

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2023

№ 64

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, 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 завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 9–12 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

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

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Воробьев Д.С. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)
Громовых Т.И. – отв. редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – отв. редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Кулижский С.П. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Чернова О.Д. – 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); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Книгма 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); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лушагин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Олеников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.А.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Торчик В.И.** (Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор В.Г. Лихачева; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; оригинал-макет Е.Г. Шумской; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 29.12.2023 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 16,6. Тираж 50 экз. Заказ № 5778. Цена свободная. Дата выхода в свет 14.02.2024 г.

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

© Томский государственный университет, 2023

**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: 9-12 months

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

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

Contact the Journal

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

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

EDITORIAL COUNCIL

Vorobiev DS - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Pokrovsky OS - Co Editor-in-Chief, National Centre for Scientific Research, Toulouse, France

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

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

Gromovyykh TI - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Denisov EV - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRMС, Tomsk, Russia

Dorogina OV - Editor, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

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

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

Kulizhskiy SP - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

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

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

Chernova OD - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor VG Lihacheva; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy EG Shumskaya; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 29.12.2023. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 16,6. Circulation is 50 copies. Orders No 5778. Open price. Date of publication 14.02.2024.

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

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Енчилик П.Р., Клинк Г.В., Пеунова А.А., Прилипова Е.С., Сергеева Е.А., Соболев Н.С., Семенков И.Н. Постагrogenная динамика рН, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в почвах различного гранулометрического состава национального парка «Смоленское Поозерье» (Россия)	6
---	---

БОТАНИКА

Крюкова А.В., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Особенности морфологии и семенная продуктивность касатика сибирского (<i>Iris sibirica</i> L., Iridaceae Juss.) в Зауралье Республики Башкортостан	30
Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Катаева Т.Н., Чернова О.Д., Прокопьева Е.С. Репродуктивная биология <i>Rhodiola rosea</i> в природных условиях Горного Алтая	52
Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Бутенкова А.Н., Чернова О.Д., Катаева Т.Н., Прокопьева Е.С., Мачкин Е.Ю. Эколого-биологические особенности <i>Rhodiola algida</i> на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Республика Алтай)	81
Ревушкин А.С., Чигодайкина Д.С. География полей Южной Сибири	107
Чувазов А.В., Голуб В.Б. Расположение растений-неофитов дельты р. Волги на градиенте увлажнения по результатам анализа геоботанической базы данных	122

ЗООЛОГИЯ

Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология большой синицы <i>Parus major</i> (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири	143
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Романова С.Б. Эколого-биологические особенности <i>Mertensia sibirica</i> при интродукции на юге Западной Сибири	163
Зиннер Н.С., Некратова А.Н., Тюлькевич К.В., Буглова Л.В. Влияние изменений климата на реакцию растений-интродуцентов в условиях юга Сибири	177
Кириченко К.Ю., Пикула К.С., Чайка В.В., Анисимова А.А., Черноусов В.А., Паршин С.Г., Агошков А.И., Гридасов А.В., Паршина Ю.С., Погодаев А.В., Голохваст К.С. Оценка кратковременного влияния наночастиц подводной сварки на двухстворчатого моллюска <i>Arca boucardi</i>	191

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Enchilik PR, Klink GV, Peunova AA, Prilipova ES, Sergeeva EA, Sobolev NS, Semenov IN. Postagrogenic Dynamics of pH, Electrical Conductivity and Redox Potential in Soils of Diverse Texture at the Smolensk Poozerie National Park (Russia)	6
--	---

BOTANY

Kryukova AV, Mustafina AN, Abramova LM, Golovanov YaM, Muldashev AA. Morphology Features and Seed Productivity of <i>Iris sibirica</i> L. (Iridaceae Juss.) in the Trans-Urals of the Bashkortostan Republic	30
Prokopyev AS, Yamburov MS, Kataeva TN, Chernova OD, Prokopyeva ES. Reproductive Biology of <i>Rhodiola rosea</i> under Wild Conditions of the Altai Mountains	52
Prokopyev AS, Yamburov MS, Butenkova AN, Chernova OD, Kataeva TN, Prokopyeva ES, Machkinis EYu. Ecological and biological features of <i>Rhodiola algida</i> on the territory of the Akkol mountain-glacial basin (Altai Republic)	81
Revushkin AS, Chigodaykina DS. Geography of the wormwoods of Southern Siberia	107
Chuvashov AV, Golub VB. The Impact of Location of Neophyte Plants in the Volga River Delta on the Moisture Gradient According to the Results of the Geobotanical Database Analysis	122

ZOOLOGY

Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV. Breeding biology of the great tit <i>Parus major</i> (L., 1758) in the south-east of Western Siberia	143
---	-----

ECOLOGY

Belaeva TN, Butenkova AN, Romanova SB. Ecological and Biological Features of <i>Mertensia sibirica</i> during Introduction in the South of Western Siberia	163
Zinner NS, Nekratova AN, Tyulkevich KV, Buglova LV. The Influence of Climate Change on the Response of Introduced Plants in the Conditions of Southern Siberia	177
Kirichenko KY, Pikula KS, Chaika VV, Anisimova AA, Chernousov VA, Parshin SG, Agoshkov AI, Gridasov AV, Parshina YS, Pogodaev AV, Golokhvast KS. Evaluation of the short-term effect of underwater welding nanoparticles on the <i>Arca boucardi</i> bivalve mollusk	191

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.41

doi: 10.17223/19988591/64/1

Постагрогенная динамика рН, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в почвах различного гранулометрического состава национального парка «Смоленское Поозерье» (Россия)

**Полина Романовна Енчилик¹, Галина Викторовна Клиник²,
Алиса Алексеевна Пеунова³, Елена Сергеевна Прилипова⁴,
Елизавета Алексеевна Сергеева⁵, Николай Сергеевич Соболев⁶,
Иван Николаевич Семенов⁷**

^{1, 3, 4, 5, 6, 7} *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

^{1, 7} *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*

² *Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия*

¹ *polimail@inbox.ru*

² *galkaklink@gmail.com*

³ *peunovaalisa@yandex.ru*

⁴ *starchikova.e.s@gmail.com*

⁵ *lisa.sergeeva2204@mail.ru*

⁶ *kolyhome2000@yandex.ru*

⁷ *semenkov@geogr.msu.ru*

Аннотация. Постагрогенное восстановление почв характерно для многих лесных территорий Европейской России. Поэтому необходимо понимать трансформацию химических свойств, влияющих на качество почвы в таёжной зоне. В национальном парке «Смоленское Поозерье» изучена дифференциация водородного показателя, окислительно-восстановительного потенциала и электропроводности генетических горизонтов почв разного гранулометрического состава под растительностью стадий постагрогенной сукцессии: агроценозом, лугом и лесом с возрастом древостоя < 30 лет, 30–50 лет, 50–65 лет и > 66 лет. Величина рН гумусового горизонта луговых почв лёгкого гранулометрического состава выше, чем лесных, за счет сельскохозяйственных мероприятий и меньшей буферной способности. В супесчаных почвах рН среды меняется на большей глубине и проявляется контрастнее, чем в суглинистых. Водородный показатель материнских пород супесчаных почв восстанавливается до природного уровня на более поздних стадиях сукцессии. Окислительно-восстановительный потенциал органогенных горизонтов в луговых почвах ниже, чем в лесных. В гумусовых горизонтах суглинистых почв в процессе восстановления он изменяется контрастнее, чем в супесчаных. В минеральных горизонтах песчаных и супесчаных почв окислительно-восстановительный потенциал зависит от рН. Степень влияния сельскохозяйственной деятельности на электропроводность почв зависит от гранулометрического состава: в супесчаных почвах внесение удобрений способствует увеличению электропроводности, а на суглинистые почвы, благодаря их высокой буферной способности, воздействие несущественно. Внутри исследованных групп

почв максимальная вариабельность у электропроводности (коэффициент вариации 14–136%). Вариабельность величины pH и окислительно-восстановительного потенциала существенно ниже: 1–18 и 1–22% соответственно. Из-за высокой пространственной вариабельности электропроводности для целей исследования её временной изменчивости рекомендуется большее количество повторностей с комплексным определением физико-химических свойств почв.

Ключевые слова: агрохимические показатели, плодородие почвы, сельское хозяйство, физико-химические свойства почв, хроносерия

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (госзадание № I.4; полевые и химико-аналитические работы) и Российского научного фонда (проект № 21-74-20171; интерпретация результатов).

Для цитирования: Енчилик П.Р., Клинк Г.В., Пеунова А.А., Прилипова Е.С., Сергеева Е.А., Соболев Н.С., Семенов И.Н. Постагрогенная динамика pH, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в почвах различного гранулометрического состава национального парка «Смоленское Поозерье» (Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 6–29. doi: 10.17223/19988591/64/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/1

Postagrogenic Dynamics of pH, Electrical Conductivity and Redox Potential in Soils of Diverse Texture at the Smolensk Poozerie National Park (Russia)

Polina R. Enchilik¹, Galina V. Klink², Alisa A. Peunova³, Elena S. Prilipova⁴, Elizaveta A. Sergeeva⁵, Nikolay S. Sobolev⁶, Ivan N. Semenov⁷

^{1, 3, 4, 5, 6, 7} *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

^{1, 7} *Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

² *Institute for Information Transmission Problems named after A.A. Kharkevich RAS, Moscow, Russian Federation*

¹ *polimail@inbox.ru*

² *galkaklink@gmail.com*

³ *peunovaalisa@yandex.ru*

⁴ *starchikova.e.s@gmail.com*

⁵ *lisa.sergeeva2204@mail.ru*

⁶ *kolyhome2000@yandex.ru*

⁷ *semenkov@geogr.msu.ru*

Summary. Postagrogenic soil restoration is typical for many areas of European Russia. Therefore, it is necessary to understand the transformation of chemical properties that affect soil quality. Oxidation-reduction potential (Eh), electrical conductivity (EC), and pH value of humus and mineral horizons were studied in the Smolenskoye Poozerie National Park (55°32'N, 31°24'E) soils under the vegetation of different stages of postagrogenic succession: agrocenosis, meadow, and forest with diverse age of the tree stand: <30 years, 30–50 years, 50–65 years, and > 66 years old. The variability of the chemical properties of soils under vegetation within one stage of succession was also investigated.

According to the tree stand age of forests and field soils descriptions, the stage of postagrogenic succession was determined for 76 soil sampling sites (See Table 1). Within one day after sampling in an aqueous suspension, the pH value was determined using an Expert-pH pH meter (Saint Petersburg, Russia). EC and Eh were measured using a COM80 EC/TDS meter HM DIGITAL (USA, South Korea). Data processing and calculation of descriptive statistics was carried out in the MC Excel (2013) and Statistica 8 programs: Spearman correlation analysis, coefficient of variation, nonparametric Wilcoxon test (See Table 2, Table 3).

The pH value of the humus horizon of sandy soils under meadows is higher than that of soils under forests (See Figure 1). In sandy soils, due to lower buffer capacity, pH value changed at a greater depth and changes were more noticeable than in loamy soils. In parent materials, i.e. sands, pH value was restored to the natural level at later stages of succession. The redox potential of organic soil horizons depended on the pH value and vegetation. Eh was lower in meadows than in forest soils. In humus horizons, it changed more contrast in loamy soils than in sandy soils. In mineral horizons of sandy soils, Eh depended on the pH value (see Table 1). The electrical conductivity of post-agrogenic soils of the Smolenskoye Poozerye National Park depended on soil texture. In sandy soils, the application of fertilizers increased EC. Mixing and plowing of loamy soils resulted in decrease of EC. In the studied groups of soils under diverse vegetation, the variability was maximum for EC (the coefficient of variation was 14-136%, see Table 2), which confirmed the dependence of this property not only on vegetation and anthropogenic impact, but also parent materials and topography. The variability of pH and Eh was lower (the coefficient of variation was 1-18% and 1-22%, respectively). For studying temporal variability of soil EC, a larger number of replicates with a comprehensive determination of the physicochemical properties is recommended due to the high spatial variability.

The article contains 2 Figures, 4 Tables and 65 References.

Keywords: ecological indicators, agriculture, chronosequence, physical and chemical properties of soils, soil fertility, space-for-time substitution

Funding: This work was supported by MSU (grant №I.4: field and laboratory work) and RSF (grant № 21-74-20171: data processing).

For citation: Enchilik PR, Klink GV, Peunova AA, Prilipova ES, Sergeeva EA, Sobolev NS, Semenov IN. Postagrogenic Dynamics of pH, Electrical Conductivity and Redox Potential in Soils of Diverse Texture at the Smolensk Poozerie National Park (Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:6-29. doi: 10.17223/19988591/64/1

Введение

Со второй половины XX в. многие пахотные земли были заброшены в результате упадка сельского хозяйства, это привело к естественному лесовосстановлению. За счет увеличения площади выводимых из использования пахотных земель образовались постагрогенные экосистемы. Такое явление характерно для многих территорий центра Европейской России, основная часть этих земель (45% их общей площади) расположена в южнотаежной зоне [1, 2]. На месте прежних сельскохозяйственных угодий развиваются постагрогенные фитоценозы, что не может не влиять на морфологические, физико-химические, химические и биологические свойства почв [3]. Характер и направление изменений зависят от разных факторов, однако механизмы их воздействия на свойства почв остаются малоизученными.

Восстановление бывших сельскохозяйственных угодий протекает по классической сукцессии в направлении формирования зональных лесных экосистем [4–7], где важную роль играет смена растительности и состава почвенной макрофауны, участвующей в преобразовании опада.

Согласно О.В. Шопиной [7], постагрогенное восстановление лесных почв Смоленского Поозерья происходит в несколько этапов. В первые 7–10 лет после прекращения распашки под залежными лугами формируются дернина и подстилка, а пахотный горизонт Р преобразуется в серогумусовый постагрогенный (АУра). На следующем этапе (20–30 лет) под мелколиственным или молодым хвойным лесом вследствие минерализации опада, накапливается грубый гумус и формируется пронизанный корнями гумусовый слабо развитый горизонт W. Далее мощность этого горизонта увеличивается, что приводит к формированию горизонта, схожего по свойствам с природным АУра. Главные отличия АУра от природного гумусового горизонта заключаются в его большей мощности и однородности.

При исследовании постагрогенного восстановления почв необходимо понимание изменения химических свойств почв, влияющих на их функционирование при смене условий их формирования в ходе сукцессии. Водородный показатель влияет на растворимость и биодоступность многих веществ [8–11], разнообразие почвенных бактерий [12]. С электропроводностью (ЕС) связаны различные свойства и характеристики: емкость катионного обмена, засоление, концентрация питательных веществ, в том числе удобрений, а также остаточная влажность и гранулометрический состав [13–15].

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) зависит от интенсивности разложения некоторых веществ, нитрификации, денитрификации, метаногенеза, выбросов парниковых газов [16–18]. Кроме того, Eh и рН почвы в значительной степени влияют на растительность, и, наоборот, растения меняют почвенную кислотность и окислительно-восстановительный потенциал, особенно в ризосфере [19].

Подробно описанные изменения морфологических свойств постагрогенных почв и растительности [20–23] весьма тесно связаны с рядом химических и биологических свойств почв [24–28]. Так, на поздних стадиях восстановления сельскохозяйственных и постагрогенных почв Владимирской [29] и Костромской областей [23, 28] снижались значения рН и плодородие почв. Постагрогенная динамика рН, Eh и ЕС генетических горизонтов почв на разных стадиях сукцессии на настоящий момент изучена недостаточно, хотя эти факторы очень важны для оценки интенсивности и качества восстановления почв.

Цель работы – оценка внутрипрофильной дифференциации водородного показателя, окислительно-восстановительного потенциала и электропроводности в автоморфных почвах легкого и тяжелого гранулометрического состава разных стадий постагрогенной сукцессии. В рамках нашего исследования мы проверяли следующие научные гипотезы. 1. От пахотных почв к восстановившимся после распашки за счет поступления хвойного опада увеличивается кислотность. В почвах легкого гранулометрического состава с меньшей буферностью изменения рН в процессе восстановления протекают быстрее, чем

в суглинистых. 2. Вне зависимости от гранулометрического состава, в пахотных почвах окислительно-восстановительный потенциал ниже, чем в почвах на поздних стадиях сукцессии (фоновых). 3. Изменение электропроводности постагрогенных почв зависит от их гранулометрического состава.

Материал и методы

Национальный парк «Смоленское Поозерье» (55°32'00" N, 31°24'00"E) расположен между Валдайской и Смоленско-Московской возвышенностями в 70 км к северу от г. Смоленска (Россия) и в 100 км восточнее г. Витебска (Беларусь) в области умеренно континентального климата в переходной полосе между подтаежными широколиственно-хвойными и хвойными лесами [30]. Почвообразующие породы разнообразны по гранулометрическому составу, представлены валунными суглинками, супесями, флювиогляциальными песками, озерно-ледниковыми отложениями. Их сложные сочетания обуславливают высокую пестроту почвенного и растительного покрова [1, 30, 31]. Согласно почвенно-экологическому районированию России, почвы национального парка «Смоленское Поозерье» принадлежат к провинции Среднерусских южнотаёжных дерново-мелко- и неглубоко-подзолистых почв [32].

На территории Смоленского Поозерья заброшенные пашни зарастают лесом либо вначале проходят луговую стадию [33]. В зависимости от этапа восстановления и возраста лесов постагрогенные почвы территории делят на 7 групп [7]. По карте лесной таксации 2015 г. и полевым описаниям определена стадия постагрогенной сукцессии сообщества для 76 участков почвенного опробования, выполненным на выровненных поверхностях между речья (табл. 1): 0 – пашня – агрофитоценозы с низким биологическим разнообразием и молодыми (пашня годичной давности) залежами; 1 – луг – залежные луговые сообщества; 2 – молодые сосняки и березняки (древостой < 30 лет); 3 – средневозрастные (30–50 лет) сосняки и березняки *Betula pendula* Roth, иногда с примесью ели *Picea abies* (L.) H. Karst.; 4, 5 – леса 50–65 лет и 66–180 лет соответственно. Почвы последней группы приняты за условный фон. Более подробное описание почв и растительности данных стадий постагрогенной сукцессии представлено в статье [7]. Исследованные почвы развивались преимущественно на валдайских моренных отложениях. Почвы разделены по гранулометрическому составу на основе данных полевого описания. В одну группу были объединены песчаные и супесчаные почвенные разности, во вторую – суглинистые. Такая группировка сохраняется далее по тексту и на иллюстрациях.

Генетические горизонты исследованных почв объединены в группы согласно Классификации (2004): органогенные (О, Н) / грубогумусовые, т.е. возникшие в верхней части старопахотного горизонта в ходе естественного лесовосстановления (W, АО, ао), органоминеральные (АУ и переходные к нему, Р и АУра), элювиальные (Е, ЕL, BEL), срединные (ВН, ВНf, Вf, ВС, ВТ), порода (С).

Таблица 1 [Table 1]

**Группы изученных почв национального парка «Смоленское Поозерье»
под растительностью разных стадий постагрогенной сукцессии
[Groups of the “Smolenskoye Poозerye” National Park soils under the vegetation
of different stages of postagrogenic succession]**

Группа [Groups]	(Су)песчаные почвы [sandy soils]			Суглинистые почвы [loamy soils]		
	Название [Soils, WRB [65]] (N*)	Гори- зонты, n [Horizons], n	Диапазоны глубин гори- зонтов (см) [Depth, cm]	Название [Soils] (n*)	Гори- зонты, n [Horizons], n	Диапазоны глубин гори- зонтов (см) [Depth, cm]
0	Агрозем [Anthrosols] (2)	P, 4 (AY), 3 (E), 1 (BH), 3 C, 15	5–20 15–50 32–40 40–70 40–70	Агрозем [Anthrosols] (3)	P, 6 BT, 1	0–20 5–70
1	Серогумусо- вая пост- агрогенная [Arenosol] (1)	W, 2 AYpa, 3 C, 5	0–2 15–20 40–82	Серогуму- совая пост- агрогенная [Arenosol] (2)	W, 1 AYpa, 3 C, 1	0–10 5–20 40–70
	Дерново- подбур пост- агрогенный [Podzol] (1)	AYpa, 3 BF, 1 C, 1	0–20 30–50 50–100	Дерново- подзолистая постагро- генная [Retisol] (3)	W, 1 AYpa, 6 EL, 6 BT, 3 C, 1	0–2 5–30 20–60 60–70 60–120
2	Псаммозем [Arenosols] (2)	O, 1 W, 1 C, 10	0–3 0–3 3–90	Дерново- подзолистая постагро- генная [Retisol] (1)	AYpa, 3 BEL, 2 BT, 0 C, 0	0–20 60–70 60–70 30–70
	Серогумусо- вая постагро- генная регра- дированная [Arenosol] (1)	ao, 1 AYpa, 2 C, 1	3–6 5–20 40–50	Серогуму- совая пост- агрогенная реградиро- ванная [Umbrisol] (2)	W, 1 AYpa, 4 C, 2	0–3 5–20 40–70
3	Дерново- подбур пост- агрогенный реградиро- ванный [Podzol] (1)	W, 1 AYpa, 3 BF, 1 C, 1	0–3 7–38 40–50 60–70	Дерново- подзолистая постагро- генная ре- градирован- ная [Retisol] (6)	W, 3 AYpa, 15 EL, 2 BT, 7 C, 4	0–3 3–50 30–70 40–70 70–80
	Дерново- подзол пост- агрогенный реградиро- ванный [Podzol] (1)	O, 1 AYpa, 2 E, 1 BF, 1 C/D, 1	3–6 7–20 40–50 60–70 60–80			

Группа [Groups]	(Су)песчаные почвы [sandy soils]			Суглинистые почвы [loamy soils]		
	Название [Soils, WRB [65]] (N*)	Гори- зонты, n [Horizons], n	Диапазоны глубин гори- зонтов (см) [Depth, cm]	Название [Soils] (n*)	Гори- зонты, n [Horizons], n	Диапазоны глубин гори- зонтов (см) [Depth, cm]
4	Подзол [Podzol] (1)	O, 1 E, 3 BHF, 2 BFg, 3 Cg, 0	2–1 5–25 25–35 35–50 50–70	Дерново- подзолистая [Retisol] (4)	O, 1 AY, 8 EL, 2 BT, 3 C, 1	0–3 1–20 60–70 40–90 70–90
	Серогуму- совая [Arenosol] (6)	O, 7 AY, 15 C, 14	0–3 30–40 40–70			
	Дерново- подбур [Podzol] (5)	OH, 2 W, 1 AY, 11 BF, 8 C, 8	0–3 3–5 5–20 20–40 40–70	Серогуму- совая [Umbrisols] (4)	W, 1 AY, 10 C, 2	0–10 5–10 20–50
5	Дерново- подбур [Podzol] (8)	O, 4 W, 3 AY, 11 E, 2 BHF, 1 BF, 7 C, 26	0–8 2–20 10–50 30–70	Дерново- подзолистая [Retisol] (5)	AY, 10 EL, 5 BT, 3 C, 2	0–20 20–40 30–50 50–70
	Серогуму- совая [Arenosol] (13)	O AY C	0–3 0–20 40–70			
	Дерново- подзол [Podzol] (2)	O, 2 H, 1 E, 3 BF, 5 C, 2	1–5 5–20 20–40 40–50 50–80			

Примечание. *N – количество профилей [number of profiles], n – количество проб [number of samples].

Образцы отбирали в июле 2021 г. из генетических горизонтов почв каждого участка (см. табл. 1). В течение одного дня после пробоотбора в водной суспензии определяли величину pH (соотношение почва: раствор 1:2,5) на pH-метре «Эксперт-pH» [34, 35], EC (1:5) [34, 36] и Eh (1:2,5) на EC/TDS метре COM80 [37]. Обработка данных и расчёт описательной статистики произведен в программах MS Excel 2013 и Statistica 8. Для оценки связей между показателями pH, Eh и EC проводился корреляционный анализ Спирмана [38]. Вариабельность физико-химических свойств почв в каждой выборке оценена с помощью коэффициента вариации (C_v , %). Для определения значимости различий свойств почв на разных стадиях сукцессии использован непараметрический критерий Уилкоксона. Различия считали значимыми при уровне $p < 0,05$ [39].

Результаты

Водородный показатель. Органогенные и пахотные горизонты почв ранних (0–2) стадий сукцессии слабокислые (табл. 2). Почвы под лесом с возрастом древостоя старше 30 лет сильнокислые и кислые. Вариабельность величины рН органогенных горизонтов почв под молодым лесом (< 30 лет) составляет 2–24% и слабо увеличивается к более поздним стадиям. В органо-минеральных горизонтах почв легкого гранулометрического состава медианные значения рН значимо ($p = 0,03$) снижаются от нейтральных и слабокислых значений в пахотных и луговых почвах до сильнокислых в лесу возрастом 30–50 лет (табл. 2, рис. 1).

