. *Russian J Ecology*. 2014;1:18-23. doi: [10.7868/S0367059713060097](https://doi.org/10.7868/S0367059713060097)
33. Evseeva TI, Geras'kin SA, Belykh ES, Maystrenko TA, Brown JE. Assessment of the reproductive capacity of *Pinus sylvestris* growing under conditions of chronic exposure to radionuclides of uranium and thorium series. *Russian J Ecology*. 2011;5:355-360. doi: [10.1134/S1067413611050055](https://doi.org/10.1134/S1067413611050055)
34. Heier LS, Teien HC, Oughton D, Tollefsen KE, Olsvik PA, Rosseland BO, Lind OC, Farmen E, Skipperud L, Salbu B. Sublethal effects in Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to mixtures of copper, aluminium and gamma radiation. *J Environmental Radioactivity*. 2012;33-34. doi: [10.1016/j.jenvrad.2012.04.004](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2012.04.004)
35. Geras'kin SA, Kim JK, Dikarev VG, Oudalova AA, Dikareva NS, Spirin YV. Cytogenetic effects of combined radioactive (¹³⁷Cs) and chemical (Cd, Pb, and 2, 4-D herbicide) contamination on spring barley intercalary meristem cells. *Mutation Research*. 2005;586:147-159.
36. Evseeva TI, Geras'kin SA, Vakhrusheva OM. Evaluation of the partial contribution of naturally occurring radionuclides and nonradioactive chemically toxic elements in formation of biological effects within the Vicia Cracca population inhabiting the area contaminated with uranium-radium production wastes in the Komi Republic. *Radiation Biology. Radioecology*. 2014;1(54):85-95. doi: [10.7868/S0869803114010068](https://doi.org/10.7868/S0869803114010068) In Russian
37. *Man and the Geosphere*. Florinsky IV, editor. New York: Nova Science Publ.; 2010. 385 p.
38. Kutinov YuG, Chistova ZB, Belyaev VV, Burlakov PS. The Northern part of the Russian plate: effects of the tectonic structures on the environment (case study for Arkhangelsk region). *Bulletin of Rfychatka Regional. Association "Educational-Scientific Center". Earth Sciences*. 2009;2(14):77-89. In Russian

39. Trifonov VG, Karakhanian AS. Active faulting and human environment. *Tectonophysics*. 2004;3-4(380):287-294. doi: [10.1016/j.tecto.2003.09.025](https://doi.org/10.1016/j.tecto.2003.09.025)
40. Heads M. Biogeographical affinities of the New Caledonian biota: a puzzle with 24 pieces. *J Biogeography*. 2010;37:1179-1201. doi: [10.1111/j.1365-2699.2010.02311.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02311.x)
41. Syvrotkin VL. Hydrogen degassing of the Earth: Natural disasters and the biosphere. In: *Man and the Geosphere*. Florinsky IV, editor. New York: Nova Science Publ.; 2010:307-347.
42. V'yukhina AA, Omel'chenko EI, Shimanskaya EI, Chokheli VA, Varduni TV. Application of biotesting methods for indicating patterns of phenotypic variation and cytogenetic changes plants-indicators depending on the extent of tectonic dislocation of growth zone. *Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus Region. Natural Sciences*. 2013;1:45-51. In Russian

*Received 16 January 2020; Revised 06 July 2020;
Accepted 27 October 2020; Published 29 December 2020.*

Author info:

Boyarskykh Irina G, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Senior Researcher, Laboratory of Food Plant Introduction, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-6212-0129>

E-mail: irina_2302@mail.ru

Volkova Lyudmila R, Senior Assistant, Laboratory of Food Plant Introduction, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaia Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: 97lyudmila-volk@mail.ru