Таблица 2 [Table 2]

Описательная статистика свойств горизонтов изученных групп почв национального парка «Смоленское Поозерье» под растительностью разных стадий постагрогенной сукцессии
[Descriptive statistics for chemical properties of the horizons of groups of soils studied at the “Smolenskoye Poozerye” National Park under the vegetation cover of different stages of postagrogenic succession]

Группа почв* [Groups]	n*	pH			Eh, mV			EC, μS/cm		
		Медиана [Median]	Cv,%	p*	Медиана [Median]	Cv,%	p	Медиана [Median]	Cv,%	p
Органогенные горизонты всех изученных почв [Organogenic topsoil (O horizons, all soils)]										
0	1	6,1	—	—	321	—	—	25	—	—
1	3	6,1	2	0,25	346	15	1	104	83	1
2	4	6,3	13	0,13	310	22	0,62	17	115	0,13
3	5	4,1	16	1	480	5	1	50	71	0,37
4	13	4,7	18	1	429	9	1	63	102	0,39
5	20	4	24	—	431	15	—	72	65	—
Песчаные и супесчаные почвы [sandy soils]										
Гумусовые горизонты [Organo-mineral horizons (A-horizons)]										
0	4	6,7	13	0,25	355	5	0,13	85	73	0,13
1	10	5,8	17	0,03	424	15	0,75	62	73	0,03
2	2	4,9	1	0,045	432	1	0,47	7	20	0,48
3	10	4,2	12	0,34	462	13	0,75	29	67	0,75
4	29	4,9	11	0,34	441	7	0,71	33	96	0,7
5	43	4,9	18	—	445	11	—	27	111	—
Элювиальные горизонты [E-horizons]										
0	1	7,4	—	—	345	—	—	49	—	—
1	3	5,5	3	0,25	419	20	0,25	11	14	1
3	1	3,8	—	—	493	—	—	5	—	—
4	5	4	28	0,61	435	13	0,37	69	107	0,37
5	6	4,2	11	—	496	5	—	31	80	—
В-горизонты [B-horizons]										
0	2	7,4	0	0,48	355	2	0,48	66	47	0,48
3	2	4,1	3	0,48	429	14	0,48	16	96	0,48
4	14	4,6	14	1	439	7	0,18	76	86	1
5	17	4,1	13	—	481	10	—	18	126	—
Почвообразующая порода [C-horizons]										
0	9	6,7	7	0,01	347	6	0,04	29	82	0,72
1	5	6,3	2	0,07	351	8	0,29	54	65	0,72
2	11	6,8	14	0,003	290	13	0,003	19	40	0,75

Группа почв* [Groups]	n*	pH			Eh, mV			EC, $\mu\text{S/cm}$		
		Медиана [Median]	Cv,%	p*	Медиана [Median]	Cv,%	p	Медиана [Median]	Cv,%	p
3	1	4,3	—	—	404	—	—	183	—	—
4	24	5	10	—	423	9	—	29	109	—
5	30	4,9	15	—	420	10	—	26	130	—
Суглинистые почвы [loamy soils]										
Гумусовые горизонты [A-horizons]										
0	6	5,7	3	0,22	388	5	0,04	29	136	0,68
1	8	5,7	10	0,07	301	22	0,28	42	103	0,72
2	9	5,5	6	0,13	422	13	0,72	73	29	0,04
3	12	4,7	13	0,34	469	12	0,34	56	45	0,75
4	19	4,7	17	0,75	412	13	0,75	60	118	0,75
5	10	5	14	—	433	5	—	59	62	—
Элювиальные горизонты [E-horizons]										
1	1	5,5	—	—	430	—	—	10	—	—
2	1	5,3	—	—	437	—	—	74	—	—
3	6	5,2	13	0,61	452	11	0,13	46	52	0,61
4	2	5,1	19	0,48	438	10	0,48	79	86	0,48
5	4	5,4	21	—	408	3	—	63	69	—
В-горизонты [B-horizons]										
0	1	5,8	—	—	355	—	—	17	—	—
1	2	5,2	3	0,48	437	9	0,48	62	105	0,48
2	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	6	4,5	5	1	460	10	1	66	88	1
4	4	5,4	20	1	416	14	1	58	136	1
5	3	4,6	13	—	408	7	—	58	88	—
Почвообразующая порода [C-horizons]										
1	2	5,7	1	0,48	362	21	0,48	41	41	0,48
2	5	5,2	9	0,48	463	14	0,48	20	92	0,48
3	3	4,3	7	0,48	437	7	0,48	29	75	0,48
4	4	5,9	12	0,48	391	11	0,48	61	78	0,48
5	2	6,1	15	—	323	1	—	62	33	—

Примечание. *Группы почв: 0 – пашня; 1 – луг; 2 – лес < 30 лет; 3 – лес 30–50 лет; 4 – лес 50–65 лет; 5 – лес > 66 лет. n – количество проб. p – уровень значимости различий между фоновыми почвами (5-я группа) и другими; **полужирным** выделены $p < 0,05$.

[Note. *Soil groups: 0 – agrocenosis, 1 – meadow, 2–4 – forest with different age of the tree stand: 2 – <30 years, 3 – 30–50 years, 4 – 50–65 years, and 5 – > 66 years old. n – number of samples. p – level of significance of differences between background soils (group 5) and others; $p < 0.05$ **bold** indicates significant differences with p value < 0.05].

В суглинистых почвах различия незначимы ($p > 0,05$). Вариабельность водородного показателя органоминеральных горизонтов (су)песчаных и суглинистых почв менее 20%. Элювиальные горизонты песчаных почв рассмотренных групп значимо не отличаются по водородному показателю. Хотя стоит отметить, что ее медианные значения снижаются от 7,4 на пашне до 3,8–4,0 в почвах под лесом возрастом старше 30 лет. При этом в суглинистых почвах всех стадий восстановления медианные значения величины pH находятся в более узком диапазоне (4,5–5,8). Вариабельность водородного показателя песчаных и супесчаных почв в элювиальном горизонте достигает максимальных значений ($C_v = 28\%$). Водородный показатель альфегумусовых (BF, BHF и BH) горизонтов почв лёгкого гранулометрического

состава варьирует в более широком диапазоне (от 4,1 до 7,4), чем в суглинистых (от 4,5 до 5,8) при понижении от луговых почв к почвам под молодыми лесами. Во всех группах почв С_v водородного показателя < 20%. В материнских породах легкого гранулометрического состава на первых трех стадиях сукцессии (пашня, луг, лес < 30 лет) величина рН значимо выше ($p = 0,003\text{--}0,04$) относительно фоновых почв, вероятно, за счет известкования и миграции избыточных щелочных растворов в нижележащие горизонты. Величина рН почв снижается до 4,3 на более поздних стадиях (лес > 30 лет) сукцессии. Водородный показатель суглинистых пород в рассматриваемых группах почв значимо не отличается. В материнских породах всех групп почв С_v водородного показателя < 15%.

Полученные результаты по рН почв, на которую в большей степени влияет характер растительности, позволяют объединить рассмотренные почвы в две группы: формирующиеся под лесами и лугами. Показатель рН гумусового горизонта луговых почв лёгкого гранулометрического состава значимо выше, чем лесных ($p = 0,006$, табл. 3). В нижних горизонтах эта тенденция сохраняется, но значимость различий теряется (рис. 2).

Таблица 3 [Table 3]

Описательная статистика химических свойств горизонтов луговых и лесных почв
[Descriptive statistics for chemical properties of the soil horizons at meadow and forests]

Почвы* [Soils]		рН				Eh, mV			ЕС, $\mu\text{S/cm}$		
		n	Медиана [Median]	С _v , %	p	Медиана [Median]	С _v , %	p	Медиана [Median]	С _v , %	p
Гумусовый горизонт [Ogano-mineral horizons (A-horizons)]											
S	M	14	5,9	18	0,006	376	15	0,42	72	74	0,18
	F	86	4,9	16	–	444	10	–	30	104	–
L	M	14	5,7	8	0,1	377	17	0,02	29	127	0,42
	F	50	5,0	15	–	423	12	–	62	83	–
Элювиальный горизонт [E-horizons]											
S	M	4	5,6	16	0,13	382	18	0,62	13	87	0,62
	F	12	4,1	20	–	479	11	–	53	142	–
L	M	1	5,5	–	–	430	–	–	10	–	–
	F	12	5,3	14	–	439	9	–	52	74	–
В-горизонт [B-horizons]											
S	M	2	7,4	0	0,48	355	2	0,48	66	47	0,48
	F	33	4,2	14	–	456	10	–	30	108	–
L	M	3	5,3	7	0,25	410	13	1	17	112	1
	F	13	4,6	15	–	451	11	–	60	111	–
Почвообразующая порода [C-horizons]											
S	M	14	6,4	6	1	349	7	0,18	32	74	0,01
	F	68	5,1	19	–	416	15	–	21	124	–
L	M	2	5,7	1	0,48	362	21	0,48	41	41	0,48
	F	14	5,2	14	–	404	14	–	48	87	–

Примечание. *S – песчаные и супесчаные, L – суглинистые, M – под луговой растительностью, F – под лесной растительностью; p – уровень значимости различий между фоновыми почвами (5-я группа) и другими; **полужирным** выделены $p < 0,05$.

[Note. S – sandy soils, L – loamy soils, M – soils under meadow, F – soils under forest; p – level of significance of differences between background soils (group 5) and others; $p < 0.05$ **bold** indicates significant differences with p value < 0.05].

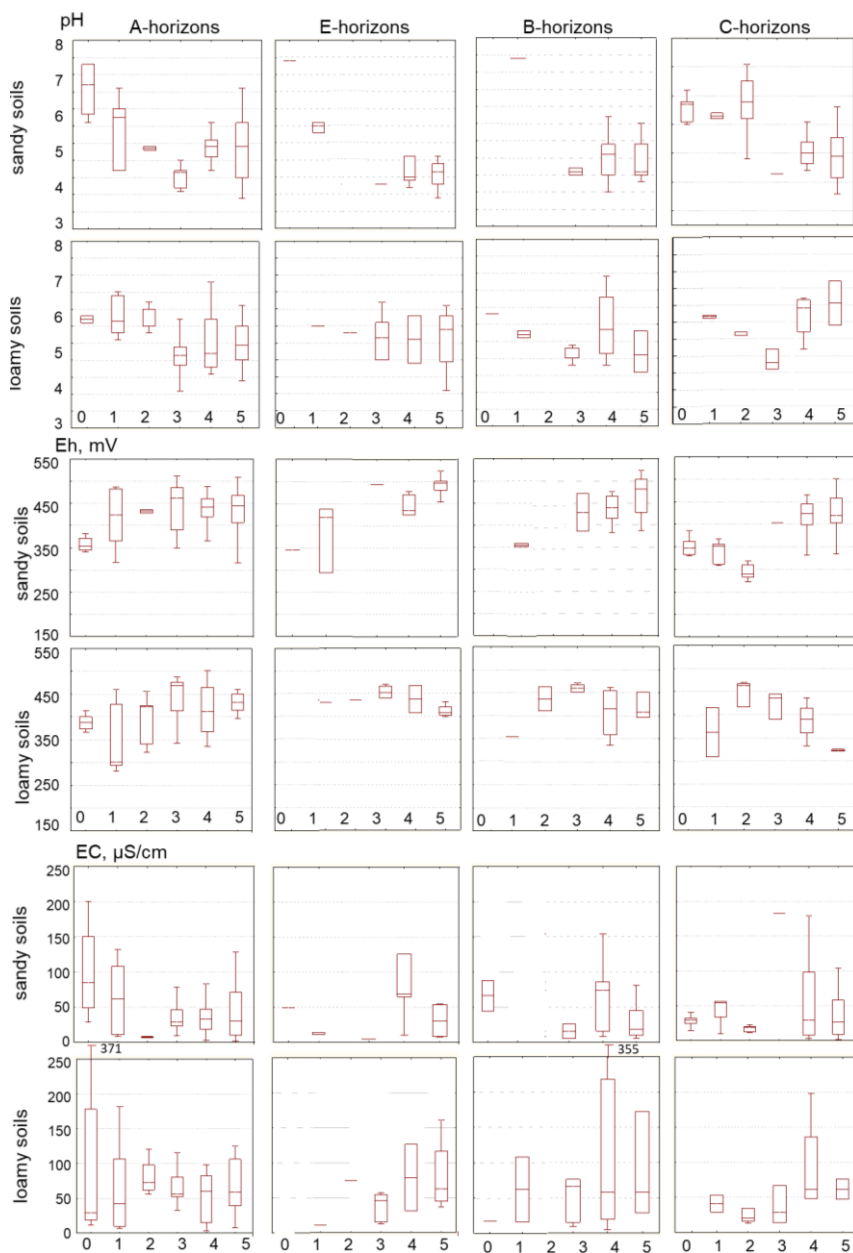


Рис. 1. Дифференциация pH, Eh и ЕС в горизонтах почв национального парка «Смоленское Поозерье» на разных стадиях восстановления после распашки: 0 – пашня; 1 – луг; 2 – лес < 30 лет; 3 – лес 30–50 лет; 4 – лес 50–65 лет; 5 – фон (лес > 66 лет). Горизонтальная линия – медиана. Границы прямоугольника – первый и третий квартили. Усы – полтора межквартильных интервала

[Fig. 1. Differentiation of pH, Eh, and EC in the soil horizons of the Smolenskoye Poozerie National Park at the different stages of post-agrogenic succession: 0 - arable lands; 1 - meadow; 2 - forest < 30 years; 3 - forest 30-50 years old; 4 - forest 50-65 years old; 5 - background (forest > 66 years old). Horizontal line - median, boundaries of the rectangle - first-third quartiles, whiskers - 1.5 interquartile range]

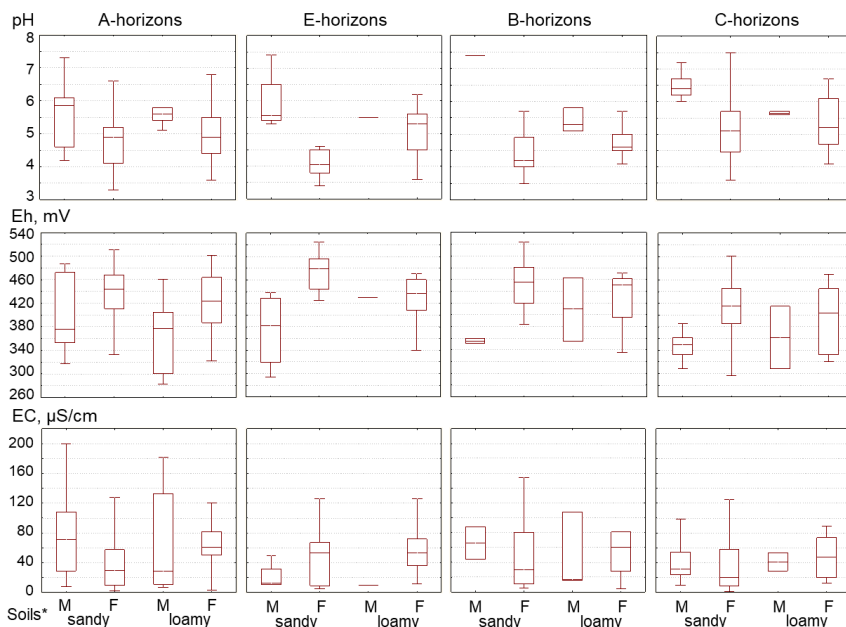


Рис. 2. Дифференциация pH, Eh и EC в горизонтах почв национального парка «Смоленское Поозерье» под луговой (М) и лесной (F) растительностью
[Fig. 2. Differentiation of pH, Eh, and EC in soil horizons in the Smolenskoye Poozerie National Park under meadow (M) and forest (F) vegetation]

Окислительно-восстановительный потенциал. В органогенных горизонтах почв Смоленского Поозерья, формирующихся под травянистой растительностью, Eh незначительно ниже относительно почв под лесной растительностью (см. табл. 2). Вариабельность этого показателя максимальна в молодом лесу (< 30 лет). Гумусовые горизонты агропочв легкого гранулометрического состава характеризуются пониженным Eh относительно луговых и лесных почв, в которых медианное значение Eh возрастает с увеличением возраста леса. В суглинистых почвах под лесом Eh значительно выше, чем в пахотных ($p = 0,04$). Вариабельность показателя в гумусовом горизонте обследованных групп менее 15%. В элювиальных горизонтах почв на уровне тенденции можно отметить увеличение Eh на поздних стадиях сукцессии и максимальную вариабельность значений показателя в луговых почвах легкого гранулометрического состава (см. табл. 2, рис. 1). В иллювиальном горизонте (су)песчаных и суглинистых почв Eh растет от лугов к лесам. Eh в материнских породах (су)песчаных агропочв ниже, чем в почвах лесов возрастом старше 30 лет ($p = 0,04$). В горизонтах породы суглинистых почв наибольшими медианными значениями Eh характеризуются луговые почвы (463 мВ).

Окислительно-восстановительный потенциал луговых почв во всех горизонтах ниже, чем в лесных (см. табл. 3, рис. 2). Но только в гумусовых горизонтах суглинистых почв наблюдаемые различия значимы ($p = 0,02$).

Электропроводность. В органогенных горизонтах медианные значения ЕС повышаются от пахотных почв к луговым и лесным при наибольшей

вариабельности в последних ($C_v > 100\%$, см. табл. 2). В гумусовых горизонтах (су)песчаных почв (см. табл. 2, рис. 1) ЕС незначительно снижалась от пахотных и луговых почв к лесным, а в суглинистых почвах повышалась ($p = 0,03$ и $0,04$ соответственно) при максимальных C_v электропроводности в лесных (су)песчаных почвах и пахотных суглинистых (см. табл. 2). Нижележащие минеральные горизонты (су)песчаных и суглинистых почв всех стадий пост-агрогенной сукцессии обладают схожей электропроводностью (см. табл. 2).

Вариабельность ЕС исследуемых почв выше, чем у величины pH и Eh (см. табл. 2). При этом суглинистые почвы обладают большей вариабельностью ЕС, чем (су)песчаные.

В верхней части луговых и лесных почв ЕС значимо не отличается (см. табл. 3, рис. 2). Только в (су)песчаных породах она значимо повышена в лесных почвах относительно луговых ($p = 0,01$).

Анализ корреляционных связей между исследованными свойствами в органоминеральных и минеральных горизонтах почв показал, что водородный показатель песчаных и супесчаных почв (табл. 4) и значения окислительно-восстановительного потенциала обратно пропорциональны. При этом в органоминеральных горизонтах эта связь в наибольшей степени проявляется в луговых почвах ($r = -0,9$), а в минеральных горизонтах – в лесных ($r = -0,8$). В органоминеральных горизонтах суглинистых почв наблюдается схожая тенденция. Однако в минеральных горизонтах зависимость проявляется в меньшей степени.

Таблица 4 [Table 4]

Корреляции между показателями в горизонтах почв
[Correlations between properties in horizons of soil groups]

Показатели [Properties]	(Су)песчаные [Sandy]			(Су)глинистые [Loamy]		
	pH/Eh	pH/EC	Eh/EC	pH/Eh	pH/EC	Eh/EC
Группа почв [Groups of soils]	Все горизонты [All horizons]					
0	-0,71	-0,35	0,25	-0,02	-0,54	-0,08
1	-0,87	0,08	-0,18	-0,76	0,65	-0,49
2	-0,91	0,37	-0,59	-0,87	0,73	-0,63
3	-0,25	0,04	-0,29	-0,28	0,25	-0,09
4	-0,63	0,004	-0,10	-0,69	0,76	-0,52
5	0,01	0,13	-0,14	-0,50	0,49	-0,13
Все [All soils]	-0,23	0,07	-0,06	-0,62	0,49	-0,32
Группа почв [Groups of soils]	Органоминеральные горизонты (А-горизонты) [Oganomineral horizons (A-horizons)]					
0	-0,94	-0,65	0,44	0,22	-0,50	-0,30
1	-0,95	0,00	-0,13	-0,73	0,81	-0,63
2	–			-0,96	0,30	-0,40
3	-0,16	-0,28	-0,16	-0,17	0,86	-0,34
4	-0,71	-0,35	0,19	-0,68	0,84	-0,57
5	0,13	0,16	0,03	-0,31	0,73	-0,22
Все [All soils]	-0,01	0,11	-0,07	-0,63	0,54	-0,36

Показатели [Properties]	(Су)песчаные [Sandy]			(Су)глинистые [Loamy]		
	pH/Eh	pH/EC	Eh/EC	pH/Eh	pH/EC	Eh/EC
Группа почв [Groups of soils]	Минеральные горизонты (Е, В, С-горизонты) [Mineral horizons (E, B, C-horizons)]					
0	-0,64	0,03	0,08	—		
1	-0,56	0,63	-0,52	-0,76	-0,52	0,18
2	-0,83	0,00	-0,32	-0,76	0,85	-0,71
3	-0,93	0,75	-0,54	-0,41	-0,01	0,07
4	-0,64	0,12	-0,15	-0,93	0,64	-0,52
5	-0,52	0,41	-0,31	-0,64	0,32	0,01
Все [All soils]	-0,81	0,03	-0,04	-0,65	0,39	-0,26

Примечание. * красным отмечены корреляции с $p < 0,05$.

[Note. * red indicates significant correlations with p value < 0.05].

В ораноминеральных горизонтах суглинистых луговых почв и почв под средне- и старовозрастными лесами pH напрямую зависит от ЕС. В минеральных горизонтах, напротив, эта связь в большей степени выражена в почвах под молодым лесом. В почвах легкого гранулометрического состава связь между pH и ЕС не выявлена.

Между электропроводностью и окислительно-восстановительным потенциалом слабая отрицательная зависимость (см. табл. 4). Значимая обратная корреляция в почвах молодого леса (-0,6).

Обсуждение

На начальных стадиях сукцессии нейтральная реакция органоминеральных горизонтов почв может быть следствием известкования почв при распахке [30–42] и преобладания опада травянистых растений, представленного в большей степени злаками (с доминированием *Festuca rubra*) и видами родов *Artemisia* и *Potentilla* [7], обладающих высокой зольностью [43, 44]. На третьей стадии pH близко к фоновым значениям, что говорит о восстановлении гумусовых горизонтов на этой стадии сукцессии [23, 28, 29]. Отсутствие значимых различий водородного показателя суглинистых почв на разных стадиях восстановления после распахки обусловлено повышенной буферной способностью почв тяжелого гранулометрического состава [45]. Это подтверждают ранее полученные экспериментальные данные, что при внесении одной и той же дозы извести наибольший сдвиг значений pH происходил на супесчаных почвах, наименьший – на тяжелосуглинистых [46]. Однако незначительное подкисление гумусовых горизонтов суглинистых почв на более поздних стадиях сукцессии указывает на медленное восстановление почв тяжелого гранулометрического состава [47]. Увеличение значений pH в песчаных и супесчаных материнских породах под молодыми лесами (< 30 лет), вероятно, является следствием миграции щелочных растворов Са и Mg, возникших при известковании, в нижележащие горизонты.

Низкая вариабельность величины pH в горизонтах исследованных почв согласуется с данными по пахотному горизонту агро-дерново-подзолистых

почв базы «Чашниково» (Московская область), где у величины $pH_{Cv} = 4\text{--}11\%$ на участке 200×200 м [48]. Аналогичные результаты представлены и в других работах [49–52]. Снижение варьирования водородного показателя почв на поздних стадиях постагрогенной сукцессии, вероятно, связано с дифференциацией химических свойств и гранулометрического состава пахотной почвы, неоднородности которой сглаживаются при восстановлении зональных почв, что уже отмечалось ранее [23].

В результате сельскохозяйственного использования Eh почв может как повышаться, так и понижаться [19, 53, 54]. Известкование и распашка вызывают значительное увеличение этого показателя в пахотных почвах [55]. Уплотнение, травосеяние и внесение органических удобрений, напротив, снижают окислительно-восстановительный потенциал [56], что наблюдается на первых стадиях сукцессии в гумусовых горизонтах суглинистых почв и в (су)песчаных породах, обследованных нами. В породах под молодыми лесами (< 30 лет) снижение Eh обусловлено более щелочными условиями среды [57].

Пространственная вариабельность Eh почв зависит от изменчивости микробиологической активности, растительной ассоциации и степени антропогенного воздействия [58]. Внутри групп исследованных почв национального парка «Смоленское Поозерье» эти показатели однородны, что может быть причиной низкой вариабельности Eh .

Электропроводность почв легкого гранулометрического состава в природных условиях ниже, чем в почвах тяжелого [59–62]. На электропроводность почв легкого гранулометрического состава большее влияние оказывает химическое воздействие сельского хозяйства. Так, увеличению EC в пахотных и луговых песчаных и супесчаных почвах могут способствовать удобрения, содержащие электролиты. На почвах тяжелого гранулометрического состава в меньшей степени отражается влияние сельскохозяйственной деятельности благодаря их высокой буферной способности. В суглинистых почвах исходно выше содержание электролитов, поэтому внесение электролитов с удобрениями менее значимо. Высокая вариабельность EC исследованных почв обусловлена влиянием изменчивых внутри почвенных групп природных факторов: увлажненностью почв, гранулометрическим и минералогическим составом, содержанием органического вещества, порозностью и температурой [63, 64], которые во многом зависят не только от характера растительности и степени антропогенной нагрузки, но и от неоднородности почвообразующих пород и положения разреза в рельефе [55].

Заключение

Естественное лесовосстановление бывших сельскохозяйственных угодий и смена растительных сообществ с лугов на хвойные леса в национальном парке «Смоленское Поозерье» сопровождается подкислением почв за счет кислого опада хвойных деревьев, вымывания и разрушения известковых и минеральных удобрений в нижнюю часть профиля. В наибольшей

мере наблюдаемые изменения водородного показателя проявляются в гумусовых горизонтах (су)песчаных почв с меньшей буферной способностью относительно суглинистых. В (су)песчаных почвах антропогенное воздействие достигает материнской породы, и величина рН восстанавливается на более поздних стадиях постагрогенной сукцессии.

Окислительно-восстановительный потенциал органогенных горизонтов суглинистых почв зависит от состава растительности и увеличивается в лесных почвах. В минеральных горизонтах рН среды незначительно влияет на окислительно-восстановительный потенциал (су)песчаных почв.

Изменение электропроводности при сельскохозяйственном воздействии зависит от гранулометрического состава почв: внесение удобрений увеличивает ЕС относительно фоновых значений в гумусовых горизонтах (су)песчаных почв, а механическое перемешивание – снижает в суглинистых.

В однотипных выборках пространственная вариабельность изученных показателей увеличивается от рН и Eh к ЕС. В отношении последнего из-за высокой пространственной вариабельности труднее оценить изменения в почвах разных стадий постагрогенной сукцессии, поэтому для целей исследования временной изменчивости электропроводности рекомендуется большее количество повторностей с комплексным определением физико-химических свойств почв, таких как увлажненность, температура, содержание органического вещества, гранулометрический и минералогический состав.

Список источников

1. Ershov D.V., Gavriluk E.A., Koroleva N.V., Belova E.I., Tikhonova E.V., Shopina O.V., Titovets A.V. et al. Natural Afforestation on Abandoned Agricultural Lands during Post-Soviet Period: A Comparative Landsat Data Analysis of Bordering Regions in Russia and Belarus // *Remote Sensing*. 2022. Vol. 14 (2). Art. 322. doi: 10.3390/rs14020322
2. Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М. : Геос, 2010. 416 с.
3. Hooker T.D., Compton J.E. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment // *Ecological Applications*. 2003. Vol. 13 (2). P. 99–313.
4. Lyuri D.I., Karelin D.V., Kudikov A.V., Goryachkin S.V. Changes in soil respiration in the course of the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone // *Eurasian Soil Science*. 2013. № 46. P. 935–947. doi: 10.1134/S1064229313070041
5. Vladychensky A.S., Telesnina V.M., Ivanko M.V. Changes in the humus state of forest soils of the European territory and Siberia during the withdrawal from agricultural use // *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2006. Vol. 61, № 3. P. 3–10.
6. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мостовая А.С., Овсепян Л.А., Телеснина В.М., Личко В.И., Баева Ю.И. Влияние процессов естественного лесовосстановления на микробиологическую активность постагрогенных почв европейской части России // *Лесоведение*. 2018. № 1. С. 3–23. doi: 10.7868/S0024114818010011
7. Shopina O.V., Geraskina A.P., Kuznetsova A.I., Tikhonova E.V., Titovets A.V., Bavshin I.M., Khokhryakov V.R. et al. Stages of restoration of components of post-agrogenic pine forest ecosystems at the National Park “Smolensk Lakeland” // *Eurasian Soil Science*. 2023. Vol. 56, № 1. P. 16–28. doi: 10.1134/S1064229322601639

8. Pigozzo A.T.J., Lenzi E., De Luca J., Scapim C.A., Da Costa A.C.S. Transition metal rates in latosol twice treated with sewage sludge // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 2006. Vol. 49 (3). P. 515–526. doi: 10.1590/S1516-89132006000400020
9. Rousk J., Brookes P.C., Baath E. Investigating the mechanisms for the opposing pH-relationships of fungal and bacterial growth in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. Vol. 42. P. 926–934.
10. Souza L.F.T., Billings S.A. Temperature and pH mediate stoichiometric constraints of organically derived soil nutrients // *Global Change Biology*. 2022. Vol. 28. P. 1630–1642. doi: 10.1111/gcb.15985
11. Malik A.A., Puissant J., Buckeridge K.M., Goodall T., Jehmlich N., Chowdhury S., Gweon H.S., Peyton J.M., Mason K.E., Agtmaal M., Blaud A., Clark I.M., Whitaker J., Pywell R.F., Ostle N., Gleixner G., Griffiths R.I. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. Art. 3591. doi: 10.1038/s41467-018-05980-1
12. Etesami H., Beattie G.A. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops // *Frontiers in Microbiology*. 2018. Vol. 9. Art. 148. doi: 10.3389/fmicb.2018.00148
13. Husson O., Audebert A., Benada J., Soglonou B., Tano F., Dieng I., Bousset L. et al. Leaf EH and pH: A novel indicator of plant stress. Spatial, Temporal and Genotypic Variability in Rice (*Oryza sativa* L.) // *Agronomy*. 2018. Vol. 8 (10). Art. 209 doi: 10.3390/agronomy8100209
14. Paillet Y., Cassagne N., Brun J.J. Monitoring forest soil properties with electrical resistivity // *Biology and Fertility of Soils*. 2010. Vol. 46. P. 451–460.
15. Samouëlian A., Cousin I., Tabbagh A., Bruand A., Richard G., Samouë A. Electrical resistivity survey in soil science: A review // *Soil and Tillage Research*. 2005. Vol. 83. P. 173–193.
16. Szafranek-Nakonieczna A., Stępniewska Z. The influence of the aeration status (ODR, Eh) of peat soils on their ability to produce methane // *Wetlands Ecology and Management*. 2015. Vol. 23. P. 665–676. doi: 10.1007/s11273-015-9410-x
17. Snakin V.V., Prisyazhnaya A.A., Kovacs-Lang E. *Soil Liquid Phase Composition*. 1st ed. Amsterdam : Elsevier, 2001.
18. Husson O., Husson B., Brunet A., Babre D., Alary K., Sarthou J.P., Charpentier H., Durand M., Benada J., Henry M. Practical improvements in soil redox potential (Eh) measurement for characterisation of soil properties. Application for comparison of conventional and conservation agriculture cropping systems // *Analytica Chimica Acta*. 2016. Vol. 906. P. 98–109.
19. Husson O. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy // *Plant and Soil*. 2013. Vol. 362. P. 389–417. doi: 10.1007/s11104-012-1429-7
20. Kalinina O., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Lyuri D.I., Giani L. Dynamics of carbon pools in post-agrogenic sandy soils of southern taiga of Russia // *Carbon Balance and Management*. 2010. Vol. 5. 1. doi: 10.1186/1750-0680-5-1
21. Kalinina O., Giani L., Goryachkin S.V., Lyuri D.I. Postagrogenic development of vegetation, soils, and carbon stocks under self-restoration in different climatic zones of European Russia // *Catena*. 2015. Vol. 129. P. 18–29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016
22. Baeva Y.I., Kurganova I.N., Gerenyu V., Ovsepyan L., Telesnina V.M., Tsvetkova Yu.D. Change in aggregate structure of various soil types during the succession of abandoned lands // *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2017. Vol. 88, № 88. P. 47–74. doi: v10.7868/s0032180x17030029
23. Telesnina V.M., Vaganov I.E., Karlsen A.A., Ivanova A.E., Zhukov M.A., Lebedev S.M. Specific features of the morphology and chemical properties of coarse-textured postagrogenic soils of the southern taiga, Kostroma oblast // *Eurasian Soil Science*. 2016. doi: 10.1134/S1064229316010117
24. Litvinovich A.V. Postagrogenic evolution of well cultivated soddy-podzolic soils in the northwestern of the nonchernozemic zone // *Agrochemistry*. 2009. P. 85–93.

25. Kazakova A.I., Semikolennykh A.A., Gornov A.V., Gornova M.V., Lukina N. V. Influence of Vegetation on the Lability Characteristics of Sandur Areas of the Bryansky Les Nature Reserve // Moscow University Soil Science Bulletin. 2018. doi: 10.3103/s0147687418030055
26. Koptsik G.N., Kupriianova Y.V., Kadulin M.S. Spatial Variability of Carbon Dioxide Emission by Soils in the Main Types of Forest Ecosystems at the Zvenigorod Biological Station of Moscow State University // Moscow University Soil Science Bulletin. 2018. doi: 10.3103/s0147687418020035
27. Dymov A.A. Soil successions in the boreal forests of the Komi Republic. GEOS. Moscow, 2020. 318 p. doi: 10.34756/GEOS.2020.10.37828
28. Ryzhova I.M., Telesnina V.M., Sitnikova A.A. Dynamics of Soil Properties and Carbon Stocks Structure in Postagrogenic Ecosystems of Southern Taiga during Natural Reforestation // Eurasian Soil Science. 2020. doi: 10.1134/S1064229320020106
29. Kurochkin I.N., Chugai N.V. The change dynamics of acidity and humus content in agricultural and former agricultural soils of Vladimir Oblast // International Research Journal. 2020. Vol. 12, № 102. P. 69–72. doi: 10.23670/IRJ.2020.102.12.046
30. Koptsik G.N., Berezina N.A. Vegetation and soils of the Smolenskoye Poozerye National Park. M. : NIA-Prirod, 2009. 316 p.
31. Королева Н.В., Тихонова Е.В., Ершов Д.В., Салтыков А.Н., Гаврилюк Е.А., Пугачевский А.В. Оценка масштабов зарастания нелесных земель в национальном парке «Смоленское Поозерье» за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. 2018. № 2. С. 83–96. doi: 10.7868/S0024114818020018
32. Urusevskaya I.S., Alyabina I.O., Shoba S.A. The map of soil-geographic zonation of the Russian Federation 1:8 000 000. 2020.
33. Хохлов С.Ф. Постагрогенные дерново-подзолистые почвы под лесом и лугом в Подмосковье: свойства, эволюция и элементы водного баланса : дис. ... канд. с.-х. наук. М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2015. 158 с.
34. Кречетов П.П., Дианова Т.М. Химия почв. Аналитические методы исследования. М. : Географический факультет МГУ, 2009. 148 с.
35. FAO. Standard operating procedure for soil pH determination // Global Soil Partnership, 2021.
36. Wilcox J.C. Determination of electrical conductivity of soil solution // Soil Science. 1947. doi: 10.1097/00010694-194702000-00003
37. Semenov I.N., Klink G.V., Lebedeva M.P., Krupskaya V.V., Chernov M.S., Dorzhieva O.V., Kazinskiy M.T. et al. The variability of soils and vegetation of hydrothermal fields in the Valley of Geysers at Kamchatka Peninsula // Scientific Reports. 2021. doi: 10.1038/s41598-021-90712-7
38. Lehman A., Rourke N.O. JMP for Basic Univariate and Multivariate Statistics A Step-by-Step Guide // Analysis. 2005
39. Wilcoxon F. Individual Comparisons by Ranking Methods // Biometrics Bulletin. 1945. doi: 10.2307/3001968
40. Moreira A., Fageria N.K. Liming influence on soil chemical properties, nutritional status and yield of alfalfa grown in acid soil // Revista Brasileira de Ciência do Solo. 2010. doi: 10.1590/s0100-06832010000400022
41. Vigovskis J., Jermuss A., Svarta A., Sarkanbarde D. The changes of soil acidity in long-term fertilizer experiments // Zemdirbyste-Agriculture. 2016. doi: 10.13080/z-a.2016.103.017
42. Junior E.C., Gonçalves Jr A.C., Seidel E.P., Ziemer G.L., Zimmermann J., Oliveira V.H.D. de, Schwantes D. et al. Effects of Liming on Soil Physical Attributes: A Review // The Journal of Agricultural Science. 2020. doi: 10.5539/jas.v12n10p278
43. Perelman A.I., Kasimov N.S. Landscape geochemistry. Astrea-200. M., 1999. 768 p.
44. Bobrovskii M.V. Effect of the Historical Land use on the Structure of Forest Soils in European Russia // Eurasian Soil Science. 2010. doi: 10.1134/S1064229310130053
45. Bakina L.G. The nature of soil acidity of soddy-podzolic soils on different particle size distribution and its change during the liming // Agrochemistry. 2015. Vol. 3. P. 3–13

46. Шильников И.А., Лебедева Л.А. Известкование почв. М. : Агропромиздат, 1987. 169 с.
47. Телеснина В.М., Курганова И.Н., Лопес де Г.В.О., Овсепян Л.А., Личко В.И., Ермолаев А.М., Мирин Д.М. Динамика свойств почв и состава растительности в ходе постагрогенного развития в разных биоклиматических зонах // Почвоведение. 2017. doi: 10.7868/s0032180x17120115
48. Samsonova V.P., Meshalkina J.L. Assessing the role of the relief in the spatial variability of agriculturally important soil properties for intensively cultivated agricultural land // Moscow University Soil Science Bulletin. 2014. doi 10.3103/s0147687414030065
49. Fu W., Zhao K., Jiang P., Ye Z., Tunney H., Zhang C. Field-scale variability of soil test phosphorus and other nutrients in grasslands under long-term agricultural managements // Soil Science. 2013. doi: 10.1071/SR13027
50. Bogunovic I., Mesic M., Zgorelec Z., Jurisic A., Bilandzija D. Spatial variation of soil nutrients on sandy-loam soil // Soil and Tillage Research. 2014. doi: 10.1016/j.still.2014.07.020
51. Reza S.K., Nayak D.C., Mukhopadhyay S., Chattopadhyay T., Singh S.K. Characterizing spatial variability of soil properties in alluvial soils of India using geostatistics and geographical information system // Archives of Agronomy and Soil Science. 2006. Vol. 63, № 11. P. 1489–1498. doi: 10.1080/03650340.2017.1296134
52. Енчилик П.Р., Семенов И.Н. Пространственная изменчивость элементного состава почв в катене Центрально-Лесного заповедника // Лесоведение. 2022. № 4. С. 411–418. doi: 10.31857/S0024114822030068
53. Šimek M., Cooper J.E. The influence of soil pH on denitrification: Progress towards the understanding of this interaction over the last 50 years // European Journal of Soil Science. 2002. doi: 10.1046/j.1365-2389.2002.00461.x
54. Gavryshko O., Olifir J., Partyka T. Agrogenic changes in the redox potential in the profile of light-grey forest surface gleyed soils of the Western Forest-Steppe // Bulletin of Agricultural Science. 2020. doi: 10.31073/agrovisnyk202002-03
55. Savich V., Lareshin V., Dubinok N., Gabbasova I., Mousa K. Ameliorative and agronomic assessment of the redox state of soils. M. : RUDN Univ., 2006. 484 p.
56. Chesworth W. Redox, soils, and carbon sequestration // Edafologia. 2004
57. Tano B.F., Brou C.Y., Dossou-Yovo E.R., Saito K., Futakuchi K., Wopereis M.C.S., Husson O. Spatial and temporal variability of soil redox potential, pH and electrical conductivity across a toposequence in the savanna of west Africa // Agronomy. 2020. Vol. 10, № 11. doi: 10.3390/agronomy10111787
58. Yang J., Hu Y., Bu R. Microscale spatial variability of redox potential in surface soil // Soil Science. 2006. doi: 10.1097/01.ss.0000230127.86394.45
59. Machado P.L.O. de A., Bernardi A.C. de C., Valencia L.I.O., Molin J.P., Gimenez L.M., Silva C.A., Andrade A.G. de et al. Mapeamento da condutividade elétrica e relação com a argila de Latossolo sob plantio direto // Pesquisa Agropecuária Brasileira. 2006. doi: 10.1590/s0100-204x2006000600019
60. Molin J.P., De Castro C.N. Establishing management zones using soil electrical conductivity and other soil properties by the fuzzy clustering technique // Open Access Scientia Agricola. 2008. doi: 10.1590/S0103-90162008000600001
61. Moral F.J., Terrón J.M., Silva J.R.M. da. Delineation of management zones using mobile measurements of soil apparent electrical conductivity and multivariate geostatistical techniques // Soil and Tillage Research. 2010. doi: 10.1016/j.still.2009.12.002
62. Aimrun W., Amin M.S.M., Nouri H. Paddy field zone characterization using apparent electrical conductivity for rice precision farming // International Journal of Agricultural Research. 2011. doi: 10.3923/ijar.2011.10.28
63. Sudduth K.A., Drummond S.T., Kitchen N.R. Accuracy issues in electromagnetic induction sensing of soil electrical conductivity for precision agriculture // Computers and Electronics in Agriculture. 2001. doi: 10.1016/S0168-1699(00)00185-X
64. Besson A., Cousin I., Bourennane H., Nicoullaud B., Pasquier C., Richard G., Dorigny A. et al. The spatial and temporal organization of soil water at the field scale as described by

electrical resistivity measurements // *European Journal of Soil Science*. 2010. doi: 0.1111/j.1365-2389.2009.01211.x

65. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Vienna: International Union of Soil Sciences (IUSS). 2022. 234 p.

References

1. Ershov D.V., Gavriluk E.A., Koroleva N.V., Belova E.I., Tikhonova E.V., Shopina O.V., Titovets A. V., et al. Natural Afforestation on Abandoned Agricultural Lands during Post-Soviet Period: A Comparative Landsat Data Analysis of Bordering Regions in Russia and Belarus. *Remote Sensing*. 2022;14(2):322. doi: 10.3390/rs14020322
2. Ljuri D.I., Gorjachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G. *Dinamika selskohozyajstvennykh zemel Rossii v XX veke i postagrogennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv* [Dynamics of agricultural lands in Russia in the twentieth century and post-agrogenic restoration of vegetation and soils]. Moscow: Geos, 2010. 416 p. In Russian
3. Hooker T.D., Compton J.E. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. *Ecological Applications*. 2003;13(2):99-313.
4. Lyuri D.I., Karelin D. V., Kudikov A. V., Goryachkin S. V. Changes in soil respiration in the course of the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone. *Eurasian Soil Science*. 2013;46:935-947. doi: 10.1134/S1064229313070041
5. Vladychensky A.S., Telesnina V.M., Ivanko M.V. Changes in the humus state of forest soils of the European territory and Siberia during the withdrawal from agricultural use. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2006;61(3):3-10.
6. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Mostovaya A.S., Ovsepyan L.A., Telesnina V.M., Lichko V.I., Baeva Y.I. *Vliyanie processov estestvennogo lesovosstanovleniya na mikrobiologicheskuju aktivnost post-agroennykh pochv evropejskoj chasti rossii* [The effect of reforestation on microbial activity in post-agrogenic soils in European part of Russia]. *Russian Journal of Forest Science*. 2018;1:3-23. In Russian doi: 10.7868/S0024114818010011
7. Shopina O.V., Geraskina A.P., Kuznetsova A.I., Tikhonova E.V., Titovets A.V., Bavshin I.M., Khokhryakov V.R., et al. Stages of restoration of components of post-agrogenic pine forest ecosystems at the National Park "Smolensk Lakeland". *Eurasian Soil Science*. 2023;56(1):16-28. doi: 10.1134/S1064229322601639
8. Pigozzo A.T.J., Lenzi E., De Luca J., Scapim C.A., Da Costa A.C.S. Transition metal rates in latosol twice treated with sewage sludge // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 2006;49(3). doi: 10.1590/S1516-89132006000400020
9. Rousk J., Brookes P.C., Baath E. Investigating the mechanisms for the opposing pH-relationships of fungal and bacterial growth in soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 2010;42:26-934.
10. Souza, L.F.T., Billings, S.A. Temperature and pH mediate stoichiometric constraints of organically derived soil nutrients. *Global Change Biology*. 2022;28:1630-1642. doi: 10.1111/gcb.15985
11. Malik A.A., Puissant J., Buckeridge K.M., Goodall T., Jehmlich N., Chowdhury S., Gweon H.S., Peyton J.M., Mason K.E., Agtmaal M., Blaud A., Clark I.M., Whitaker J., Pywell R.F., Ostle N., Gleixner G., Griffiths R.I. Land use driven change in soil pH affects microbial carbon cycling processes. *Nature Communications*. 2018;9:3591. doi: 10.1038/s41467-018-05980-1
12. Etesami H., Beattie G.A. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers in Microbiology*. 2018;9:148. doi: 10.3389/fmicb.2018.00148
13. Husson O., Audebert A., Benada J., Soglonou B., Tano F., Dieng I., Bousset L., et al. Leaf EH and pH: A novel indicator of plant stress. Spatial, Temporal and Genotypic Variability in Rice (*Oryza sativa* L.). *Agronomy*. 2018;8(10):209. doi: 10.3390/agronomy8100209
14. Paillet, Y., Cassagne, N., Brun, J.J. Monitoring forest soil properties with electrical resistivity. *Biology and Fertility of Soils*. 2010;46:451-460.

15. Samouëlian A., Cousin I., Tabbagh A., Bruand A., Richard G., Samouë, A. Electrical resistivity survey in soil science: A review. *Soil and Tillage Research*. 2005;83:173–193.
16. Szafranek-Nakonieczna A., Stępniewska Z. The influence of the aeration status (ODR, Eh) of peat soils on their ability to produce methane. *Wetlands Ecology and Management*. 2015;23:665–676. doi: 10.1007/s11273-015-9410-x
17. Snakin, V.V.; Prisyazhnaya, A.A.; Kovacs-Lang, E. *Soil Liquid Phase Composition*, 1st ed. Amsterdam: Elsevier 2001. ISBN 0-444-50675-6.
18. Husson O., Husson B., Brunet A., Babre D., Alary K., Sarthou J.P., Charpentier H., Durand M., Benada J., Henry M. Practical improvements in soil redox potential (Eh) measurement for characterisation of soil properties. Application for comparison of conventional and conservation agriculture cropping systems. *Analytica Chimica Acta*. 2016;906:98–109.
19. Husson O. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant and Soil*. 2013;362:389–417. doi: 10.1007/s11104-012-1429-7
20. Kalinina O., Goryachkin S. V., Karavaeva N.A., Lyuri D.I., Giani L. Dynamics of carbon pools in post-agrogenic sandy soils of southern taiga of Russia. *Carbon Balance and Management*. 2010;5:1. doi: 10.1186/1750-0680-5-1
21. Kalinina O., Giani L., Goryachkin S.V., Lyuri D.I. Postagrogenic development of vegetation, soils, and carbon stocks under self-restoration in different climatic zones of European Russia. *Catena*. 2015;129:18–29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016
22. Baeva Y.I., Kurganova I.N., Gerenyu V., Ovsepyan L., Telesnina V.M., Tsvetkova Yu.D. Change in aggregate structure of various soil types during the succession of abandoned lands. *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2017;88(88):47–74. doi: 10.7868/s0032180x17030029
23. Telesnina V.M., Vaganov I.E., Karlsen A.A., Ivanova A.E., Zhukov M.A., Lebedev S.M. Specific features of the morphology and chemical properties of coarse-textured postagrogenic soils of the southern taiga, Kostroma oblast. *Eurasian Soil Science*. 2016;49:102–115. doi: 10.1134/S1064229316010117
24. Litvinovich A.V. Postagrogenic evolution of well cultivated soddy-podzolic soils in the northwestern of the nonchernozemic zone. *Agrochemistry*. 2009:85–93.
25. Kazakova A.I., Semikolennykh A.A., Gornov A.V., Gornova M.V., Lukina N.V. Influence of Vegetation on the Lability Characteristics of Sandur Areas of the Bryansky Les Nature Reserve. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2018;73:100–106. doi: 10.3103/s0147687418030055
26. Koptsik G.N., Kupriianova Y.V., Kadulin M.S. Spatial Variability of Carbon Dioxide Emission by Soils in the Main Types of Forest Ecosystems at the Zvenigorod Biological Station of Moscow State University. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2018;73:81–88. doi: 10.3103/s0147687418020035
27. Dymov A.A. Soil successions in the boreal forests of the Komi Republic. Moscow: GEOS Publ.; 2020. 318 p.
28. Ryzhova I.M., Telesnina V.M., Sitnikova A.A. Dynamics of Soil Properties and Carbon Stocks Structure in Postagrogenic Ecosystems of Southern Taiga during Natural Reforestation. *Eurasian Soil Science*. 2020;53:240–252. doi: 10.1134/S1064229320020106
29. Kurochkin I.N., Chugai N.V. The change dynamics of acidity and humus content in agricultural and former agricultural soils of Vladimir Oblast. *International Research Journal*. 2020;12(102):69–72. doi: 10.23670/IRJ.2020.102.12.046
30. Koptsik G.N., Berezina N.A. Vegetation and soils of the Smolenskoye Poozerye National Park. M.: NIA-Prirod; 2009. 316 p.
31. Koroleva NV, Tikhonova EV, Ershov DV, Saltykov AN, Gavriluk EA, Pugachevskii AV. *Ocenka masshtabov zarastaniya nelesnyh zemel' v nacional'nom parke "Smolenskoe Poozer'e" za 25 let po sputnikovym dannym Landsat* [25 years of reforestation on non-forest lands in smolenskoye poozerye national park assessed from landsat]. *Russian Journal of Forest Science*. 2018. In Russian doi: 10.7868/S0024114818020018
32. Urusevskaya I.S., Alyabina I.O., Shoba S.A. The map of soil-geographic zonation of the Russian Federation 1:8 000 000. 2020

33. Hohlov S.F. *Postagrogennye dervno-podzolistye pochvy pod lesom i lugom v Podmoskov'e: svoystva, jevoljucija i jelementy vodnogo balansa* [Postagrogenic soddy-podzolic soils under forest and meadow in the Moscow region: properties, evolution and elements of water balance. CandSci. Dissertation, Agriculture]. Moscow: Dokuchaev Soil Science Institute; 2015. 158 p. In Russian
34. Krechetov P.P., Dianova T.M. *Khimiya pochv. Analiticheskie metody issledovaniya* [Soil Chemistry. Analytical methods for soil research] Moscow: Faculty of geography. 2009. 148 p. In Russian
35. FAO. Standard operating procedure for soil pH determination. Global Soil Partnership, Rome; 2021.
36. Wilcox JC. Determination of electrical conductivity of soil solution. *Soil Science*. 1947;63:107-117.
37. Semenov IN, Klink GV, Lebedeva MP, Krupskaya VV, Chernov MS, Dorzhieva OV, Kazinskiy MT, et al. The variability of soils and vegetation of hydrothermal fields in the Valley of Geysers at Kamchatka Peninsula. *Scientific Reports*. 2021;11:11077. doi: 10.1038/s41598-021-90712-7
38. Lehman A., Rourke N.O. JMP for Basic Univariate and Multivariate Statistics A Step-by-Step Guide. Analysis. 2005
39. Wilcoxon F. Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics Bulletin*. 1945;1(6):80-83. doi: 10.2307/3001968
40. Moreira A, Fageria NK. Liming influence on soil chemical properties, nutritional status and yield of alfalfa grown in acid soil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*. 2010;34(4):1231-1239. doi: 10.1590/s0100-06832010000400022
41. Vigovskis J, Jermuss A, Svarta A, Sarkanbarde D. The changes of soil acidity in long-term fertilizer experiments. *Zemdirbyste-Agriculture*. 2016;103(2):129-134. doi: 10.13080/z-a.2016.103.017
42. Junior E.C., Gonçalves Jr A.C., Seidel E.P., Ziemer G.L., Zimmermann J., Oliveira V.H.D. de, Schwantes D., et al. Effects of Liming on Soil Physical Attributes: A Review. *The Journal of Agricultural Science*. 2020;12(10):278-286. doi: 10.5539/jas.v12n10p278
43. Perelman A.I., Kasimov N.S. Landscape geochemistry. Moscow: Astrea-200; 1999. 768 p.
44. Bobrovskii M. V. Effect of the Historical Land use on the Structure of Forest Soils in European Russia. *Eurasian Soil Science*. 2010;43:1458-1466. doi: 10.1134/S1064229310130053
45. Bakina L.G. The nature of soil acidity of soddy-podzolic soils on different particle size distribution and its change during the liming. *Agrochemistry*. 2015;3:3-13.
46. Shilnikov I.A., Lebedeva L.A. Soil liming. Moscow: Agropromiz; 1987. 171 p.
47. Telesnina V.M., Kurganova I.N., Lopes de G.V.O., Ovsepyan L.A., Lichko V.I., Ermolaev A.M., Mirin D.M. Dinamika svoystv pochv i sostava rastitel'nosti v hode postagrogennogo razvitiya v raznyh bioklimaticheskikh zonah [Dynamics of soil properties and vegetation composition during post-agrogenic development in different bioclimatic zones]. *Pochvovedenie*. 2017;12: 1514-1534. In Russian doi: 10.7868/s0032180x17120115
48. Samsonova V.P., Meshalkina J.L. Assessing the role of the relief in the spatial variability of agriculturally important soil properties for intensively cultivated agricultural land. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2014;69:124-132 doi: 10.3103/s0147687414030065
49. Fu W., Zhao K., Jiang P., Ye Z., Tunney H., Zhang C. Field-scale variability of soil test phosphorus and other nutrients in grasslands under long-term agricultural managements. *Soil Science*. 2013;51(6):503-512. doi: 10.1071/SR13027
50. Bogunovic I., Mesic M., Zgorelec Z., Jurisic A., Bilandzija D. Spatial variation of soil nutrients on sandy-loam soil. *Soil and Tillage Research*. 2014;144:174-183. doi: 10.1016/j.still.2014.07.020
51. Reza S.K., Nayak D.C., Mukhopadhyay S., Chattopadhyay T., Singh S.K. Characterizing spatial variability of soil properties in alluvial soils of India using geostatistics and geographical information system. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 2006;63(11):1489-1498. doi: 10.1080/03650340.2017.1296134

52. Enchilik P.R., Semenov I.N. *Prostranstvennaja izmenchivost jelementnogo sostava pochv v katene Centralno-lesnogo zapovednika* [Spatial Variability of the Soils' Elemental Composition in the Central Forest Natural Reserve Catena]. *Russian Journal of Forest Science*. 2022;4:411-418. In Russian doi: 10.31857/S0024114822030068
53. Šimek M., Cooper J.E. The influence of soil pH on denitrification: Progress towards the understanding of this interaction over the last 50 years. *European Journal of Soil Science*. 2002;53(3):345-354. doi: 10.1046/j.1365-2389.2002.00461.x
54. Gavryshko O., Olifir J., Partyka T. Agrogenic changes in the redox potential in the profile of light-grey forest surface gleyed soils of the Western Forest-Steppe. *Bulletin of Agricultural Science*. 2020;98(2). doi: 10.31073/agrovisnyk202002-03
55. Savich V., Lareshin V., Dubinok N., Gabbasova I., Mousa K. Ameliorative and agronomic assessment of the redox state of soils. Moscow: RUDN University. 2006. 484 p.
56. Chesworth W. Redox, soils, and carbon sequestration. *Edafologia*. 2004;11(1):37-43.
57. Tano B.F., Brou C.Y., Dossou-Yovo E.R., Saito K., Futakuchi K., Wopereis M.C.S., Husson O. Spatial and temporal variability of soil redox potential, pH and electrical conductivity across a toposequence in the savanna of west Africa. *Agronomy*. 2020;10(11):1787. doi: 10.3390/agronomy10111787
58. Yang J., Hu Y., Bu R. Microscale spatial variability of redox potential in surface soil. *Soil Science*. 2006;171(10):747-753 doi: 10.1097/01.ss.0000230127.86394.45
59. Machado P.L.O. de A., Bernardi A.C. de C., Valencia L.I.O., Molin J.P., Gimenez L.M., Silva C.A., Andrade A.G. de, et al. Mapeamento da condutividade elétrica e relação com a argila de Latossolo sob plantio direto. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2006;41(6). doi: 10.1590/s0100-204x2006000600019
60. Molin J.P., De Castro C.N. Establishing management zones using soil electrical conductivity and other soil properties by the fuzzy clustering technique. *Open Access Scientia Agricola*. 2008;6:567-573. doi: 10.1590/S0103-90162008000600001
61. Moral F.J., Terrón J.M., Silva J.R.M. da. Delineation of management zones using mobile measurements of soil apparent electrical conductivity and multivariate geostatistical techniques. *Soil and Tillage Research*. 2010;106(2):335-343. doi: 10.1016/j.still.2009.12.002
62. Aimrun W., Amin M.S.M., Nouri H. Paddy field zone characterization using apparent electrical conductivity for rice precision farming. *International Journal of Agricultural Research*. 2011;6(1):10-28. doi: 10.3923/ijar.2011.10.28
63. Sudduth K.A., Drummond S.T., Kitchen N.R. Accuracy issues in electromagnetic induction sensing of soil electrical conductivity for precision agriculture. *Computers and Electronics in Agriculture*. 2001;31(3):239-264. doi: 10.1016/S0168-1699(00)00185-X
64. Besson A., Cousin I., Bourennane H., Nicoulaud B., Pasquier C., Richard G., Dorigny A., et al. The spatial and temporal organization of soil water at the field scale as described by electrical resistivity measurements. *European Journal of Soil Science*. 2010;61(1):120-132 doi: 10.1111/j.1365-2389.2009.01211.x
65. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Vienna: International Union of Soil Sciences (IUSS). 2022. 234 p.

Информация об авторах:

Енчилик Полина Романовна – канд. геогр. наук, м.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия); н.с. Центра проблем экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Россия).

E-mail: polimail@inbox.ru

Клинк Галина Викторовна – канд. биол. наук, зав. лабораторией Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН (Москва, Россия).

E-mail: galkaklink@gmail.com

Пеунова Алиса Алексеевна – студент кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: peunovaalisa@yandex.ru

Прилипова Елена Сергеевна – магистрант кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: starchikova.e.s@gmail.com

Сергеева Елизавета Алексеевна – магистрант кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: lisa.sergeeva2204@mail.ru

Соболев Николай Сергеевич – студент кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: kolyhome2000@yandex.ru

Семенов Иван Николаевич – канд. геогр. наук, с.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия); с.н.с. Центра проблем экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Россия).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Polina R. Enchilik, Cand. Sci. (Geogr.), junior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia), researcher, Center for problems of ecology and productivity of forests, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

E-mail: polimail@inbox.ru

Galina V. Klink, Cand. Sci. (Biol.), laboratory chief, Institute for Information Transmission Problems named after A.A. Kharkevich RAS (Moscow, Russian Federation).

E-mail: galkaklink@gmail.com

Alisa A. Peunova, student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: peunovaalisa@yandex.ru

Elena S. Prilipova, student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: starchikova.e.s@gmail.com

Elizaveta A. Sergeeva, student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: lisa.sergeeva2204@mail.ru

Nikolay S. Sobolev, student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: kolyhome2000@yandex.ru

Ivan N. Semenov, Cand. Sci. (Geogr.), senior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia), senior researcher, Center for problems of ecology and productivity of forests, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 58.009:582.579.2

doi: 10.17223/19988591/64/2

Особенности морфологии и семенная продуктивность касатика сибирского (*Iris sibirica* L., Iridaceae Juss.) в Зауралье Республики Башкортостан

Анастасия Владимировна Крюкова¹, Альфия Науфалевна Мустафина²,
Лариса Михайловна Абрамова³, Ярослав Михайлович Голованов⁴,
Альберт Акрамович Мулдашев⁵

^{1, 2, 3, 4} Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное
подразделение УФИЦ РАН, Уфа, Россия

⁵ Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение
УФИЦ РАН, Уфа, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>, anastasiya.ufa@bk.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>, alfvta@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>, abramova.lm@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>, jaro1986@mail.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-0619-4171>, muldashev_ural@mail.ru

Аннотация. Исследование направлено на изучение биологических особенностей *Iris sibirica* L. на территории Зауралья Республики Башкортостан. Вид произрастает в различных типах сообществ: от сырых и солонцеватых лугов до разреженных лесов. Методом дисперсионного анализа оценены межпопуляционные различия, выявлено статистически значимое влияние условий местообитания ценопопуляций (ЦП) вида на исследуемые признаки растений *I. sibirica*, уровень факторизации составил 19–69%. По большинству морфометрических параметров лидирует ЦП Тубинский, также высокие значения по многим морфометрическим параметрам и семенной продуктивности имеет ЦП Попковские озера. В пяти процветающих ценопопуляциях, приуроченных к хорошо увлажненным местообитаниям, преобладают особи высшего класса, остальные три ценопопуляции – депрессивные. В ЦП Тубинский выявлено максимальное морфоструктурное разнообразие, минимальное отмечено в ЦП Ирендык. Кластерный анализ показал, что ЦП четко разбиваются на кластеры по фенотипической структуре и экологической приуроченности. Состояние 8 изученных в Зауралье ценопопуляций оценено как удовлетворительное, угрозы исчезновения вида на территории Республики Башкортостан нет.

Ключевые слова: *Iris sibirica* L., виталитет, Зауралье, морфометрические показатели, семенная продуктивность, ценопопуляция

Источник финансирования: работа выполнена в рамках программы «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» № 122033100041-9.

Для цитирования: Крюкова А.В., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Особенности морфологии и семенная продуктивность касатика сибирского (*Iris sibirica* L., Iridaceae Juss.) в Зауралье Республики Башкортостан // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 30–51. doi: 10.17223/19988591/64/2

Morphology Features and Seed Productivity of *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.) in the Trans-Urals of the Bashkortostan Republic

**Anastasiya V. Kryukova¹, Alfiya N. Mustafina², Larisa M. Abramova³,
Yaroslav M. Golovanov⁴, Albert A. Muldashev⁵**

^{1, 2, 3, 4} South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

⁵ Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Ufa, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>, anastasiya.ufa@bk.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>, alfverta@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>, abramova.lm@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>, jaro1986@mail.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-0619-4171>, muldashev_ural@mail.ru

Summary. One of the important and effective areas of modern biological science is the multifaceted study of rare plant species. This study is aimed at studying the biological features of the rare species *Iris sibirica* L. in the Trans-Urals of the Bashkortostan Republic. The species is listed in the Red Data Books of 39 regions of the Russian Federation. In Bashkortostan, *I. sibirica* is included in the list of species that require monitoring and special attention to their state in the natural environment. The aim of the work was to study the morphometric parameters and seed productivity of the species in various ecological and phytocenotic conditions in the Bashkir Trans-Urals. The work was carried out in 2020 on a north-south gradient with a length of 250 km, in three areas of the forest-steppe and steppe zones of the Trans-Urals for 8 natural coenopopulations. The study of morphometry and vitality composition was carried out in natural conditions according to standard methods on 25 medium-sized individuals in the phase of mass flowering and fruiting. Variance, discriminant and cluster analyzes were carried out using the Statistica 6.0 software for 8 samples. As a result of the studies, it was revealed that *I. sibirica* predominantly grows in various types of communities from damp and solonchik meadows to sparse forests and prefers habitats with sufficient moisture, meeting with typical meadow or edge species. Analysis of variance showed a statistically significant effect of ecotope conditions on all studied morphometric characteristics of plants (factorization level from 19 to 69%). The maximum values for most of the traits were noted in the coenopopulation Tubinsky and Popkovskie Lakes with good moisture conditions, weak disturbance, and a low height of the accompanying natural grass stand. Individuals with the minimum size and counting parameters are represented in the coenopopulations of Niyazgulovo, Elimbetovo and Bakhtigareevo, located in forest and meadow phytocenoses, as well as in rarefied forests. A statistically significant (21–46%) influence of the species habitat ecotope factor on the reproductive traits under study was established. In terms of seed productivity, the maximum values of most parameters were noted in the Popkovskie Lakes CP in the protected areas, where the highest moisture is observed, there is salinity and there is no anthropogenic load. The minimum values of the parameters of seed productivity were noted in the coenopopulation Elimbetovo, located in a dry sparse birch forest, under conditions of anthropogenic pressure, insufficient moisture and illumination, which negatively affects the reproductive function of the species. To assess the vitality spectrum of coenopopulations, a determining complex of characters was identified: the height of the generative shoot and the number of seeds produced per fruit. The analysis showed that five

populations are prosperous ($Q=0.34-0.50$, $I_Q=1.00-5.75$, $IVC=0.94-1.15$), three are depressive ($Q=0.14-0.20$, $I_Q=0.19-0.33$, $IVC=0.91-0.98$). Discriminant analysis revealed that, in all coenopopulations, individuals of *I. sibirica* differ in morphological structure from each other and each occupy its own territory in the canonical space, only between individual individuals there is a slight overlap in morphostructure. Cluster analysis revealed the divergence of coenopopulation into groups in terms of phenotypic structure and ecological confinement. The state of the studied local coenopopulations of *I. sibirica* was assessed as satisfactory; there is no significant threat of extinction of the species on the territory of the Bashkortostan Republic.

The article contains 5 Figures, 4 Tables and 33 References.

Keywords: *Iris sibirica* L.; vitality; Trans-Urals; morphometric indicators; seed productivity; coenopopulation

Funding: The work was carried out within the framework of the program "Biodiversity of natural systems and plant resources of Russia: assessment of the state and monitoring of dynamics, problems of conservation, reproduction, increase and rational use" No. 122033100041-9.

Acknowledgments: The authors express their gratitude to A. Pozhidaev for assistance in cultivating plants.

For citation: Kryukova AV, Mustafina AN, Abramova LM, Golovanov YaM, Muldashev AA. Morphology Features and Seed Productivity of *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.) in the Trans-Urals of the Bashkortostan Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:30-51. doi: 10.17223/19988591/64/2

Введение

Одним из важных и эффективных направлений современной биологической науки является многоаспектное изучение редких видов растений. Мониторинг их популяций представляет собой один из способов длительного и детального исследования в области биологии и экологии растений. При работе с редкими видами растений одним из основных способов получения репрезентативного объема данных об особях растений и состоянии конкретных популяций, произрастающих в разных экологических условиях и находящихся под разной степенью антропогенного нарушения, являются морфометрические методы. В особенности это относится к декоративным видам, которые в большей степени подвержены антропогенному воздействию [1, 2].

В данной статье приведены результаты исследований современного состояния ценоотических популяций *Iris sibirica* L. из семейства Касатиковых (Iridaceae Juss.). Это одно из малочисленных семейств флоры Республики Башкортостан (РБ), насчитывающее 6 видов и 2 рода (*Iris* L. и *Gladiolus* L.). Представители Касатиковых являются высокодекоративными растениями, чей ареал сокращается вследствие уничтожения мест их произрастания человеком, в связи с чем актуально изучение биологии и состояния конкретных ценопопуляций видов семейства. Редкие ирисы становились объектами исследований российских [3–6] и зарубежных ученых [7–14]. Исследованы распространение, экология, морфолого-анатомические и репродуктивные особенности растений. В Башкортостане род *Iris* включает 5 видов, 4 из

которых внесены в Красную книгу РБ [15]. Нами также изучаются различные аспекты биологии редких видов рода *Iris* [16–19]: эколого-фитоценотическая приуроченность, распространение и др. Настоящая статья посвящена особенностям биологии *I. sibirica* – касатика сибирского, занесенного в Красные книги 39 регионов РФ [20]. В Башкортостане *I. sibirica* внесен в список видов, которые нуждаются в особом внимании и мониторинге к их состоянию в природной среде [15]. Несмотря на довольно большое число известных локалитетов, большинство популяций малочисленные, некоторые представлены единичными особями, что вызывает необходимость регулярного контроля состояния их популяций.

Цель работы: исследование ценопопуляций (ЦП) *I. sibirica* в различных эколого-фитоценотических условиях лесостепной и степной зон Башкирского Зауралья. Задачи: изучение морфометрических параметров растений и их изменчивости, репродуктивных признаков, жизненного состояния ЦП.

Материалы и методы

I. sibirica – короткокорневищный травянистый поликарпик до 1,1 м высотой. Стебель прямостоячий, 0,7 см диаметром. Листья узколинейные, у основания с волокнистым распадом. В июне–июле на соцветии образуются 1–4 цветка синей или сине-фиолетовой окраски, 5–7 см в диаметре, с короткой трубкой околоцветника. Плодоносит в июле–августе, размножение вегетативное и семенное [21].

На территории России вид встречается в европейской части (юг Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми и др., север Причерноморья, Нижний Дон, Заволжье) [22] и Западной Сибири (Тюменская, Курганская, Омская, Томская, Новосибирская области, Алтайский край) [23]. В странах бывшего СССР произрастает в Северо-Западном Казахстане [23], Украине, на Кавказе [22]. В Европе ареал вида охватывает в основном ее центральную и восточные части (Австрия, Швейцария, Венгрия, Польша, Румыния, Германия и др.) [24]. Также отмечается в странах Малой Азии и в Монголии [22]. Встречается на пойменных и лесных лугах, среди кустарников, на лесных полянах и опушках, до нижнего горного пояса.

На Южном Урале наиболее часто встречается в Зауралье, в лесостепной зоне вдоль хребтов Иреньдык и Крыкты. Ряд локалитетов, известных из нижнего течения реки Белой в Предуралье, попали в зону затопления Нижнекамского водохранилища и, по-видимому, исчезли.

Работа проводилась в 2020 г. на градиенте север–юг протяженностью 250 км, в трех районах лесостепной и степной зон Зауралья (Абзелиловский, Баймакский, Хайбуллинский). Исследованы 8 природных ЦП *I. sibirica*, названия которым присваивались по находящимся поблизости от них географическим объектам или населенным пунктам. Во всех ЦП выборка составила 25 средневозрастных генеративных особей [25, 26]. Во время цветения и плодоношения растений *I. sibirica* исследовали 19 морфометрических параметров и показателей семенной продуктивности: диаметр клона, см;

число вегетативных побегов, шт.; число листьев на вегетативном побеге, шт.; длина второго листа на вегетативном побеге, ширина листа, см; число генеративных побегов на клон, шт.; высота генеративного побега, см; диаметр генеративного побега, см; число цветков на генеративном побеге, шт.; длина нижней доли околоцветника, см; ширина нижней доли околоцветника, см; длина верхней доли околоцветника, см; ширина верхней доли околоцветника, см; диаметр цветка, см; число плодов на генеративном побеге, шт.; длина плода на генеративном побеге, см; ширина плода на генеративном побеге, см; число выполненных семян на плод, шт.; число невыполненных семян на плод, шт. На рис. 1 показаны основные параметры цветка ириса.

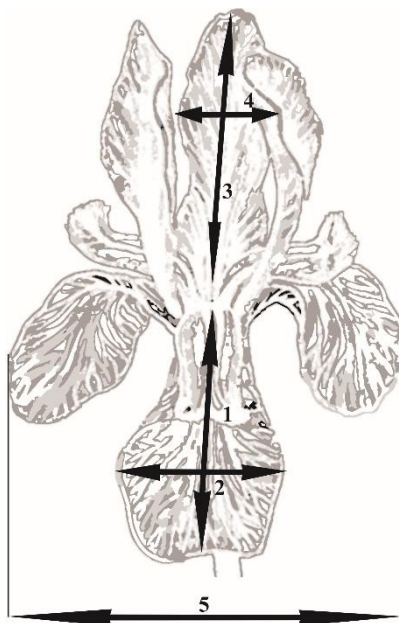


Рис. 1. Схема основных морфометрических параметров цветка *Iris sibirica*: 1 – длина нижней доли околоцветника, 2 – ширина нижней доли околоцветника, 3 – длина верхней доли околоцветника, 4 – ширина верхней доли околоцветника.

[Fig.1. *Iris sibirica* flower basic morphometric parameters diagram: 1 - length of lower lobe of the perianth, 2 - width of lower lobe of perianth, 3 - length of upper lobe of perianth, 4 - width of upper lobe of perianth]

Для оценки роли ЦП и районов обитания в эколого-географической изменчивости генеративных и вегетативных органов ирисов выполняли однофакторный дисперсионный анализ каждого рассматриваемого признака с определением F-критерия Фишера [27]. Для биометрической обработки использовали кластерный анализ по всему комплексу морфологических признаков. В качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «одиночной связи» [28]. Многомерный дискриминантный анализ выполнили в программе Statistica 6.0 [29]. Изучение виталитетной структуры проводилось по методике Ю.А. Злобина [2].

Оценка виталитетного состояния дана на основании ранжирования особей ириса с последующим определением долей растений различных классов виталитета: а – высшего, b – среднего и с – низшего. Виталитетный тип популяции определен на основании расчёта Q-критерия [2]. С целью более точного определения качества ЦП рассчитан I_Q . Для характеристики виталитетной структуры использовали индекс виталитета популяции (IVC) [30]. Отношением максимального значения IVC к его минимальному значению в пределах исследованных ЦП вычислена размерная пластичность вида (ISP) [30]. Статистический анализ провели в MS Excel 2010 при помощи пакета статистических программ Statistica 6,0 с использованием стандартных показателей [27].

Результаты исследования и обсуждение

Локалитеты вида на территории РБ (по данным гербарного фонда (UFA)), а также локализации изученных ЦП представлены на рис. 2. Их краткая характеристика приведена в табл. 1.

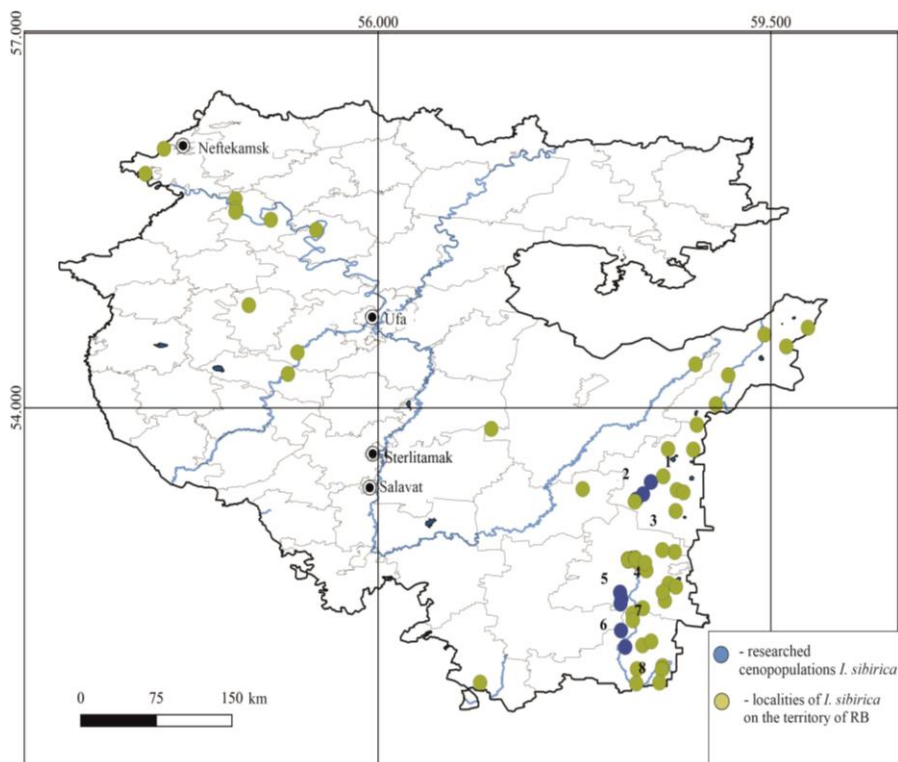


Рис. 2. Локалитеты *Iris sibirica* на территории Республики Башкортостан (цифрами указаны номера исследованных ценопопуляций в соответствии с табл. 1)
[Fig. 2. Localities of *Iris sibirica* on the territory of Bashkortostan Republic (The numbers indicate of the studied coenopopulations in accordance with Table 1)]

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика местообитаний *Iris sibirica* в Зауралье Республики Башкортостан
[Characteristics of habitats *Iris sibirica* in the Trans-Urals of Republic Bashkortostan]

№	Название ценопопуляции [Name coenopopulation]	Число особей исследуемого вида, шт. [Number of individu- als of the study spe- cies, pieces]	Общее проектив- ное покрытие травостоя, % [General projective grass coating, %]	Средняя высота травостоя, см [Average height of the grass]	Преобладающий тип фитоценозов [The predominant type of phytocenosis]	Тип местооби- тания [Habitat type]	Характерные виды [Characteristic species]
1	Ниязгулово [Niyazgulovo]	Менее 100 [less than 100]	95	40	Кровохлебково-клевер- ный луг [Meadow with dominanting <i>Sanguisorba officinalis</i> and <i>Trifolium medium</i>]	Опушка березняка [Edge of a birch forest]	<i>Amoria montana</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Trifolium medium</i>
2	Елимбетово [Elimbetovo]	Менее 100 [less than 100]	100	40	Разнотравно-коротко- ножково-вейниковый бе- резняк [Birch-wood with dominant- ing <i>Brachypodium pinnatum</i>]	Разреженный березняк [Sparse birch forest]	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Trifolium medium</i> , <i>Vicia tenuifolia</i>
3	Кужаново [Kuzhanovo]	Менее 100 [less than 100]	80	30	Осоково-щучковый луг [Meadow with dominanting <i>Carex aspratilis</i> and <i>Des- champsia cespitosa</i>]	Сырая низина [Raw lowland]	<i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Carex aspratilis</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Galium uligi- nosum</i> , <i>Kadenia dubia</i> , <i>Ranunculus acris</i>
4	Тубинский [Tubinskiy]	Менее 100 [less than 100]	95	60	Овсяницево-манжетко- вый луг [Meadow with dominating <i>Festuca pratensis</i> and <i>Alchemilla vulgaris</i>]	Лесная поляна [Forest Glade]	<i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Bistorta officinalis</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Filipendula stepposa</i> , <i>Ga- lium boreale</i> , <i>Poa pratensis</i>

5	Ирендък [Irendyk]	300–400	95	60	Горцово-таволговый луг [Meadow with dominanting <i>Bistorta officinalis</i> and <i>Filipendula stepposa</i>]	Лесная поляна [Forest Glade]	<i>Bistorta officinalis</i> , <i>Filipendula stepposa</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Poa pratensis</i>
6	Бахтигареево [Bakhtigareevo]	Менее 100 [less than 100]	85	30	Осоково-овсяницевый луг [Meadow with dominanting <i>Carex tomentosa</i> and <i>Festuca pratensis</i>]	Сырая низина [Raw lowland]	<i>Carex tomentosa</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Hordeum brevissubulatum</i> , <i>Inula aspera</i> , <i>Juncus gerardii</i> , <i>Poa pratensis</i>
7	Богачёво [Bogachevo]	Менее 100 [less than 100]	95	35	Кровохлебково-тонконо- говый луг [Meadow with dominant- ing <i>Sanguisorba officinalis</i> and <i>Koeleria delavignei</i>]	Сырая низина [Raw lowland]	<i>Festuca pseudovina</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Hordeum brevissubulatum</i> , <i>Koeleria delavignei</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>
8	Попковские озера [Popkovskie ozera]	Около 500 [about 500]	95	45	Осоково-двухкосточни- ковый луг [Meadow with dominanting <i>Carex melanostachya</i> and <i>Phalaroides arundinacea</i>]	Заросшее пере- сохшее озеро [Overgrown dry lake]	<i>Carex melanostachya</i> , <i>Filipendula stepposa</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Juncus gerardii</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i>

В основном *I. sibirica* произрастает на сырых и солонцеватых лугах в поймах рек, у родников, а также по берегам озер. При этом предпочитает местообитания с достаточным увлажнением, где встречается с типичными луговыми видами: *Alchemilla vulgaris* L., *Festuca pratensis* Huds., *Galium boreale* L., *Poa pratensis* L. и др. (рис. 3). Выносит небольшое засоление. В этом случае он становится компонентом солонцеватых лугов с преобладанием *Festuca pratensis* Huds., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Sanguisorba officinalis* L. и др. Встречается в березняках вплоть до высот более 600 м над ур. м., предпочитая при этом светлые леса с хорошо развитым травяным ярусом, состоящим из таких видов, как: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Filipendula stepposa* Juz., *Galium boreale* L., *Vicia tenuifolia* Roth и др., разрастается на лесных опушках и полянах. Значительно реже отмечается на остепненных лугах и термофильных опушках в совокупности с *Amoria montana* (L.) Soják, *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Galium boreale* L., *Galium verum* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium medium* L. Четыре исследованные ЦП расположены на лесных полянах, опушках леса или разреженных лесах в условиях затенения и меньшего уровня увлажнения и четыре – на открытых лугах с достаточным и избыточным увлажнением, засоление проявляется в южной части рассмотренного градиента (ЦП 6–8). Численность большинства исследованных ЦП низкая – менее 100 особей, только две из них довольно многочисленные – 300–500 особей.



Рис. 3. *Iris sibirica* в природе (ценопопуляция Попковские озера)
(фото Я.М. Голованова)

[Fig. 3. *Iris sibirica* in nature (coenopopulation Popkovskie ozero). Photo by Yaroslav Golovanov]

Результаты дисперсионного анализа морфометрических показателей и семенной продуктивности *I. sibirica* представлены в табл. 2.

Таблица 2 [Table 2]

**Дисперсионный анализ влияния условий местообитания
на параметры и плодоношение *Iris sibirica***

[Dispersion analysis influence of conditions on the parameters and fruiting of *Iris sibirica*]

Параметры [Parameters]	η, %	Средние значения морфометрических параметров [Average values of morphometric parameters]							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Диаметр клона, см [Clone diameter, cm]	44,58***	26,28	26,39	34,08	37,04	26,69	32,85	43,77	40,78
Число вегетативных побегов, шт. [Number of vegetative shoots, pcs.]	48,62***	13,84	10,96	30,12	30,04	19,12	23,92	37,84	40,64
Число листьев на вегетативном побеге, шт. [Number of leaves on a vegetative shoot, pcs.]	26,38***	4,28	3,76	4,00	4,68	4,44	4,40	4,28	4,12
Длина второго листа на вегетативном побеге, см [Length of second leaf on a vegetative shoot, cm]	48,03***	55,85	62,82	44,68	64,12	59,48	50,94	57,70	53,30
Ширина листа, см [Sheet width, cm]	28,80***	0,92	0,92	0,72	0,92	0,89	0,78	0,82	0,86
Число генеративных побегов на клон, шт. [Number of generative shoots per clone, pcs.]	38,55***	1,60	1,08	2,48	2,32	3,12	2,04	4,76	7,12
Высота генеративного побега, см [Height of generative shoot, cm]	26,58***	67,83	76,39	71,22	75,18	79,43	60,62	74,93	66,52
Диаметр генеративного побега, см [Diameter of generative shoot, cm]	27,53***	0,46	0,47	0,53	0,51	0,48	0,46	0,55	0,56
Число цветков на генеративном побеге, шт. [Number of flowers on a generative shoot, pcs.]	35,93***	1,96	1,80	2,88	2,48	2,28	1,80	2,80	2,80
Диаметр цветка, см [Flower diameter, cm]	69,07***	5,96	5,51	7,64	8,34	7,46	6,77	7,78	6,77
Длина нижней доли околоцветника, см [Length of lower lobe of perianth, cm]	19,66***	5,12	4,85	5,04	5,58	5,33	5,08	5,21	5,14
Ширина нижней доли околоцветника, см [Width of lower lobe of perianth, cm]	48,66***	2,38	2,24	2,56	2,74	2,13	2,08	2,38	2,60

Параметры [Parameters]	η , %	Средние значения морфометрических параметров [Average values of morphometric parameters]							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Длина верхней доли околоцветника, см [Length of the upper lobe of the perianth, cm]	49,41***	4,45	4,42	4,77	5,58	5,07	4,75	5,17	4,76
Ширина верхней доли околоцветника, см [Width of the upper lobe of the perianth, cm]	66,26***	1,52	<i>1,00</i>	1,90	1,80	1,59	1,60	1,74	1,83
Число плодов на генеративном побеге, шт. [Number of fruits on generative escape, pcs.]	21,16***	1,68	1,52	2,36	2,16	1,92	1,56	2,48	2,52
Длина плода на генеративном побеге, см [Fruit length on a generative shoot, cm]	33,91***	3,23	2,84	3,04	3,34	3,28	2,93	3,69	3,62
Ширина плода на генеративном побеге, см [Fruit width on a generative shoot, cm]	36,72***	1,59	1,41	1,44	1,49	1,52	<i>1,40</i>	1,68	1,75
Число выполненных семян на плод, шт. [Number of seeds produced per fruit, pcs.]	46,79***	51,16	47,76	50,20	82,08	86,96	50,52	76,56	91,00
Число невыполненных семян на плод, шт. [Number of unfulfilled seeds per fruit, pcs.]	37,66***	80,96	74,68	113,84	171,36	166,92	133,76	177,28	221,36

Примечания. Номера ценопопуляций, указанные цифрами, соответствуют табл. 1. *** – влияние фактора экотопа (η) достоверно при уровне значимости $p < 0,001$. Жирным шрифтом отмечены максимальные значения параметров, курсивом – минимальные.

[Note. The CP numbers indicated by the chicks correspond to Table 1. *** – influence of ecotope factor (η) reliably at significance level $p < 0.001$. The maximum parameter values are indicated in bold, and the minimum values are indicated in italics].

Влияние комплекса экологических условий местообитания (увлажнения и затенения, а также почвенных условий) на вегетативные и генеративные признаки растений во всех случаях оказалось статистически значимым по уровню факторизации (от 19 до 69%). В наибольшей степени изучаемые факторы экотопа оказывают влияние на параметры: диаметр цветка и ширину верхней доли околоцветника (уровень факторизации 69,07 и 66,26% соответственно).

Максимальные значения по большинству морфометрических признаков отмечены в ЦП Тубинский и Попковские озера. Первая характеризуется условиями хорошего увлажнения (лесная поляна в окрестностях оз. Талкас),

отсутствием нарушений и небольшой средней высотой всего травостоя. В самой южной ЦП Попковские озера, расположенной на особо охраняемой природной территории (ООПТ), в ненарушенном солонцеватом сообществе с хорошим уровнем увлажнения также отмечены крупные особи с хорошо развитой генеративной сферой. Особи с минимальными размерными и счетными показателями представлены в ЦП Ниязгулово, Елимбетово и Ирендык, расположенных в опушечных и луговых фитоценозах, а также в составе разреженных лесов. ЦП Ниязгулово занимает довольно сухую опушку березняка, примыкающую к степным участкам, ЦП Елимбетово расположена в сухом разреженном березняке с небольшим антропогенным нарушением (выпас), ЦП Ирендык находится на наибольшей высоте над уровнем моря из всех исследованных ЦП в менее благоприятных по увлажнению экологических условиях.

Установлено статистически значимое (21–46%) влияние фактора экотопа местообитания вида на исследуемые репродуктивные признаки. Максимальные значения большинства параметров семенной продуктивности отмечены в ЦП Попковские озера на ООПТ, где наблюдается хорошее увлажнение, присутствует засоление и нет антропогенной нагрузки: здесь максимальны число цветков и плодов на один генеративный побег, ширина плода, число выполненных семян на один плод и генеративный побег. Минимальные значения параметров отмечены в ЦП Елимбетово, расположенной в сухом разреженном березняке, в условиях антропогенного пресса, недостаточного увлажнения и освещения, что негативно сказывается на репродуктивной функции вида. В целом в ЦП, расположенных севернее и произрастающих в затенении, большинство показателей репродуктивной сферы ниже, чем в южных ЦП, особенно произрастающих на открытых лугах с достаточным и избыточным увлажнением. Исключение составляет ЦП Бахтигареево, где, возможно, также сказывается наличие небольшой антропогенной нагрузки. В северных и затененных ЦП на одном генеративном побеге формируется 1–2 плода и 130–160 семязачатков, а в южных ЦП на сырых лугах – 2–3, а иногда до 4–5 плодов и 200–300 семязачатков. Доля выполненных семян в плоде в южных ЦП может снижаться, поскольку растениям не хватает ресурсов для формирования большого числа полноценных семян, но в целом как число выполненных семян в плоде, так и общая семенная продуктивность одного генеративного побега имеют тенденцию к повышению по направлению с севера на юг.

Проведенное сравнение особей *I. sibirica* по морфометрическим параметрам и семенной продуктивности с литературными данными коллег из Брянска и Пензы показало, что по большинству параметров их особи превышают наши, что скорее всего связано с более теплым и влажным климатом [31, 32].

В табл. 3 показано распределение особей *I. sibirica* по классам виталитета. По результатам корреляционного анализа детерминирующим комплексом признаков для оценки жизненного состояния были выбраны показатели: высота генеративного побега и число выполненных семян на один плод. По критериям индекса качества ($Q = 0,34–0,50$, $I_Q = 1,00–5,75$) процве-

тающими являются пять ЦП (Ирендык, Попковские озера, Тубинский, Богачёво, Елимбетово). Для них отмечено максимальное количество растений высшего класса ($a = 0,16-0,88$), они приурочены к хорошо увлажненным или слабозасоленным местообитаниям. ЦП Ирендык является наиболее процветающей, при этом индекс жизненности (IVC) особей в этой ЦП достигает среднего уровня (0,98), видимо, из-за того, что большинство морфометрических показателей имеют средние показатели. Малочисленная ЦП Елимбетово отнесена к группе процветающих с тенденцией к равновесному виталитетному состоянию за счет высокой доли растений со средними значениями параметров высоты растения и доли выполненных семян. В ней преобладают особи среднего класса, ОПП травостоя составляет 100%.

Таблица 3 [Table 3]

Виталитетная структура *Iris sibirica* в изученных ценопопуляциях
[Vitality structure *Iris sibirica* in studied coenopopulations]

№ ценопопуляции [№ coenopopulation]	Доля особей по классам виталитета, % [Proportion of individuals by vitality classes, %]			IVC	I _Q	Q	Виталитетный тип ценопопуляции [Vital type of coenopopulations]
	a	b	c				
1	0,08	0,32	0,60	0,91	0,33	0,20	Депрессивная [depressive]
2	0,16	0,52	0,32	0,94	1,06	0,34	Процветающая [prosperous]
3	0,12	0,20	0,68	0,98	0,23	0,16	Депрессивная [depressive]
4	0,52	0,40	0,08	1,04	5,75	0,46	Процветающая [prosperous]
5	0,88	0,12	0	0,98	1,00	0,50	Процветающая [prosperous]
6	0,04	0,24	0,72	0,92	0,19	0,14	Депрессивная [depressive]
7	0,60	0,20	0,20	1,11	2,00	0,46	Процветающая [prosperous]
8	0,60	0,32	0,08	1,15	5,75	0,46	Процветающая [prosperous]

Примечание. Виталитетные классы растений: а – высший, b – средний и с – низший. IVC – индекс виталитета популяции.

[Note. Vitality classes of plants: a – highest; b – medium; c – lower. IVC – population vitality index].

По критерию IVC, ЦП Попковские озера, Богачёво, Тубинский (1,04–1,15) обладают наибольшей жизненностью и высокой степенью процветания, у них максимальные показатели по всем виталитетным индексам. Видимо, условия произрастания в год исследования были благоприятными для реализации процессов роста, развития и продукционных способностей у растений. ЦП Ниязгулово, Кужанаево и Бахтигареево отнесены к депрессивным ($Q=0,14-0,20$, $I_Q=0,19-0,33$), что, видимо, связано с их произрастанием в более сухих местообитаниях на опушках леса или под пологом березняка. Возможно, в результате вышеперечисленных неблагоприятных экологических условий произрастания рост и развитие особей *I. sibirica* подавляются. По ин-

дексу IVС наиболее угнетённой является ЦП Ниязгулово (0,91), расположенная на опушке березового леса, с небольшой антропогенной нагрузкой.

Индекс размерной пластичности *I. sibirica* составил – 1,26. Размерная пластичность вида вполне согласуется с таковой для редких растений, например, индекс ISP для *Tulipa gesneriana* L. – 1,9, а для *Cephalantera rubra* (L.) Rich. – 1,31 [30, 33].

Таким образом, хорошее жизненное состояние ириса в пяти процветающих ЦП указывает на способность вида успешно адаптироваться к среде обитания и длительно существовать. Депрессивные малочисленные ЦП при отсутствии антропогенного воздействия на местообитания могут поддерживать свою численность в сложившихся условиях среды, но необходим дальнейший мониторинг за этими ЦП.

В табл. 4 представлены результаты проведенного для ЦП *I. sibirica* дискриминантного анализа. Полученные значения лямбда Уилкса (λ) минимальны при $p < 0,000$ и подтверждают статистическую достоверность результатов.

Таблица 4 [Table 4]

Результаты дискриминантного анализа в ценопопуляциях *Iris sibirica*
[Results of discriminant analysis in coenopopulations *Iris sibirica*]

Параметры [Parameters]	λ	F
Диаметр клона, см [Clone diameter, cm]	0,013	4,141
Число вегетативных побегов, шт. [Number of vegetative shoots, pcs.]	0,012	0,957
Число листьев на вегетативном побеге, шт. [Number of leaves on a vegetative shoot, pcs.]	0,014	5,113
Длина второго листа на вегетативном побеге, см [Length of second leaf on a vegetative shoot, cm]	0,017	11,612
Ширина листа, см [Sheet width, cm]	0,013	3,780
Число генеративных побегов на клон, шт. [Number of generative shoots per clone, pcs.]	0,015	9,045
Высота генеративного побега, см [Height of generative shoot, cm]	0,015	7,349
Диаметр генеративного побега, см [Diameter of generative shoot, cm]	0,013	4,131
Число цветков на генеративном побеге, шт. [Number of flowers on a generative shoot, pcs.]	0,013	4,518
Диаметр цветка, см [Flower diameter, cm]	0,018	4,141
Длина нижней доли околоцветника, см [Length of lower lobe of perianth, cm]	0,012	3,346
Ширина нижней доли околоцветника, см [Width of lower lobe of perianth, cm]	0,018	15,891
Длина верхней доли околоцветника, см [Length of the upper lobe of the perianth, cm]	0,011	0,220
Ширина верхней доли околоцветника, см [Width of the upper lobe of the perianth, cm]	0,016	10,156

Примечание. λ – лямбда Уилкса; F – критерий Фишера.
[Note. λ – Wilks Lambda; F – Fisher's test].

Оценка по критерию Фишера выявила, что наибольшее участие в разделение групп вносит признак ширина нижней доли околоцветника ($F = 15,891$), наименьшее – длина верхней доли околоцветника ($F = 0,220$) и число вегетативных побегов ($F = 0,957$).

Также дискриминантный анализ позволяет вычислить фенотипическую дистанцию между объектами, что дает возможность оценить компактность выделенных групп и обнаружить наибольшее разнообразие по морфологической структуре особей из ЦП Тубинский (ЦП 4) (18,75), минимальное разнообразие – в ЦП Ирендык (ЦП 5) (10,92), расположенной на лесной поляне в нижней части хребта Ирендык.

На рис. 4 представлена дискриминантная модель, отображающая расположение особей всех исследованных ЦП *I. sibirica* в пространстве 1-го и 2-го канонических корней.

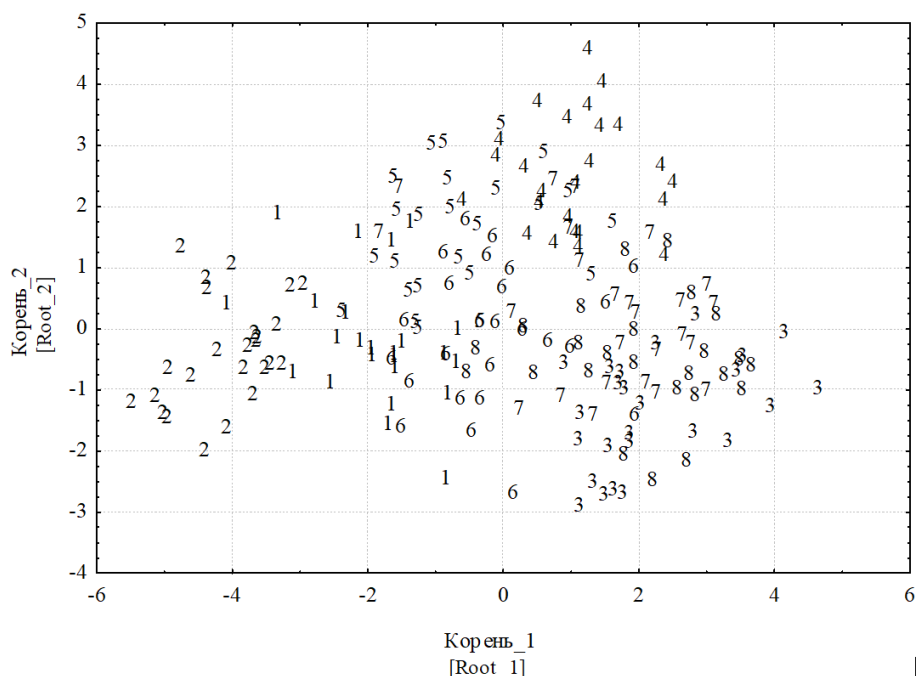


Рис. 4. Распределение особей *Iris sibirica* по совокупности морфометрических признаков методом дискриминантного анализа (номера ценопопуляций (1–8) соответствуют табл. 1)

[Fig. 4. Distribution of individuals *Iris sibirica* according to the set of morphometric features by discriminant analysis (coenopopulations numbers (1–8) correspond to Table 1)]

Особи вида различаются между собой по морфологической структуре во всех ЦП, каждая занимает свою территорию в каноническом пространстве, лишь между отдельными особями наблюдается незначительное перекрытие. ЦП Елимбетово (ЦП 2) и Тубинский (ЦП 4) стоят немного обособленно от других. ЦП Елимбетово, расположенная в сухом разреженном березняке в условиях антропогенного воздействия, характеризуется наименьшими параметрами по морфологическим параметрам как генеративных, так и

вегетативных органов. ЦП Тубинский произрастает на лесной поляне в окрестности оз. Талкас, уровень увлажнения почвы достаточный, местами избыточный, поэтому особи этой ЦП характеризуются довольно крупными размерами.

Рисунок 5 представляет результаты кластеризации ЦП по совокупности всех морфометрических признаков. ЦП *I. sibirica* разбились на 2 основных кластера: первый объединяет ЦП Тубинский (ЦП 4), Богачёво (ЦП 7), Попковские озера (ЦП 8), не подверженные антропогенному влиянию ЦП из южной части градиента с максимальными значениями по многим параметрам. Они приурочены к луговым фитоценозам, хорошо увлажненным, с незначительным засолением. Второй кластер располагается на расстоянии 14,9, который разбивается на две ветви. Первая, на расстоянии 13,9, включает ЦП Кужаново (ЦП 3) и Бахтигареево (ЦП 6), особи со средними значениями по большинству морфометрических параметров. Вторая, на расстоянии 11,5, объединила ЦП Ниязгулово (ЦП 1), Елимбетово (ЦП 2) и Ирендык (ЦП 5), произрастающие в более сухих местообитаниях, на опушках леса или в разреженных лесах и имеющие наименьшие показатели по многим признакам. По результатам кластерного анализа видно, что ЦП четко разбились на кластеры по фенотипической структуре и экологической приуроченности.

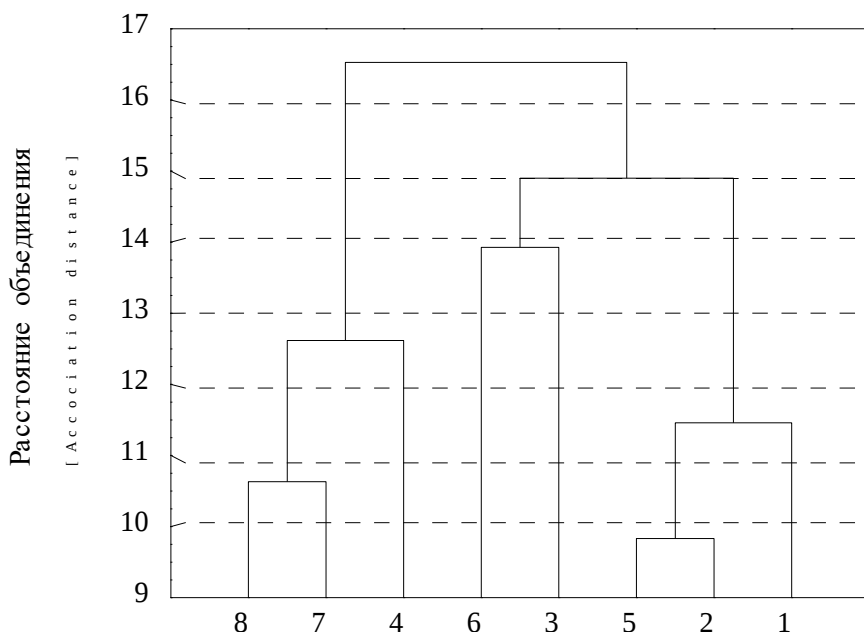


Рис. 5. Дендрограмма различий ценопопуляций *Iris sibirica* по усредненным морфометрическим параметрам растений (номера ценопопуляций (1–8) соответствуют табл. 1)
[Fig. 5. Dendrogram of the differences of coenopopulations *Iris sibirica* in average morphometric parameters of plants (coenopopulations numbers (1–8) correspond to Table 1)]

Заключение

Изучение *I. sibirica* показало, что в Республике Башкортостан он произрастает в различных местообитаниях – от сырых до солонцеватых и остепненных лугов, но при этом предпочитает места с достаточным увлажнением, выносит небольшое засоление, изредка встречается в составе разреженных лесных или опушечных сообществ. Методом дисперсионного анализа оценены межпопуляционные различия, выявлено статистически значимое влияние условий местообитания, в первую очередь, увлажнения и затенения, на исследуемые признаки растений *I. sibirica* с уровнем факторизации 19–69%, при очень высоком уровне значимости $p < 0,000$. Дискриминантный анализ показал, что во всех ЦП особи *I. sibirica* фенотипически различны между собой и каждая занимает свою территорию в каноническом пространстве, лишь между отдельными особями наблюдается незначительное перекрытие по морфологической структуре. Из изученных нами 8 ЦП максимальные параметры вегетативной и генеративной сферы установлены в ненарушенных ЦП Тубинский и Попковские озера с оптимальными для вида условиями произрастания, здесь же отмечено наибольшее морфоструктурное разнообразие. Особи с минимальными размерными и счетными показателями представлены в ЦП Ниязгулово, Елимбетово и Бахтигареево, произрастающие в менее благоприятных экологических условиях (недостаточное увлажнение, затенение, антропогенное воздействие). По виталитетному типу пять ЦП относятся к процветающим с преобладанием особей высшего класса, они приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям, одна из них (ЦП Елимбетово) близка к равновесному состоянию. Оставшиеся 3 ЦП – депрессивные и произрастают в менее благоприятных условиях среды. Кластерный анализ выявил расхождение ЦП на группы по фенотипической структуре и экологической приуроченности. Проведенные исследования показали, что в целом состояние исследованных ЦП *I. sibirica* удовлетворительное, поэтому на сегодня нет угрозы исчезновения вида в Зауралье Республики Башкортостан. Тем не менее малочисленность большинства известных ЦП вида указывает на необходимость регулярного мониторинга их состояния.

Список источников

1. McCune B., Grace J.B. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, Oregon : MjM Software Design, 2002. 304 p.
2. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
3. Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Характеристика ценопопуляций *Iris sibirica* L. в Башкирском Зауралье // Растительные ресурсы. 2002. Т. 38 (2). С. 16–28.
4. Чугаева В.Н. Особенности репродуктивной биологии представителей рода *Iris* L. // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2006. Т. 2. С. 138–143.
5. Алексеева Н.Б. Род *Iris* L. (Iridaceae) в России // Turczaninowia. 2008. Т. 11 (2). С. 5–70.

6. Овчинникова Ю.А., Шабалкина С.В. Об экологических предпочтениях *Iris sibirica* L. // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Киров : Вятский государственный университет, 2019. С. 277–282.
7. Mitić B., Nikolic T., Liber Z. Morphological and anatomical relationships in Alpine-Dinaric populations of the genus *Iris* L., Pallidae series (A. Kern.) Trinajstić (Iridaceae) // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2000. Vol. 69 (4). P. 369–384. doi: 10.5586/asbp.2000.038
8. Tillie N., Chase M.W. Hall molecular studies in the genus *Iris* L.: A preliminary study // Annali di botanica. 2000. Vol. 58. P. 105–112.
9. Szollosi R., Medvegy A., Kálmán K., Németh A., Mihalik E. Intra-inflorescence variations in floral morphological and reproductive traits of *Iris sibirica* L. // Acta Biologica Szege-diensis. 2010. Vol. 54 (2). P. 103–110.
10. Gontova T.N., Zatylnikova O.A. Comparative morphological and anatomical study of leaves and stems of *Iris pseudacorus* and *Iris sibirica* // International journal of pharmacy and pharmaceutical sciences. 2013. Vol. 5 (3). P. 574–578.
11. Mitić B., Halbritter H., Šoštarić R., Nikolic T. Pollen morphology of the genus *Iris* L. (Iridaceae) from Croatia and surrounding area: taxonomic and phylogenetic implications // Plant Systematics and Evolution. 2013. Vol. 299. PP. 271–288. doi: 10.1007/s00606-012-0720-7
12. Śmigala M., Dąbrowska A., Winiarczyk K. *Iris sibirica* L. we florze Polski // Rośliny – przegląd wybranych zagadnień. 2016. PP. 9–18.
13. Скрипец Х.И., Одинцова А.В. Морфологічна структура суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae) // Ukraina. Studia Biologica. 2017. Vol. 11 (1). P. 109–116. doi: 10.30970/sbi.1101.514
14. Scrypec K.I., Tasenkevich L.O., Seniv M.M. *Iris sibirica* (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine // Biosystems Diversity. 2020. Vol. 28 (3). P. 211–215.
15. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы. 3-е изд. М. : Студия онлайн, 2021. 384 с.
16. Абрамова Л.М., Широких П.С., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В. К экологии редких степных ирисов на Южном Урале // Вестник Томского государственного университета. 2019. № 48. С. 56–72. doi: 10.17223/19988591/48/3
17. Крюкова А.В., Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Распространение и фитоценоотическая приуроченность редких видов рода *Iris* L. на Южном Урале (Республика Башкортостан) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2014. № 23 (194). С. 5–11.
18. Крюкова А.В., Абрамова Л.М., Мустафина А.Н. К биологии и экологии редких ирисов в степях Южного Урала // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27 (4-1). С. 271–275. doi: 10.24411/2073-1035-2018-10126
19. Mikhaylova E.V., Mustafina A.N., Golovanov Y.M., Kryukova A.V. Current Challenges in Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology. Proceedings of the Fifth International Scientific Conference PlantGen. 2019. P. 156–157. doi: 10.18699/ICG-PlantGen2019-82
20. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 3.1 (Семенные растения). М. : Наука, 2004 (2005). 352 с.
21. Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М. : Товарищество научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2002. Т. 1. 526 с.
22. Цвелев Н.Н. Род. 2. Касатик – *Iris* L. Т. IV. Л. : Наука, 1979. С. 299–307.
23. Зуев В.В. *Iris* L. – Касатик // Флора Сибири. Araceae–Orchidaceae. Новосибирск : Наука, 1987. С. 114–124.
24. Chater A.O. *Iris* – L. Flora Europaea. London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney : Cambridge University Press, 1980. Vol. 5: Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). P. 87–92.

25. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Воронеж, 1962. 602 с.
26. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98 (5). С. 100–108.
27. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
28. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.
29. Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. М. : Бином-Пресс, 2007. 512 с.
30. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. 2005. Вып. 1. С. 85–98.
31. Му-За-Чин В.В., Шукаль В.В. Характеристика ценопопуляций *Iris sibirica* L. (Iridaceae) в поймах рек в Брянской области // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2016. № 2 (8). С. 36–43.
32. Солдатов С.А., Егина Е.И., Можаяева Г.Ф. Анализ всхожести семян видов рода *Iris* L. // Фундаментальные и прикладные разработки в области технических и физико-математических наук. : сб. науч. ст. по итогам работы Шестого международного круглого стола. 2018. С. 181–183.
33. Кашин А.С., Петрова Н.А., Шилова И.В. Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Поволжский. экологический журнал. 2016. № 2. С. 209–221. doi: 10.18500/1684-7318-2016-2-209-221

References

1. McCune B, Grace JB. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design Publ.; 2002. 304 p.
2. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya: monografiya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods: monograph]. Sumy: University Book Publ.; 2013. 439 p. In Russian
3. Ishmuratova MM, Mullabaeva EZ. Characteristics of coenopopulations of *Iris sibirica* L. in the Bashkir Trans-Urals. *Rastitel'nye resursy*. 2002;38(2):16–28. In Russian
4. Chugaeva VN. Osobennosti reproduktivnoy biologii predstaviteley roda *Iris* L. [Features of reproductive biology of representatives of the genus *Iris* L.]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*. 2006;2: 138–143. In Russian
5. Alekseeva NB. Genus *Iris* L. (Iridaceae) in Russia. *Turczaninowia*. 2008;11(2): 5–70. In Russian
6. Ovchinnikova YuA., Shabalkina SV. On the environmental preferences of *Iris sibirica* L. *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti ikh resheniya* [Ecology of the native land: problems and ways to solve them]. Kirov: Vyatka State University Publ.; 2019. pp. 277–282. In Russian
7. Mitić B, Nikolic T, Liber Z. Morphological and anatomical relationships in Alpine-Dinaric populations of the genus *Iris* L., Pallidae series (A. Kern.) Trinajstić (Iridaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2000;69(4): 369–384. doi: 10.5586/asbp.2000.038
8. Tillie N, Chase MW. Hall molecular studies in the genus *Iris* L.: A preliminary study. *Annali di botanica*. 2000;58: 105–112.
9. Szollosi R, Medvegy A, Kálmán K, Németh A, Mihalik E. Intra-inflorescence variations in floral morphological and reproductive traits of *Iris sibirica* L. *Acta Biologica Szegediensis*. 2010;54(2): 103–110.

10. Gontova TN, Zatylnikova OA. Comparative morphological and anatomical study of leaves and stems of *Iris pseudacorus* and *Iris sibirica*. *International journal of pharmacy and pharmaceutical sciences*. 2013;5(3): 574-578.
11. Mitic' B, Halbritter H, Šoštarić R, Nikolic T. Pollen morphology of the genus *Iris* L. (Iridaceae) from Croatia and surrounding area: taxonomic and phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution*. 2013;299: 271-288. doi: 10.1007/s00606-012-0720-7
12. Śmigala M, Dąbrowska A, Winiarczyk K. *Iris sibirica* L. we florze Polski. *Rośliny - przegląd wybranych zagadnień*. 2016. pp. 9-18.
13. Скрипецъ XI, Одінцова АВ. Морфологічна структура суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Ukraine. Studia Biologica Publ.*; 2017;11(1): 109-116. doi: 10.30970/sbi.1101.514 In Ukraine
14. Scrypec KI, Tasenkevich LO, Seniv MM. *Iris sibirica* (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine. *Biosystems Diversity*. 2020;28(3): 211-215.
15. Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1: Rasteniya i griby. [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. T. 1: Plants and mushrooms]. 3rd ed. Moscow: Studio online Publ.; 2021. 384 p. In Russian
16. Abramova LM, Shirokikh PS, Golovanov YaM, Mustafina AN, Kryukova AV. On the ecology of rare steppe irises in the South Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48: 56-72. doi: 10.17223/19988591/48/3 In Russian, English summary
17. Kryukova AV, Muldashev AA, Golovanov YaM, Abramova LM. Distribution and phyto-cenotic occurrence of rare species of the genus *Iris* L. in the South Urals (Republic of Bashkortostan). *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki*. 2014;23(194): 5-11. In Russian
18. Kryukova AV, Abramova LM, Mustafina AN. K biologii i ekologii redkikh irisov v stepyakh Yuzhnogo Urala [On the biology and ecology of rare species *Iris* L. in the steppes of the South Urals]. *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*. 2018;27(4-1): 271-275. doi: 10.24411/2073-1035-2018-10126 In Russian
19. Mikhaylova EV, Mustafina AN, Golovanov YaM, Kryukova AV. Current Challenges in Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology. *Proceedings of the Fifth International Scientific Conference PlantGen*. 2019: 156-157. doi: 10.18699/ICG-PlantGen2019-82
20. Krasnyy spisok osobo okhranyaemykh redkikh i nakhodyashchikhsya pod ugrozoy ischez-noveniya zhivotnykh i rasteniy. T. 3.1 (Semennye rasteniya). [Red List of Specially Protected Rare and Endangered Animals and Plants. Vol. 3.1 (Seed plants)]. Moscow: Nauka Publ.; 2004(2005). 352 p. In Russian
21. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tikhomirov VN. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii* [Illustrated guide to plants of Central Russia]. Moscow: Partnership of Scientific Publications KMK Publ., Institute of Technological Research Publ.; 2002. Vol. 1. 526 p. In Russian
22. Tselev NN. Genus. 2. *Iris* L. T. IV. Leningrad: Nauka Publ.; 1979. pp. 299-307.
23. Zuev VV. *Iris* L. Flora of Siberia. Araceae-Orchidaceae. Novosibirsk: Science Publ.; 1987. pp. 114-124. In Russian
24. Chater AO. *Iris* – L. Flora Europaea. Vol. 5. Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledo-nes). London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press. 1980. pp. 87-92.
25. Golubev VN. Osnovy biomorfologii travyanistyykh rasteniy tsentral'noy lesostepi [Fundamentals of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe]. In: *Trudy Tsentral'no-chernozemnogo zapovednika im. V.V. Alekhina*. Voronezh, 1962. 602 p. In Russian
26. Zaugolnova LB, Denisova LV, Nikitina SV. Podkhody k otsenke sostoyaniya tse-no-populyatsiy rasteniy [Approaches to assessing the state of plant coenopopulations]. *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1993;98(5): 100-108. In Russian

27. Zaicev GN. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 184 p. In Russian
28. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 287 p. In Russian
29. Khalafyan AA. STATISTICA 6. Statisticheskiy analiz dannykh [STATISTICA 6. Statistical data analysis]. Moscow: Binom-Press LLC Publ.; 2007. 512 p. In Russian
30. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM, Zhirnova TV. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. Na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategies of the *Cephalanthera rubra* (L.) Rich coenopopulation on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Seriya Biologiya*. 2005;1: 85-98. In Russian
31. Mu-Za-Chin VV, Shukal VV. Kharakteristika tsenopopulyatsiy *Iris sibirica* L. (Iridaceae) v poymakh rek v Bryanskoy oblasti [Characteristics of coenopopulations of *Iris sibirica* L. (Iridaceae) in the floodplains of rivers in the Bryansk region]. *Byulleten' Bryanskogo otdelevnaya RBO*. 2016;2(8): 36-43. In Russian
32. Soldatov SA, Egina EI, Mozhaeva GF. Analiz vskhozhesti semyan vidov roda *Iris* L. [Analysis of seed germination of species of the genus *Iris* L. In: *Fundamental'nye i prikladnyye razrabotki v oblasti tekhnicheskikh i fiziko-matematicheskikh nauk* [Fundamental and applied developments in the field of technical and physical and mathematical sciences]. Collection of scientific articles based on the results of the sixth international round table. 2018. pp. 181-183. In Russian
33. Kashin AS, Petrova NA, Shilova IV. Osobennosti ekologicheskoy strategii *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) [Features of the ecological strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida)]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2016;2: 209-221. doi: 10.18500/1684-7318-2016-2-209-221 In Russian

Информация об авторах:

Крюкова Анастасия Владимировна – канд. биол. наук., н.с. лаборатории флоры и растительности, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>

E-mail: anastasiya.ufa@bk.ru

Мустафина Альфия Науфалевна – канд. биол. наук., с.н.с. лаборатории флоры и растительности Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>

E-mail: alfverta@mail.ru

Абрамова Лариса Михайловна – проф., д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории флоры и растительности Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Голованов Ярослав Михайлович – канд. биол. наук., в.н.с. лаборатории флоры и растительности Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>

E-mail: jaro1986@mail.ru

Мулдашев Альберт Акрамович – канд. биол. наук., в.н.с. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии Уфимского федерального научного центра РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0619-4171>

E-mail: muldashev_ural@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anastasiya V. Kryukova, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Flora and Vegetation, South Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>

E-mail: anastasiya.ufa@bk.ru

Alfiya N. Mustafina, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Flora and Vegetation, South Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>

E-mail: alfverta@mail.ru

Larisa M. Abramova, Doc. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher, Laboratory of Flora and Vegetation, South Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Yaroslav M. Golovanov, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Flora and Vegetation, South Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>

E-mail: jaro1986@mail.ru

Albert A. Muldashev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Geobotany and Plant Resources, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Center of Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0619-4171>

E-mail: muldashev_ural@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 31.10.2022;
одобрена после рецензирования 16.02.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 31.10.2022;
approved after reviewing 16.02.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья

УДК 582.715: 574.3(571.15)

doi: 10.17223/19988591/64/3

Репродуктивная биология *Rhodiola rosea* в природных условиях Горного Алтая

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Михаил Сергеевич Ямбуров²,
Татьяна Николаевна Катаева³, Ольга Дмитриевна Чернова⁴,
Елена Сергеевна Прокопьева⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

Аннотация. Исследовано состояние репродуктивной сферы *Rhodiola rosea* L. на территории Горного Алтая. Выявлены основные морфологические отличия мужских и женских особей, изучены половая структура 9 ценопопуляций, а также показатели семенной продуктивности, жизнеспособность семян и условия их прорастания. Анализ морфологических особенностей показал, что мужские особи, по сравнению с женскими, имеют большее количество генеративных побегов. Генеративность мужских особей также выше, но по морфометрическим показателям их побеги несколько уступают женским. Установлено, что по мере ухудшения экологических условий произрастания вида в половом спектре ценопопуляций наблюдается смещение соотношения в сторону увеличения женских особей. В условиях, когда добавляется антропогенный фактор, наблюдается обратный процесс, ведущий к значительному увеличению доли мужских особей. Ценопопуляции мало отличаются по значениям процента плодоцветения и числу семязачатков в цветке, так как эти показатели мало связаны с условиями произрастания вида. Значения остальных репродуктивных характеристик находятся в тесном взаимодействии с внешними факторами среды. Ценопопуляции, у которых большинство репродуктивных показателей имеют положительный характер отклонений сравнительно с генеральной совокупностью, можно рассматривать как относительно благополучные. Ценопопуляции с высокой долей признаков, имеющих отрицательные отклонения, характеризуются как угнетенные или близкие к этому состоянию. Установлена отрицательная корреляция некоторых репродуктивных показателей особей с высотой над уровнем моря. В лабораторном эксперименте свежесобранные семена родиолы розовой демонстрируют невысокую всхожесть и растянутый период прорастания. Наиболее оптимальным способом проращивания семян является предварительная обработка 0,1% раствором ГБК.

Ключевые слова: редкий вид, *Rhodiola rosea*, репродуктивная биология, половая структура ценопопуляций, семенная продуктивность, всхожесть семян, Горный Алтай

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Катаева Т.Н., Чернова О.Д., Прокопьева Е.С. Репродуктивная биология *Rhodiola rosea* в природных условиях Горного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 52–80. doi: 10.17223/19988591/64/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/3

Reproductive Biology of *Rhodiola rosea* under Wild Conditions of the Altai Mountains

**Alexey S. Prokopyev¹, Mikhail S. Yamburov², Tatjana N. Kataeva³,
Olga D. Chernova⁴, Elena S. Prokopyeva⁵**

^{1, 2, 3, 4, 5} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

Summary. *Rhodiola rosea* L. (golden root) is a valuable medicinal plant that has long been firmly established in wide medical practice. On the territory of Russia, *R. rosea* is one of the commercial species, whose reserves are actively exploited. Currently, the golden root is protected in most of its range and included in the Red Book of the Russian Federation (2008). Given the great economic importance of the golden root and intensive reduction its natural reserves, our aim was to assess current state of *R. rosea* cenopopulations and its reproductive potential realisation in natural growing conditions in the Altai Mountains (the Altai Republic). The studies were carried out on the territories of the following mountain ranges: the Iolgo Range (near Karakol Lakes), the Kurai Range (near the village of Kurai), the Northern Chuysky Range (in the upper reaches of the Aktru River), Mount Sukor (near the village of Chagan-Uzun), and the Southern Chuysky Range (in the upper reaches of the Akkol River); in the altitude range of 1840–2828 m above sea level. The reproductive state of nine cenopopulations was studied. The main morphological differences between males and females were revealed, and also cenopopulations sex structure, seed productivity indicators, seeds viability, and conditions for their germination were studied. An analysis of morphological features showed that males, compared with females, have a greater number of generative shoots. The generativity of males is also higher, but in terms of morphometric parameters, male shoots are somewhat inferior to female ones. It has been shown that as the growing conditions worsen in the cenopopulations sex spectrum, there is a shift in the ratio towards an increase in females. Under anthropogenic pressure, the reverse process is observed, which leads to a significant increase in the proportion of males. Cenopopulations little differ by the fruiting percentage and the ovules number in the flower, because these indicators have little connection with the growing conditions of the species. The values of other reproductive characteristics are in close interaction with external environmental factors. The cenopopulations, where the majority of reproductive indicators have positive deviations in comparison with the general population, can be considered as relatively safe. The cenopopulations with a high proportion of traits that have negative deviations are characterised as oppressed or close to this state. A negative correlation of some reproductive indicators (the number of generative shoots per individual, seed yield, and the number of female shoots per area) located higher than mean sea

level has been established. In the laboratory experiment, freshly harvested seeds of *Rhodiola rosea* show low germination and an extended germination period. The most optimal method of seed germination is pre-treatment with a 0.1% solution of gibberellin A3.

The article contains 5 Figures, 3 Tables and 54 References.

Keywords: rare species, *Rhodiola rosea*, reproductive biology, cenopopulations sex structure, seed productivity, seed germination, the Altai Mountains

Funding: The study was carried out as part of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Prokopyev AS, Yamburov MS, Kataeva TN, Chernova OD, Prokopyeva ES. Reproductive Biology of *Rhodiola rosea* under Wild Conditions of the Altai Mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:52-80. doi: 10.17223/19988591/64/3

Введение

Rhodiola rosea L. (родиола розовая, золотой корень) – ценное лекарственное растение, уже давно прочно вошедшее в широкую медицинскую практику. Изучению лекарственных свойств золотого корня посвящена достаточно обширная литература, среди которой заметное место занимают исследования сибирских ученых, первыми доказавшими его высокую эффективность как лечебного средства. В результате комплексного химико-фармакологического исследования *R. rosea* в Сибирском государственном медицинском университете было установлено, что растение обладает ярко выраженным психостимулирующим и адаптогенным действием [1, 2]. Жидкий экстракт корневищ родиолы розовой был предложен для клинических испытаний и с 1975 г. включен в перечень лекарственных средств, разрешенных к медицинскому применению в Российской Федерации [3]. *R. rosea* на протяжении уже более 400 лет традиционно используется в лечебной практике народов Сибири, Тибета, Монголии и Китая [2, 4].

На территории России *R. rosea* относится к числу промысловых видов, запасы которой активно эксплуатируются с 60–70-х гг. прошлого века. Повышенный спрос и стихийный характер заготовки лекарственного сырья привели к тому, что природные запасы и площади естественного произрастания золотого корня заметно сократились [5]. Это послужило основанием для включения *R. rosea* в группу редких и исчезающих видов. В настоящее время золотой корень охраняется на большей части своего ареала и включен в Красную книгу РФ [6].

Ведущие специалисты России в области ботанического ресурсоведения уже давно пришли к выводу, что сохранение природных запасов важнейших лекарственных растений невозможно без разработки научно обоснованных режимов их рационального использования [5, 7]. На основе этого подхода складывается представление о необходимости изучения биологии сырьевых видов на уровне популяций. Только полное всестороннее исследование эколого-биологических особенностей дикорастущих лекарственных растений

в разных эколого-ценотических условиях позволит определить стратегию жизни вида и максимально точно прогнозировать его поведение при любых изменениях условий обитания и разных видах хозяйственного воздействия [8].

Эколого-популяционные исследования *R. rosea* неоднократно проводились в разных частях ареала. Так, состояние локальных популяций изучалось в условиях арктических экосистем европейской части России [9–11], на уральской части ареала [12–18], в Алтае-Саянской горной области [5, 19–23], Тыве [24] и Якутии [25].

Учитывая большое хозяйственное значение родиолы розовой и интенсивное сокращение ее природных запасов, была поставлена цель: оценить современное состояние ценопопуляций и уровень реализации репродуктивного потенциала *R. rosea* в естественных условиях произрастания на территории Горного Алтая.

Материалы и методики исследования

R. rosea – циркумполярный арктоальпийский вид, распространенный почти по всем горным системам Северного полушария и по всей Арктике [26]. Его ареал охватывает арктическое побережье Евразии, горы Скандинавии, Средней и Атлантической Европы (Пиренеи, Альпы, Судеты, Карпаты), Средиземноморья и Балкано-Малоазиатского региона; встречается в крупнейших горных системах Средней Азии (Памир, Тянь-Шань, Тарбагатай), Сибири (Алтай, Саяны), Монголии, Китая; указывается для Урала и горных хребтов Дальнего Востока, включая Сахалин, Курилы, Камчатку, северные Японские острова [27–32]. Кроме того, *R. rosea* приводится для горных районов Северной Америки [33].

На территории России основным центром распространения этого вида являются горы Южной Сибири – Алтай, Западный и Восточный Саяны, Кузнецкий Алатау, горные системы Тувы и Забайкалья [2, 20, 21]. На Алтае *R. rosea* широко распространена по всей территории высокогорий. Как весьма экологически пластичный вид в горах, она освоила широкий спектр местобитаний. Растет на альпийских и субальпийских лугах, в горных тундрах, на прирусловых песках, галечниках, крупных каменистых россыпях и щебнистых осыпях, в зарослях ерника и кедрового стланика, по сырым слабо задернованным склонам долин, каров, цирков и на древних моренах [21, 23].

R. rosea – многолетний травянистый летнезеленый поликарпик с побегами суккулентного типа (рис. 1). По жизненной форме и длительности жизни относится к стеблевым (безрозеточным) моноподиальным короткокорневищным растениям, живущим на уровне генеты и раметы до 80 лет и более [5, 34].

В природе этот вид отличается значительным полиморфизмом, он очень чутко реагирует на условия среды существенным изменением признаков. Изменчивость морфологических и функциональных показателей *R. rosea* под действием условий обитания широко освещена в современной литературе [5, 10, 12, 14, 16, 22, 23, 35]. Так как основную роль в возобновлении и

восстановлении популяций родиолы розовой в природе играет семенное размножение, значительное место в этих исследованиях отводится изучению репродуктивной биологии вида.



Рис. 1. Цветущая мужская особь *Rhodiola rosea* среди альпийского разнотравья на Курайском хребте

[Fig. 1. *Rhodiola rosea* male individual blooming among alpine forbs of the Kurai Range]

Объектом нашего исследования послужили особи *R. rosea* в 9 ценопопуляциях (ЦП), произрастающие в высокогорьях Республики Алтай. Полевые исследования проводились в 2020 г. на территориях следующих горных массивов: хребет Иолго (в районе Каракольских озер), Курайский хребет (в окр. с. Курай), Северо-Чуйский хребет (в верховьях р. Актру), гора Сукор (в окр. с. Чаган-Узун) и Южно-Чуйский хребет (в верховьях р. Аккол); в диапазоне высот 1840–2828 м над уровнем моря (табл. 1).

При проведении популяционных исследований использовались общепринятые методики и терминология, приведенные в работах Т.А. Работнова [36], Р.Е. Левиной [37], Ю.А. Злобина с соавт. [38]. Изучение репродуктивной биологии вида проводилось на организменном и популяционном уровнях с учетом эколого-фитоценологических характеристик условий обитания. Организменный уровень включал исследование в сравнительном аспекте морфометрических и количественных признаков мужских и женских особей. Подсчеты и замеры в каждой ценопопуляции велись на 25–30 мужских и женских экземплярах. Определялись число вегетативных и генеративных побегов на особь, степень генеративности особи, число цветков и число плодов в соцветии, число листовок в плоде, число семязачатков в цветке и семян в многолистовке. Степень генеративности особи рассматривается как доля генеративных побегов от общего числа побегов на особи. В составе выборок для анализа привлекались генеративные особи всех возрастных групп. И только при подсчете количества генеративных побегов на

отдельных растениях учитывались особи средневозрастного генеративного состояния (g_2), так как они отражают максимально возможный репродуктивный потенциал вида в различных экологических условиях.

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика ценопопуляций *R. rosea* в Горном Алтае
[Characteristics of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [CP]	Местоположение, высота над уровнем моря [Location, height above sea level]	Местообитание / доминирующие виды [Habitat / dominant species]	ОПП, % [TPC, %]
1	Чемальский р-он, хребет Иолго. Правый борт долины в окр. Каракольских озер, 1 840 м [Chemalsky district, Iolgo ridge. The right side of the valley near Karakol lakes, 1840 m]	Субальпийское разнотравье среди кедрового редколесья на склоне [Subalpine forbs among cedar woodlands on a slope] / <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Carex aterrima</i> , <i>Bistorta officinalis</i> , <i>Stellaria bungeana</i> , <i>Saussurea latifolia</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Swertia obtusa</i>	85
2	Там же. Левый борт долины в окр. Каракольских озер, 1 920 м [Same place. Left side of the valley near Karakol lakes, 1920 m]	Травянистая тундра по краю ерника на выравненном участке в верхней части склона [Grassy tundra along the edge of dwarf birch on a leveled area in the upper part of the slope] / <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Bistorta elliptica</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Saussurea alpina</i> , <i>Gentiana algida</i>	95
3	Кош-Агачский р-он, окр. с. Курай. Курайский хребет, 2 715 м [Kosh-Agachsky district, Kurai Range. Near Kurai village, 2715 m]	Альпийский луг на склоне вдоль ручья [Alpine meadow on a slope along a stream] / <i>Anthoxanthum alpinum</i> , <i>Trisetum mongolicum</i> , <i>Festuca kryloviana</i> , <i>Poa altaica</i> , <i>Carex aterrima</i> , <i>Aconitum altaicum</i> , <i>Dracocephalum peregrinum</i> , <i>Bistorta officinalis</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Aster alpinus</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	80–90
4	Кош-Агачский р-он, Северо-Чуйский хребет. Крутой левый борт долины реки Ак-тру, 2 385 м [Kosh-Agachsky district, Northern Chuysky ridge. Steep left side of the Aktru river valley, 2385 m]	Субальпийское разнотравье среди зарослей ивняка в ложбине водостока [Subalpine forbs among the thickets of willows in the hollow of the drain] / <i>Salix cinerea</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Saussurea frolovii</i> , <i>Aegopodium alpestre</i> , <i>Aquilegia sibirica</i> , <i>Hedysarum neglectum</i>	70
5	Там же. 2 380 м [Same place, 2380 m]	Несформировавшаяся растительность из разнотравья в глубоком овраге с осыпающимися щебнистыми стенками [Unformed vegetation of forbs in a deep ravine with crumbling rubble walls] / <i>Heracleum dissectum</i> , <i>Chamaenerion latifolium</i> , <i>Aquilegia sibirica</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	25
6	Кош-Агачский р-он, окр. с. Чаган-Узун. гора Сукор, 2 828 м [Kosh-Agachsky district, near Chagan-Uzun village. Mount Sukor, 2828 m]	Каменисто-щебнистая тундра на крутом склоне в ложбине водостока [Stony-rubbly tundra on a steep slope in the hollow of the drain] / <i>Lagotis integrifolia</i> , <i>Minuartia verna</i> , <i>Dracocephalum nutans</i> , <i>Cerastium lithospermifolium</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	15

ЦП [CP]	Местоположение, высота над уровнем моря [Location, height above sea level]	Местообитание / доминирующие виды [Habitat / dominant species]	ОПП, % [TPC, %]
7	Там же. 2 728 м [Same place, 2728 m]	Фрагмент альпийского разнотравья в ложбине водостока [Fragment of alpine forbs in the hollow of the drain] / <i>Chamaenerion latifolium</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Lagotis integrifolia</i> , <i>Trifolium eximium</i> , <i>Carex melanantha</i> , <i>Polemonium boreale</i> , <i>Trollius altaicus</i> , <i>Dra-cocephalum peregrinum</i> , <i>Aster alpinus</i>	60
8	Кош-Агачский р-он, Южно-Чуйский хребет, долина реки Аккол, 2 453 м [Kosh-Agachsky district, Southern Chuysky ridge, Akkol river valley, 2453 m]	Несформировавшаяся растительность на галечнике по берегу реки [Unformed vegetation on the pebbles along the river bank] / <i>Trisetum mongolicum</i> , <i>Festuca altaica</i> , <i>Festuca brachyphylla</i> , <i>Arctopoa tibetica</i> , <i>Archangelica decurrens</i> , <i>Tripleurospermum ambiguum</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	15–20
9	Там же. Устье реки Тура-Оюк (левого притока Аккол), 2 324 м [Same place, the mouth of the Tura-Oyuk River (the left tributary of the Akkol), 2324 m]	Кустарниковые заросли по берегу реки [Bushes along the river] / <i>Salix pentandra</i> , <i>Salix sajanensis</i> , <i>Salix glauca</i> , <i>Spiraea alpina</i> , <i>Lonicera altaica</i> , <i>Arctopoa tibetica</i> , <i>Rheum compactum</i> , <i>Archangelica decurrens</i> , <i>Primula nivalis</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Rhodiola algida</i>	70–90

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ОПП – общее проективное покрытие.

[Note. CP - cenopopulation; TPC - total plants cover].

На популяционном уровне проводился подсчет по следующим показателям: доля женских и мужских особей в ЦП, соотношение женских и мужских особей, число побегов у женских особей и урожайность семян на единицу площади.

При изучении семенной продуктивности придерживались методики Т.А. Работнова [39] с рекомендациями И.В. Вайнагий [40] и Р.Е. Левиной [37]. В качестве основных показателей учитывались: потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность определяли как среднее количество семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [41] и М.Ф. Даниловой [42]. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучались с помощью стереоскопического микроскопа Leica M165 C. Масса 1 000 семян определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Взвешивалось по 100 семян в 4-кратной повторности в соответствии с ГОСТ 34221–2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [43]. Результаты взвешивания проб умножали на 10 и вычисляли среднее арифметическое значение.

Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [44, 45] с нашей модификацией. В опытах проращивали свежесобранные семена и семена после 6 месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке 0,1% раствором

гиббереллиновой кислоты (ГБК) в течение 24 часов или стратифицировали при температуре 0–4 °С в течение 4–6 недель. Затем обработанные и необработанные семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22 °С с фотопериодом 16/8 (свет / темнота). Грунтовую всхожесть также определяли в 4-кратной повторности по 100 штук семян путем посева их в пластиковые ящики с субстратом из торфа, дерновой земли и песка в равных объемных долях. Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Проведение измерений большого количества морфологических и репродуктивных показателей позволило создать массив данных и рассчитать статистические характеристики генеральных совокупностей для женских и мужских особей, а также установить процент отклонения показателей для отдельных ценопопуляций по сравнению с генеральной совокупностью. Для каждого показателя рассчитывались среднее значение и ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования оценивались по Г.Ф. Лакину [46]: $CV < 11\%$ – низкий, $CV = 11–25\%$ – средний, $CV > 25\%$ – высокий. Для определения взаимосвязи разных показателей рассчитывался коэффициент корреляции Спирмена (r_s) по средним значениям признаков в ценопопуляциях. Корреляция считалась заметной при $0,5 < r_s \leq 0,7$, высокой при $0,7 < r_s \leq 0,9$ и сильной при $r_s > 0,9$. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016.

Результаты исследования и обсуждение

Морфологическая характеристика и изменчивость генеративных особей. Выявленные в настоящем исследовании морфологические характеристики и основные аспекты изменчивости генеративных особей *R. rosea* во многом согласуются с литературными сведениями. Эти данные свидетельствуют, что *R. rosea* является преимущественно двудомным растением, у которого женские и мужские цветки пространственно разделены и расположены на разных особях. Значительно реже в природе встречаются однодомные (обоеполые) растения [5, 19]. Цветки родиолы розовой многочисленные, мелкие, 4(5)-членные, как правило, однополые [21]; иногда можно наблюдать функционально обоеполые цветки, но чаще функционально пестичные или функционально тычиночные, что связано с недоразвитием или тычиночных, или пестичных элементов у первично обоеполых цветков [22, 23]. В наших наблюдениях единично были отмечены женские особи, в соцветиях которых встречаются цветки с развитыми мужскими органами (ЦП 2, 3), и мужские особи, на побегах которых среди мужских цветков развиты женские (ЦП 6, 7, 9).

Анализ морфологических особенностей мужских и женских особей *R. rosea* выявил существенные различия между ними по морфометрическим и количественным показателям генеративного побега. Так, мужские особи в целом более крупные. Количество генеративных побегов у мужских

растений развивается в среднем на 37% больше, чем у женских. Генеративность мужских особей также выше. Доля генеративных побегов по отношению к общему количеству побегов на средневозрастной особи составляет у них в среднем 64%, а у женских – 45% (табл. 2). В исследованных ценопопуляциях основной вклад в репродукцию вносят средневозрастные генеративные особи (g_2), доля генеративных побегов которых составляет от 55 до 80% от всей численности генеративных побегов в ценопопуляции.

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика генеративных особей и половая структура ценопопуляций

***R. rosea* в Горном Алтае**

[Characteristics of generative individuals and sex structure of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [CP]	Пол [Sex]	Число генеративных побегов на особь g_2 , шт. [Number of generative shoots per individual in g_2 stage, pcs.]	Число вегетативных побегов на особь g_2 , шт. [Number of vegetative shoots per individual in g_2 stage, pcs.]	Степень генеративности особи g_2 , % [Generativity degree of individual in g_2 stage, %]	Доля женских особей, % [Share of females, %]	Доля мужских особей, % [Share of males, %]	Соотношение женских и мужских особей в ЦП [Females and males ratio]
ГС [GP]	Жен. [Female]	7,4 ± 0,8	9,1 ± 1,3	44,8	58,4	41,6	1,4
	Муж. [Male]	11,7 ± 1,4	6,6 ± 0,9	63,9			
1	Жен. [Female]	9,8 ± 1,2	9,5 ± 1,1	50,8	51,5	48,5	1,1
	Муж. [Male]	13,8 ± 1,4	7,8 ± 1,3	63,9			
2	Жен. [Female]	11,0 ± 2,2	9,3 ± 0,4	54,2	52,9	47,1	1,1
	Муж. [Male]	12,0 ± 1,9	6,5 ± 0,2	64,9			
3	Жен. [Female]	10,3 ± 1,3	18,3 ± 1,2	36,0	54,0	46,0	1,2
	Муж. [Male]	32,0 ± 6,9	12,7 ± 1,8	71,6			
4	Жен. [Female]	5,5 ± 0,2	3,5 ± 0,2	61,1	55,9	44,1	1,3
	Муж. [Male]	6,5 ± 0,9	4,0 ± 0,9	61,9			
5	Жен. [Female]	7,1 ± 1,4	10,2 ± 1,9	41,0	64,7	35,3	1,8
	Муж. [Male]	5,0 ± 0,5	3,0 ± 0,5	62,5			
6	Жен. [Female]	5,3 ± 0,5	6,5 ± 1,2	44,9	31,8	68,2	0,5
	Муж. [Male]	6,3 ± 0,9	6,3 ± 0,9	50,0			

ЦП [CP]	Пол [Sex]	Число генеративных побегов на особь g ₂ , шт. [Number of generative shoots per individual in g ₂ stage, pcs.]	Число вегетативных побегов на особь g ₂ , шт. [Number of vegetative shoots per individual in g ₂ stage, pcs.]	Степень генеративности особи g ₂ , % [Generativity degree of individual in g ₂ stage, %]	Доля женских особей, % [Share of females, %]	Доля мужских особей, % [Share of males, %]	Соотношение женских и мужских особей в ЦП [Females and males ratio]
7	Жен. [Female]	6,3 ± 1,4	8,9 ± 1,9	41,4	66,0	34,0	1,9
	Муж. [Male]	6,7 ± 1,2	5,5 ± 0,9	54,9			
8	Жен. [Female]	4,7 ± 0,9	9,3 ± 0,8	33,6	60,9	39,1	1,6
	Муж. [Male]	7,7 ± 1,2	5,2 ± 0,6	59,7			
9	Жен. [Female]	6,4 ± 0,8	6,6 ± 1,3	49,2	88,2	11,8	7,5
	Муж. [Male]	9,3 ± 0,8	8,0 ± 1,4	53,8			

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ГС – генеральная совокупность, g₂ – средневозрастная генеративная особь; Среднее значение ± ошибка среднего значения.

[Note. CP - cenopopulation; GP - general population, g₂ - middle-aged generative individual. Data are presented: in the numerator M ± SEM].

Ранее нами было показано, что мужские соцветия более многоцветковые, чем женские. В то же время по морфометрическим показателям генеративных побегов мужские особи несколько уступают женским. Женские побеги на 39% длиннее мужских, на 16% более облиственны и имеют соцветия в 1,5 раза большего диаметра [35].

Как неоднократно отмечалось в литературе, морфологическая изменчивость генеративных особей *R. rosea* (мужских и женских) очень высока и зависит от условий обитания [5, 16, 23]. При этом одни признаки характеризуются высокой степенью вариабельности, а другие демонстрируют относительную стабильность или изменяются в нешироких пределах. Как показали проведенные ранее исследования, вариабельность числа листьев на побеге как у мужских, так и у женских особей имеет средний уровень изменчивости (CV = 18–24%), все остальные признаки характеризуются высоким уровнем изменчивости (CV = 25–48%), самым изменчивым из которых является количество цветков в соцветии. Наибольшие отклонения значений этих признаков как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения выявлены у женских особей [35].

Половая структура ценопопуляций. Изучение полового состава ценопопуляций *R. rosea* обычно связывают с вопросами семенной продуктивности и устойчивости этого вида в природе. Как уже отмечалось ранее Н.В. Ревякиной [47], раздельнополость родиолы является одним из приспособлений для повышения экологической пластичности вида в условиях приледни-

ковья. В эволюции растительных организмов двудомность рассматривается как явление, уменьшающее конкуренцию между мужскими и женскими растениями. В свою очередь, это способствует повышению общей конкурентоспособности вида и расселению в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, где существование растений с обоеполыми цветками может быть затруднено [48].

Половой полиморфизм родиолы розовой проявляется в существовании трех типов особей – мужских, женских и обоеполых. На соотношение полов могут оказывать влияние разные факторы, среди которых не последнее место занимают макроклиматические условия. Так, при перемещении от южных границ ареала *R. rosea* к северным (Арктика) уменьшается сумма активных температур и сокращается вегетационный период, следовательно, ухудшаются условия для формирования и роста растений. В этих условиях в половом составе ценопопуляций *R. rosea* происходит уменьшение доли мужских и увеличение доли обоеполых и женских особей. Там же на Севере заметные колебания в соотношении половых форм наблюдаются и в высотном направлении: при смене поясов растительности, по мере поднятия в горы, количество обоеполых особей уменьшается, а раздельнополых увеличивается, среди которых с увеличением высоты заметно начинают преобладать растения с женскими соцветиями. Их доля увеличивается с 2–3% от нижних этажей высотности до 80–90% на субальпийских лужайках и луговинах [14]. Другая картина складывается на южной границе ареала родиолы розовой. Как показали исследования, проведенные Н.А. Некратовой [5] в пределах Алтае-Саянской горной области, половая структура ценопопуляций *R. rosea* здесь достаточно стабильна и уравновешена. Соотношение женского и мужского пола у них близко 1 : 1, или обычно незначительно преобладают мужские особи (в среднем 1,3 : 1). Обоеполые особи хотя и отмечаются, но крайне редко. Половая структура не зависит от высоты местности, а также от конкретных эколого-ценотических условий [5]. Значительное увеличение соотношения в сторону мужской сексуализации особей (до 2 : 1) наблюдается лишь в местообитаниях, подверженных склоновым процессам – лавинам и камнепадам [20].

В экстремальных условиях Севера хорошо прослеживается взаимосвязь пола растений с основными составляющими семенной продуктивности. В неблагоприятной среде у особей *R. rosea* наблюдаются нерегулярное плодоношение и низкая степень реализации репродуктивного потенциала [9, 14]. Максимально реализовываться и обеспечивать себе семенное возобновление виду позволяет высокая доля женских особей, которые значительно превосходят обоеполые формы по числу репродуктивных структур побега (общему количеству цветков, листовок и семян). С поднятием в горы увеличивающаяся по отношению к общей численности генеративных особей доля женских растений способствует в целом росту показателей семенной продуктивности. Максимальных значений эти показатели достигают в субальпийском поясе [14]. В то же время на Алтае очевидной зависимости между уровнем реальной семенной продуктивности,

с одной стороны, и половой структурой популяции, с другой стороны, не установлено [5].

В наших исследованиях на территории Республики Алтай характер соотношения полов в ценопопуляциях *R. rosea* сохраняется в уже установленных для этого региона вариациях. В ряде изученных ценопопуляций участие мужских и женских особей приближается к равновесным значениям при общем незначительном преобладании женских форм (51,5–55,9%). Эта структура характерна для ненарушенных ценопопуляций, обитающих в относительно благоприятных для вида эколого-ценотических условиях (ЦП 1, 2, 3, 4). По мере ухудшения экологических условий произрастания (неравномерное увлажнение, высокая закустаренность сообщества, незакрепленный сыпучий субстрат) в половом спектре наблюдается смещение соотношения в сторону увеличения женских особей (ЦП 5, 7, 8, 9). Максимальных значений доля женских особей (88,2%) достигает в ЦП 9, произрастающей под плотным пологом высоких кустарников и испытывающей заметную конкуренцию со стороны других видов. В то же время в условиях антропогенного прессинга (нарушение местообитания в результате геологических разработок и заготовки сырья) в ЦП 6 наблюдается обратный процесс, ведущий к значительному увеличению доли мужских особей (68,2%) (см. табл. 2).

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность является важнейшим показателем репродуктивного потенциала *R. rosea*, поскольку возобновление и восстановление популяций этого вида в природе происходит главным образом за счет семян. Исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости семенной продуктивности выявило, что число семязачатков в листовке является относительно постоянным признаком, остальные элементы находятся в тесной зависимости от места сбора материала и погодных условий вегетационного периода [20].

Результаты наших исследований репродуктивных особенностей родины розовой в природных условиях Республики Алтай приведены в табл. 2 и 3. Из представленных в них данных следует, что одно женское растение средневозрастного генеративного состояния формирует в среднем от 5 до 11 генеративных побегов (у отдельных особей до 18 побегов). Наиболее крупные и мощные растения отмечены на Курайском хребте (ЦП 3) и хр. Иолго (ЦП 1, 2), где на одной особи в среднем насчитывалось до 10–11 генеративных побегов. В остальных исследованных ценопопуляциях у женских растений развивается не более 5–7 генеративных побегов (у отдельных особей до 16 побегов) (см. табл. 2). Для ценопопуляций на хр. Иолго (ЦП 1, 2) также установлены максимальные показатели плотности всех генеративных побегов на единицу площади (81–86 побегов на 10 м²). Далее, по мере поднятия в горы, продуктивное побегообразование родины розовой на единицу площади уменьшалось, минимальные значения которого (8 побегов на 10 м²) были отмечены в горно-тундровых экотопах (ЦП 6) (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

Репродуктивные показатели ценопопуляций *R. rosea* в Горном Алтае
[Reproductive characteristics of *R. rosea* cenopopulations in the Altai Mountains]

ЦП [СР]	Число женских побегов на 10 м ² , шт. [Number of female shoots per 10 m ² , pcs.]	Число цветков на побег, шт. [Number of flowers per shoot, pcs.]	Число плодов на побег, шт. [Number of fruits per shoot, pcs.]	ППЦ, % [Fruit-bearing flowers percentage]	Число листочков в плоде, шт. [Number of follicle per fruit, pcs.]	Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules per flower, pcs.]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds per fruit, pcs.]	ПСП побера, шт. [Potential seed productivity per shoot, pcs.]	РСП побера, шт. [True seed productivity per shoot, pcs.]	Кпр, % [Productivity coefficient, %]	Урожайность семян, тыс. на 10 м ² [Seed yield × 10 ³ pcs. per 10 m ²]
ГС [GP]	<u>36,5±9,9</u> 32,4	<u>56,3±1,4</u> 42,0	<u>50,7±1,3</u> 43,6	<u>92,1±0,7</u> 12,2	<u>4,3±0,0</u> 13,4	<u>39,7±0,7</u> 27,9	<u>16,4±0,6</u> 55,7	<u>2253,5±72,4</u> 52,7	<u>847,3±38,1</u> 73,7	<u>37,1±1,2</u> 53,4	<u>32,3±10,2</u> 94,7
1	<u>86,4±7,5</u> 36,7	<u>54,0±3,8</u> 39,0	<u>48,6±3,6</u> 41,2	<u>89,6±1,3</u> 7,8	<u>4,5±0,1</u> 12,6	<u>35,3±2,1</u> 32,1	<u>12,7±1,0</u> 41,3	<u>2018,8±210,1</u> 57,2	<u>670,5±82,3</u> 67,5	<u>33,1±2,0</u> 32,4	<u>57,9±7,1</u> 67,5
2	<u>80,8±9,9</u> 60,0	<u>66,5±2,4</u> 19,8	<u>63,4±2,2</u> 19,2	<u>95,5±0,6</u> 3,3	<u>4,4±0,1</u> 12,7	<u>45,4±2,2</u> 26,6	<u>17,7±1,3</u> 40,3	<u>2987,2±152,8</u> 28,1	<u>1105,1±82,8</u> 41,2	<u>37,4±2,1</u> 30,7	<u>89,3±6,7</u> 41,2
3	<u>50,7±4,3</u> 37,9	<u>74,2±4,7</u> 35,2	<u>66,1±4,7</u> 39,1	<u>89,1±2,0</u> 12,3	<u>4,5±0,1</u> 15,3	<u>42,2±1,5</u> 20,1	<u>20,4±1,8</u> 48,0	<u>3180,7±272,6</u> 47,1	<u>1302,8±134,7</u> 56,9	<u>43,0±3,4</u> 43,4	<u>66,1±6,8</u> 56,9
4	<u>22,5±0,8</u> 12,7	<u>40,2±3,5</u> 48,1	<u>37,7±3,0</u> 43,9	<u>95,3±1,1</u> 6,6	<u>4,1±0,1</u> 13,4	<u>43,1±2,3</u> 29,3	<u>15,8±1,6</u> 56,5	<u>1751,2±171,0</u> 53,7	<u>642,0±96,0</u> 82,3	<u>36,9±3,2</u> 48,2	<u>14,4±2,2</u> 82,3
5	<u>9,6±1,8</u> 59,2	<u>67,1±5,4</u> 44,3	<u>66,8±5,4</u> 44,7	<u>99,4±0,3</u> 1,7	<u>4,3±0,1</u> 12,2	<u>41,0±2,0</u> 26,4	<u>13,3±1,1</u> 44,6	<u>2749,1±273,3</u> 54,7	<u>993,8±135,8</u> 75,2	<u>33,5±2,3</u> 37,4	<u>9,5±1,3</u> 75,2

6	$\frac{7,9 \pm 0,8}{28,3}$	$\frac{41,2 \pm 2,5}{33,7}$	$\frac{37,7 \pm 2,2}{31,8}$	$\frac{92,2 \pm 1,2}{7,0}$	$\frac{4,6 \pm 0,1}{12,6}$	$\frac{38,3 \pm 1,3}{18,1}$	$\frac{5,1 \pm 0,7}{80,3}$	$\frac{1598,4 \pm 121,0}{41,6}$	$\frac{207,1 \pm 28,1}{74,8}$	$\frac{12,2 \pm 1,6}{73,6}$	$\frac{1,6 \pm 0,2}{74,8}$
7	$\frac{26,2 \pm 4,0}{65,1}$	$\frac{51,4 \pm 3,7}{39,4}$	$\frac{45,1 \pm 3,1}{37,9}$	$\frac{89,2 \pm 1,6}{9,6}$	$\frac{4,5 \pm 0,1}{12,8}$	$\frac{36,9 \pm 2,2}{32,5}$	$\frac{10,8 \pm 1,7}{85,4}$	$\frac{1903,1 \pm 185,0}{53,5}$	$\frac{517,2 \pm 90,3}{96,0}$	$\frac{24,9 \pm 3,1}{68,4}$	$\frac{13,6 \pm 2,4}{96,0}$
8	$\frac{15,8 \pm 2,2}{48,1}$	$\frac{48,2 \pm 4,0}{46,1}$	$\frac{47,9 \pm 4,0}{45,5}$	$\frac{99,7 \pm 0,2}{0,9}$	$\frac{4,0 \pm 0,1}{8,7}$	$\frac{40,3 \pm 2,1}{28,5}$	$\frac{23,9 \pm 1,7}{38,0}$	$\frac{1814,7 \pm 132,4}{40,1}$	$\frac{1121,2 \pm 103,3}{50,7}$	$\frac{61,7 \pm 3,0}{26,3}$	$\frac{17,7 \pm 1,6}{50,7}$
9	$\frac{28,2 \pm 0,8}{35,9}$	$\frac{63,5 \pm 4,6}{39,9}$	$\frac{36,4 \pm 4,0}{60,7}$	$\frac{74,1 \pm 6,7}{49,6}$	$\frac{3,9 \pm 0,1}{8,4}$	$\frac{33,7 \pm 1,3}{21,1}$	$\frac{23,3 \pm 0,9}{21,0}$	$\frac{2201,5 \pm 192,9}{48,2}$	$\frac{745,3 \pm 89,0}{65,7}$	$\frac{40,4 \pm 5,1}{54,4}$	$\frac{21,0 \pm 2,5}{65,7}$

Примечание. ЦП – ценопопуляция; ГС – генеральная совокупность; ППЦ – процент плодоцветения; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; Кпр – коэффициент продуктивности; в числителе – среднее значение $\pm$ ошибка среднего значения, в знаменателе – коэффициент вариации, %.

[Note. CP – cenopopulation; GP – general population. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean} .].

В табл. 3 представлены средние значения семенной продуктивности побегов женских особей для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. Большинство репродуктивных показателей вида варьируют в широких пределах. Самыми нестабильными признаками, имеющими очень высокий уровень изменчивости, являются РСП ($CV = 74\%$), количество побегов женских особей ($CV = 81\%$) и урожайность семян ($CV = 95\%$) на единицу площади. Уровень изменчивости выше среднего сохраняют также и другие показатели: число цветков ($CV = 42\%$) и число плодов ($CV = 44\%$) на побег, число семян в плоде ($CV = 56\%$), ПСП и Кпр ($CV = 53\%$). Средний уровень изменчивости имеют показатели ППЦ ($CV = 12\%$) и число листовок в плоде ($CV = 13\%$).

В зависимости от конкретных условий обитания на одном побеге развивается от 40 до 74 цветков и от 36 до 67 плодов, в цветке формируется 34–45 семязачатков, в плоде 5–24 семян. Величина плодочетения (ППЦ) высокая, в среднем выше 92%. Число листовок в плоде (многолистовка) варьирует от 3 до 6. Чаще всего встречаются плоды с 4 листовками (64,5%), примерно третья часть плодов – с 5 листовками (29,7%), и лишь единичные плоды насчитывают по 3 или 6 листовок (3,5 и 2,3% соответственно). На один генеративный побег формируется большой запас семязачатков (ПСП) – 1 598–3 180 шт., однако семян образуется существенно меньше (РСП) – 207–1 303 шт., т.е. коэффициент продуктивности побега (Кпр) низкий и обычно не превышает 37%. Несмотря на то, что из большинства семязачатков семена не развиваются, урожайность семян на единицу площади для отдельных ценопопуляций (ЦП 1, 2, 3) может достигать нескольких десятков тысяч на 10 м^2 (см. табл. 3).

Характер и степень отклонения репродуктивных показателей отдельных ценопопуляций от генеральной совокупности отображены ниже на диаграммах. Как видим, ППЦ отклоняется от генеральной совокупности незначительно (не более чем на 8%) за исключением ЦП 9, где этот показатель снижен на 20%. Напротив, число плодов в большинстве ценопопуляций отклоняется в значительных пределах как в сторону увеличения (ЦП 2, 3, 5), так и в сторону уменьшения (ЦП 4, 6, 9). Максимально положительные величины отклонений наблюдаются в ЦП 3 (на 30%) и ЦП 5 (на 32%), максимально снижена эта величина – в ЦП 9 (на 28%). В ЦП 1, 2, 5, 7 и 9 отклонения ППЦ и числа плодов носят однонаправленный характер, в трех ценопопуляциях (ЦП 3, 4, 8) – разнонаправленный (рис. 2).

Число семязачатков в цветках у большинства ценопопуляций также отклоняется незначительно (менее чем на 10%). Несколько больше этот показатель снижен в ЦП 1 (на 11%) и ЦП 9 (на 15%), а в ЦП 2, наоборот, повышен (на 14%). Число семян в плодах изменяется значительно шире: максимально, в сторону уменьшения, у ЦП 6 (на 69%), в сторону увеличения у ЦП 8 (на 46%) и ЦП 9 (на 43%). Минимальные отклонения наблюдаются в ЦП 2 (на 8%) и ЦП 4 (на 4%). В большинстве ценопопуляций (ЦП 1, 2, 3, 6, 7, 8) отклонения по данным показателям имеют однонаправленный характер, в трех ценопопуляциях (ЦП 4, 5, 9) – разнонаправленный (рис. 3).

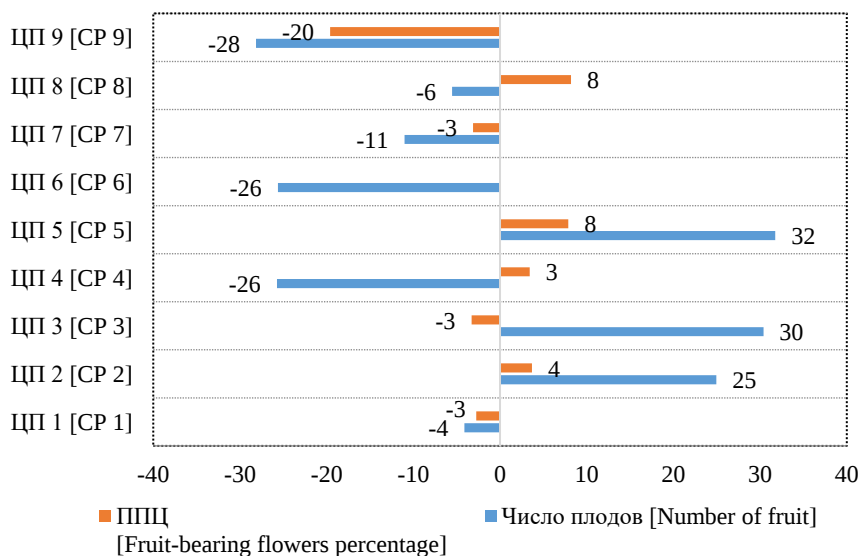


Рис. 2. Процентное отклонение показателей процента плодоцветения (оранжевый цвет) и числа плодов на побег (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 2. The percentage deviation of fruit-bearing flowers percentage (orange color) and fruits number per shoot (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

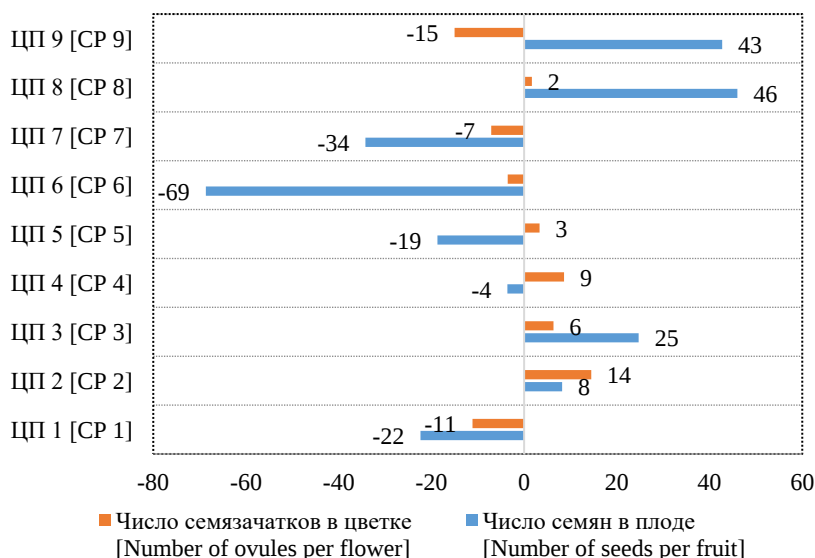


Рис. 3. Процентное отклонение показателей числа семязачатков в цветке (оранжевый цвет) и семян в плоде (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 3. The percentage deviation of ovules per flower (orange color) and seeds number per fruit (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Еще выше уровень отклонений свойствен ПСП и РСП побега. Сравнительно с генеральной совокупностью самое значительное повышение ПСП и РСП наблюдается в ЦП 3 (на 41 и 54% соответственно), максимально снижены эти показатели в ЦП 6 (на 30 и 76% соответственно). Практически во всех случаях отклонения носят однонаправленный характер как в сторону повышения, так и в сторону понижения, за исключением ЦП 8, у которой ПСП побега снижена (на 19%), а РСП, наоборот, повышена (на 32%) (рис. 4).

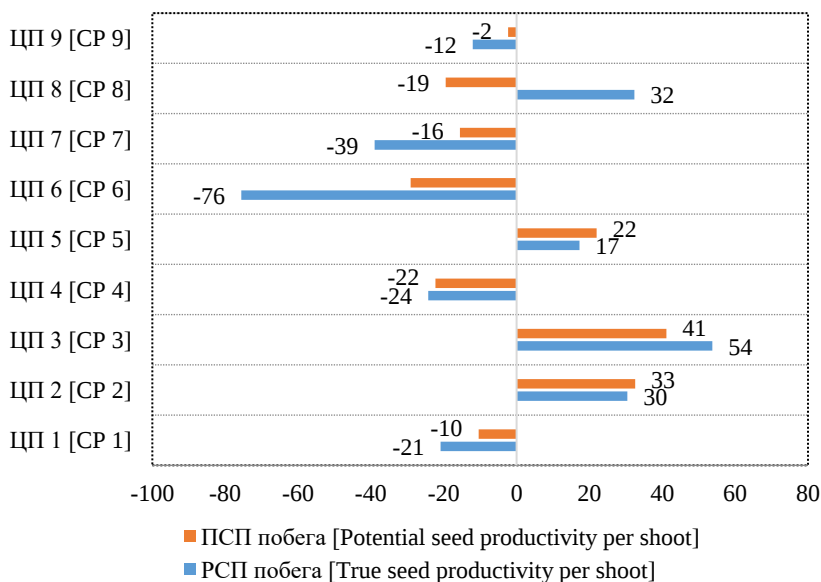


Рис. 4. Процентное отклонение показателей потенциальной семенной продуктивности (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 4. The percentage deviation of potential seed productivity (orange color) and true seed productivity (blue color) in individual *R. rosea* ceno-populations (CP) compared to the general population, %]

Несмотря на то, что РСП является производным от ПСП, эти два показателя мало зависят друг от друга. ПСП побега определяется числом цветков в соцветии и числом семязачатков в цветке, которые в разной степени закреплены генетически и могут варьировать в результате прямого воздействия постоянных факторов среды. РСП определяется числом плодов и числом семян в них и в большей степени зависит от случайных факторов (недостаточная активность опылителей, антропогенная нагрузка на сообщество, поздние весенне-летние заморозки, повреждение семян фитофагами и т.д.). Поэтому повышение РСП побега на фоне общего снижения ПСП в ЦП 8, возможно, связано с более благоприятными погодными условиями, способствовавшими вызреванию большего количества семян в плодах в год исследования (см. рис. 4). Стоит указать, что образование большого количества семян является механизмом поддержания семенного банка *R. rosea* на

конкретной территории, что обеспечивает стабильное семенное возобновление и устойчивость этого вида в условиях высокогорья.

Отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной (Кпр) отражает уровень реализации репродуктивного потенциала ценопопуляции в конкретных местообитаниях. На величине Кпр сказываются все факторы, влияющие на ПСП и РСП, поэтому уровень отклонений этого показателя тоже значителен. Максимальное снижение Кпр наблюдается в ЦП 6 (на 67%) и ЦП 7 (на 33%), что связано с низкими значениями числа семян в плодах и РСП побега. Максимально повышен Кпр в ЦП 8 (на 67%) (рис. 5).

Для показателя урожайности семян свойствен очень широкий диапазон отклонений: максимально в сторону уменьшения у ЦП 6 (на 95%), в сторону увеличения у ЦП 2 (на 64%). Большинство ценопопуляций сравнительно с генеральной совокупностью имеют отклонения по данному показателю в сторону уменьшения его значения (ЦП 4–9) (см. рис. 5).

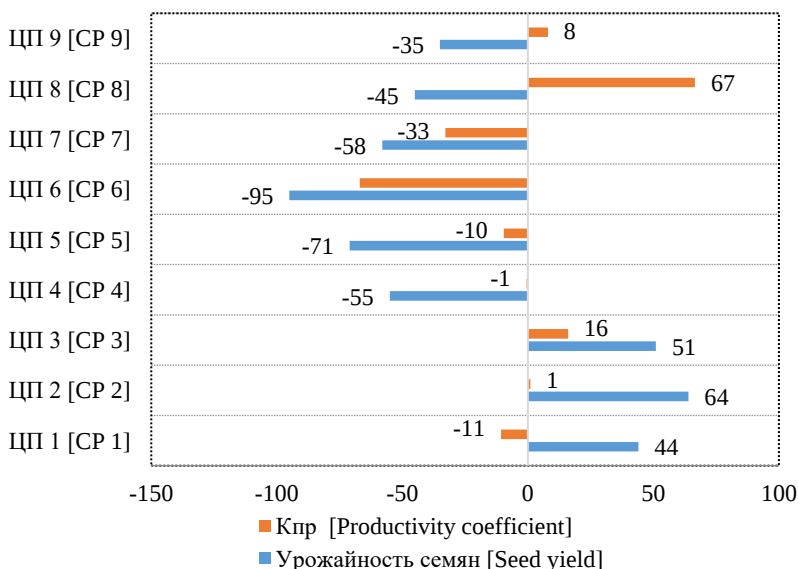


Рис. 5. Процентное отклонение показателей коэффициента продуктивности (оранжевый цвет) и урожайности семян (синий цвет) отдельных ценопопуляций (ЦП) *R. rosea* от генеральной совокупности, %

[Fig. 5. The percentage deviation of productivity coefficient (orange color) and seed yield (blue color) in individual *R. rosea* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Таким образом, исследованные ценопопуляции мало отличаются по значениям плодоцветения (ППЦ) и числу семязачтков в цветке. Эти показатели изменяются незначительно, а значит, они не связаны с условиями произрастания вида. Значения остальных репродуктивных показателей находятся в тесном взаимодействии с внешними факторами среды. И чем от более сложного комплекса факторов зависит показатель, тем шире размах отклонений в нем. Так, число плодов в большей степени определяется

жизненным состоянием самих растений. Поэтому ощутимые снижения этого показателя наблюдаются только там, где ресурсы среды сильно ограничены, а сами растения в разной степени угнетены (ЦП 4, 6, 9). В ценопопуляциях, для которых эколого-ценотические условия среды складываются благоприятно, особи родиолы формируют побеги с большим количеством цветком и плодов (ЦП 2, 3, 5) или отклонения этих показателей минимальны (ЦП 1, 7, 8). На значения таких показателей, как число семян в плоде, реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр) и урожайность семян, оказывает влияние разнообразный спектр внешних факторов, как постоянных, так и случайных, что в конечном итоге определяет для них широкий диапазон отклонений.

В ЦП 2, 3, 5, 8 большинство репродуктивных показателей, сравнительно с генеральной совокупностью, имеют положительный характер отклонений. Такие ценопопуляции можно рассматривать как относительно благополучные, успешно реализующие свой репродуктивный потенциал по многим показателям. В ЦП 1, 4, 6, 7, 9, наоборот, высокая доля признаков с отрицательными отклонениями, соответственно, большинство репродуктивных показателей снижены, и ценопопуляции можно охарактеризовать как угнетенные или находящиеся в нестабильном состоянии.

Наиболее высокий уровень семенной продуктивности на побег (РСП) отмечается в ценопопуляциях, приуроченных к ценозам с постоянным увлажнением: альпийский луг (ЦП 2), травянистая тундра (ЦП 3) и фрагмент несформировавшейся растительности на галечнике (ЦП 8). В ЦП 2 и 3 особи родиолы розовой к тому же достигают максимальной продуктивности, формируя наибольшее количество генеративных побегов на особь и на единицу площади. Соответственно, урожайность семян на этих участках имеет самые высокие показатели и составляет от 66 тыс. (ЦП 3) до 89 тыс. семян на 10 м² (ЦП 2). В ЦП 1 при сниженных показателях РСП побега (670 семян) высокая урожайность семян (58 тыс. на 10 м²) обеспечивается достаточно большой плотностью побегов женских особей. Минимальными репродуктивными показателями побега характеризуются особи *R. rosea* на горе Сукор (ЦП 6, 7), произрастающие в условиях неравномерного увлажнения, подвижного щебнистого субстрата и испытывающие антропогенный прессинг. В этих ценопопуляциях отмечена самая низкая завязываемость семян – Кпр = 12% (ЦП 6) и 25% (ЦП 7), а также минимальные показатели урожайности семян на единицу площади (1,6 тыс. на 10 м²). В остальных ценопопуляциях коэффициент продуктивности (Кпр) составляет в среднем 33–43%. Исключение является только ЦП 8, где, вероятно, благоприятное сочетание природно-климатических факторов (хорошая увлажненность местообитания; достаточно разреженная растительность, исключая конкуренцию со стороны других видов и т.д.) обеспечило наиболее высокий уровень значения Кпр (62%) (см. табл. 3).

В целом данному виду свойственны низкие значения Кпр. Однако высокие показатели потенциальной семенной продуктивности (2 253,5 семязатка) позволяют виду сформировать достаточное количество полноценных семян на побег (847,3 семян) и обеспечить высокие значения урожайности

семян на единицу площади (32,3 тыс. семян на 10 м²). В условиях браконьерской заготовки происходит общее снижение репродуктивного потенциала вида по многим показателям, что ведет к нарушению процесса семенного возобновления ценопопуляции и, соответственно, ставит под угрозу сохранение этого ценного лекарственного растения на конкретной территории.

Корреляционный анализ показал наличие заметной отрицательной связи между высотой над уровнем моря и числом генеративных побегов на особь ($r_s = -0,53$), урожайностью семян ($r_s = -0,59$) и высокую отрицательную связь с числом женских побегов на единицу площади ($r_s = -0,74$). То есть чем выше над уровнем моря расположено местообитание ценопопуляции, тем меньше генеративных побегов образуется как на особи, так и на единицу площади, что, соответственно, влияет на показатель урожайности семян.

Высокая положительная корреляция имеется между числом генеративных побегов на особи и такими показателями, как число цветков в соцветии ($r_s = 0,71$) и ПСП ($r_s = 0,78$), а также высокая корреляция между числом вегетативных побегов особи и такими показателями, как количество цветков в соцветии ($r_s = 0,74$), количество плодов ($r_s = 0,76$) и ПСП ($r_s = 0,73$). Для мужских особей характерна сильная положительная корреляция числа вегетативных и генеративных побегов на особь ($r_s = 0,91$), но заметная отрицательная корреляция числа цветков в соцветии и числа генеративных побегов на особь ($r_s = -0,68$).

Урожайность семян имеет положительную корреляцию только с ПСП ($r_s = 0,69$) и числом генеративных побегов на особь ($r_s = 0,93$), но не выявлено значимых корреляций с такими показателями как ППЦ, Кпр и доля женских особей в популяции. Тот факт, что урожайность семян не имеет значимой корреляции с ППЦ и Кпр, говорит о том, что данные показатели зависят от каких-то других факторов, нежели показатели, связанные с благополучными условиями произрастания. Наиболее вероятно, что такими факторами являются наличие в достаточном количестве насекомых-опылителей и доступность соцветий опылителям.

Морфология и всхожесть семян. Морфология и биология прорастания семян *R. rosea* изучены достаточно хорошо и подробно. Выявлено, что форма, окраска и линейные размеры семян различного географического происхождения подвержены значительной изменчивости. Кроме того, установлена прямая зависимость морфологических признаков и посевных качеств семян от экологических и погодных условий в период их формирования [9, 14, 15, 20, 23, 49]. По наблюдениям большинства авторов, семена родиолы розовой относятся к категории мелких (1,6–2,5 мм длиной и 0,6–1,0 мм шириной), по форме чаще яйцевидные или удлинненно-яйцевидные, к верхушке суживающиеся, продольно ребристые. Цвет семян колеблется от темно-коричневого до светло-коричневого оттенков. Масса 1 000 шт. семян составляет 0,188–0,195 г [9, 50–52]. Исследование морфологической изменчивости семян в зависимости от географического происхождения образцов, проведенное Т.А. Ревиной [53], показало, что максимальными

размерами отличаются семена, собранные с растений швейцарской репродукции (длина 2,7 мм, ширина 1,0 мм), они обладают также большей массой (0,232–0,281 г). Далее на восток и на север линейные показатели снижаются. Семена растений алтайского происхождения в среднем имели длину около 2,0 мм, ширину – 0,8 мм. Размеры семян у образцов, культивируемых на Европейском северо-востоке в подзоне средней тайги (г. Сыктывкар), составляли 1,5 мм длиной и 0,5 мм шириной [16]. В целом линейные размеры семян увеличиваются на градиенте север–юг и с поднятием в горы, достигая максимума в ценопопуляциях в субальпийском поясе [14, 49].

Для семян, собранных Ю.М. Фроловым [14] в местах естественного прорастания родиолы розовой в арктических экосистемах европейской части России, выявлено значительное разнообразие по окраске, спектр которой, помимо всех оттенков коричневого, пополнился зелеными, желтыми и черными цветами. Форма семян тоже представлена разнообразнее – от обратнояйцевидной до продолговатой и ланцетной. Линейные размеры и масса семян меньше, чем в других частях ареала, но размах изменчивости этих признаков достигает здесь наибольших значений.

В нашей работе исследованы образцы семян, собранные в 2020 г. в разных растительных сообществах высокогорий Алтая. Полученные данные по морфологии семян укладываются в пределы уже выявленной изменчивости. Семена *R. rosea* мелкие, коричневые, продолговатой или обратноланцетной формы с резко выраженной продольной ребристостью, кверху суженные, 2,13 мм длиной и 0,56 мм шириной. Масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,10 до 0,20 г.

Способность семян прорасти выступает одним из основных показателей их качества и жизнеспособности. В литературе указывается, что семена *R. rosea* без предпосевной обработки имеют низкую всхожесть (4–24%) и растянутый период прорастания (до 1 года) [23, 50, 54]. После стратификации в течение трех–четырех недель всхожесть семян резко возрастала и существенно сокращался период прорастания – на седьмой день прорастания она составила в среднем 76% [50]. Эффективным способом повышения всхожести также является подзимний посев семян в открытый грунт, где они проходят естественную стратификацию [22]. Е.Л. Нухимовским отмечается, что на способность семян родиолы розовой к прорастанию большое влияние оказывает температурный режим, установившийся в период их формирования и созревания (август–сентябрь). В природных условиях высокогорий созревающие семена нередко попадают под воздействие низких температур и переходят в состояние глубокого физиологического покоя, вызванное недоразвитием зародыша. Для выведения таких семян из покоя Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [14] рекомендуют тепловой прогрев в течение 10–20 дней или последовательное воздействие холодной стратификации и прогрева, если семена длительное время подвергались сухому хранению при комнатной температуре. В то же время семена, созревшие в теплую погоду, приобретали способность к прорастанию еще до отделения от материнского растения [22].

В нашем эксперименте свежесобранные семена родиолы розовой имели схожие с литературными данными значения всхожести. За 56 дней при комнатной температуре в среднем прорастало 33% семян. Первые всходы появлялись на 7–10-й день от начала посева. После 6 месяцев сухого хранения без предпосевной обработки семена также сохраняли невысокую всхожесть – 36%, но начинали прорастать раньше – на 3–6-й день. Четырехнедельная холодная стратификация при температуре 0–2 °С способствовала сокращению периода прорастания вдвое, однако принципиально не меняла их всхожесть – за 25 дней в среднем прорастало 38% семян. Существенное влияние на процессы прорастания семян *R. rosea* оказывает их замачивание в 0,1% растворе гиббереллиновой кислоты (ГБК). После обработки ГБК прорастание семян отмечалось уже на 2–3-й день от посева, при этом длительность прорастания сократилась до 6 дней, а всхожесть составила 99%.

При грунтовом посеве необработанных семян первые всходы появлялись на 10-й день. За две недели от начала прорастания всхожесть семян также составила всего 32%. Способность семян к прорастанию заметно возрастала после стратификации (1,5 месяца). Первые всходы появлялись на 9-й день, и за неделю проращивания всхожесть семян достигала 72%. Семена, обработанные ГБК, начинали прорастать еще раньше (на 4-й день), за 5 дней прорастало 92% семян.

Проведенные исследования показали, что наиболее оптимальным способом проращивания семян *R. rosea* является их предварительная обработка 0,1% раствором ГБК. Это позволяет добиться максимального процента всхожести семян и одновременно заметно сократить период их прорастания. Стратификация продолжительностью 1 месяц при проращивании семян в лабораторных условиях оказалась недостаточной. Для выведения таких семян из состояния покоя потребовался более длительный период – не менее 1,5 месяца.

Заключение

Ценопопуляционные исследования *Rhodiola rosea*, проведенные на территории Горного Алтая, позволили оценить уровень реализации репродуктивного потенциала этого вида в различных эколого-ценотических условиях. В относительно благоприятных условиях половая структура ценопопуляций находится в равновесном положении при незначительном преобладании женских особей. Изменение условий произрастания приводит к смещению спектра в сторону увеличения женских или мужских особей. Большинство репродуктивных показателей, находясь в тесном взаимодействии с внешними факторами среды, изменяются в широком диапазоне. Ценопопуляции, у которых, сравнительно с генеральной совокупностью, большинство репродуктивных показателей имеют положительный характер отклонений, достаточно успешно реализуют свой репродуктивный потенциал и могут рассматриваться как относительно благополучные (ЦП 2, 3, 5, 8). Ценопопуляции с высокой долей признаков, имеющих отрицательные отклонения,

характеризуются как угнетенные (ПЦ 6, 7) или находятся в нестабильном состоянии (ЦП 1, 4, 9).

В целом характерной особенностью вида являются низкие значения коэффициента продуктивности (12–43%), которые компенсируются в первую очередь высокими показателями потенциальной семенной продуктивности и урожайности семян на единицу площади. В условиях браконьерской заготовки происходит общее снижение репродуктивного потенциала вида по многим показателям, что ведет к нарушению процесса семенного возобновления ценопопуляции и, соответственно, ставит под угрозу сохранение этого ценного лекарственного растения на конкретной территории.

Список источников

1. Зотова М.И., Крылов Г.В., Саратиков А.С. Золотой корень – новое стимулирующее и адаптогенное средство // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1965. Вып. 2, № 8. С. 111–119.
2. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. 292 с.
3. Родиолы розовой корневища и корни (*Rhodiola roseae* rhizomata et radices) ФС.2.5.0036.15 // Государственная фармакопея Российской Федерации : в 4 т. / науч. ред. С.В. Емшанова, О.Г. Потанина, Е.В. Буданова, В.В. Чистяков. XIV изд. 2018. Т. 4. С. 6383–6393. URL: <https://femb.ru/record/pharmacopea14>
4. Chen C., Song J., Chen M., Li Z., Tong X., Hu H., Xiang Z., Lu C., Dai F. *Rhodiola rosea* extends lifespan and improves stress tolerance in silkworm, *Bombyx mori* // Biogerontology. 2016. Vol. 17, № 2. P. 373–381. doi: 10.1007/s10522-015-9622-8
5. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф. Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области : ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2005. 228 с.
6. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред.: Ю.П. Трутнев и др.; сост. Р.В. Камелин и др. М. : Т-во научных изданий КМК, 2008. 855 с.
7. Куваев В.Б. Направления и принципы ведения ресурсных работ (на примере лекарственных растений) // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 18–33.
8. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И. Лекарственные растения Кузнецкого Алатау. Ресурсы и биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1991. 268 с.
9. Андреева В.Н. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты : Кольский филиал АН СССР, 1987. С. 21–39.
10. Лавриненко И.А., Ткаченко К.Г., Елсаков В.В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) в условиях Арктики // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 9. С. 63–70.
11. Дровнина С.И. Состояние популяции редкого вида родиола розовая (*Rhodiola rosea* L.) на Летнезолотичком участке Национального парка «Онежское Поморье» // II Пахтусовские чтения: арктические горизонты : материалы Всерос. очно-заоч. науч.-практ. конф. Архангельск, 2021. С. 184–189.
12. Пережогин Ю.В. Онтогенез, структура популяций и перспективы использования *Rhodiola rosea* L. на Северном Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 23 с.
13. Морозова Л.М., Степанова А.В., Магомедова М.А. Эколого-фитоценотическая приуроченность, возрастной состав ценопопуляций и запас корневищ *Rhodiola rosea* L. на Приполярном Урале // Растительные ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 1. С. 3–14.
14. Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на Европейском Северо-Востоке. Екатеринбург : УрО РАН, 1998. 192 с.

15. Ишмуратова М.М. Родиола иремельская на Южном Урале. М. : Наука, 2006. 252 с.
16. Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб. : Наука, 2007. 205 с.
17. Полетаева И.И., Володина С.О., Володин В.В. Изучение индивидуальной изменчивости растений *Rhodiola rosea* L. в целях отбора ценных генотипов для микрочлонального размножения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3(2). С. 769–775.
18. Валуевских О.Е., Дубровский Ю.А., Кулюгина Е.Е., Канев В.А. Редкие растения окрестностей г. Хальмерсале (Северный Урал): эколого-фитоценотическая приуроченность, структура популяций, охрана // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 40. С. 66–87.
19. Казаринова Н.В. Эколого-биологические особенности родиолы розовой в Горном Алтае // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. 1977. Вып. 3, № 15. С. 38–42.
20. Положий А.В., Ревакина Н.В. Биология развития золотого корня в районе Катунского хребта (Алтай) // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 1. С. 53–59.
21. Положий А.В., Ревакина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень – *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 85–114.
22. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М. : Недра, 1997. Т. 1: Теория организации биоморф. 632 с.
23. Ким Е.Ф. Родиола розовая (золотой корень) и биологические основы введения её в культуру / под ред. И.М. Красноборова. Барнаул : Изд-во АГУ, 1999. 176 с.
24. Самбуу А.Д., Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю. Биоэкологические особенности и продуктивность *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) в Республике Тыва // Растительный мир Азиатской России. 2021. Т. 14, № 4. С. 277–283. doi: 10.15372/RMAR20210402
25. Софронов Р.Р., Егорова А.А., Чичигинарова Ю.В. Современное состояние ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на хребтах Сетте-Дабан и Сунтар-Хаята (Северо-Восточная Якутия) // Наука и образование. 2016. № 3. С. 112–116.
26. Кожевников Ю.П. Заметки о видах *Sedum* (Crassulaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 4. С. 534–544.
27. Пешкова Г.А. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. С. 152–168.
28. Безделева Т.А. Семейство Толстянковые – Crassulaceae DC // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 214–235.
29. Бялт В.В. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья ; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. С. 250–285.
30. Fu K.J., Ohba H., Gilbert M.G. Crassulaceae // Flora of China: Vol. 8. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2001. P. 202–268
31. Гончарова С.Б. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 223 с.
32. Растения Центральной Азии: По материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН / сост. Ю.П. Кожевников. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. Вып. 16: Толстянковые–камнеломковые. 135 с.
33. Flora of North America. Oxford University Press, 2009. Vol. 8: Magnoliophyta: Paeoniaceae to Ericaceae. 624 p.
34. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с
35. Prokopyev A.S., Yamburov M.S., Chernova O.D., Kataeva T.N., Prokopyeva E.S., Machkinis E.Y., Kuznetsov A.A. Ecological and morphological features of *Rhodiola rosea* L. in natural populations in the Altai Mountains // Acta Biologica Sibirica. 2021. Vol. 7. P. 529–544. doi: 10.3897/abs.7.e78936
36. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1950. Вып. 3. С. 7–204.

37. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
38. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
39. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1960. Т. 2. С. 20–38.
40. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
41. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. : Наука, 1990. 204 с.
42. Данилова М.Ф. Сравнительная анатомия семян. СПб. : Мир и семья, 1996. С. 25–32.
43. ГОСТ 34221–2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
44. Фирсова М.К. Методы определения качества семян. М : Сельхозлитература, 1969. 295 с.
45. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
46. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
47. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптация) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1995. 32 с.
48. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботанический журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
49. Полетаева И.И. Родиола розовая // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. С. 119–138.
50. Ким Е.Ф., Днепровский Ю.М. Морфобиологические особенности семян золотого корня // Успехи изучения лекарственных растений Сибири : материалы межвуз. науч. конф. Томск, 1973. С. 52–55.
51. Нухимовский Е.Л. Начальные этапы биоморфогенеза *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Московской области // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 3. С. 348–355.
52. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomedical and Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, № 2. P. 603–609. doi: 10.13005/bpj/531
53. Ревина Т.А., Свиридова Т.П., Степанюк Г.Я. Влияние эколого-географической природы посадочного материала на биологические особенности родиолы розовой при интродукции ее в лесную зону Западной Сибири // Биологические закономерности изменчивости и физиология приспособления интродуцируемых растений : тез. докл. Всесоюз. конф. Черновцы : Изд-во АН УССР, 1977. С. 118.
54. Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания // Растительные ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 4. С. 499–516.

References

1. Zotova MI, Krylov GV, Saratikov AS Zolotoy koren' - novoe stimuliruyushcheye i adaptogennoe sredstvo [Golden root - a new stimulating and adaptogenic agent]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk*. 1965;2(8):111-119. In Russian.
2. Saratikov AS, Krasnov EA. *Rodiola rozovaya (zolotoy koren')*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2004. 292 p. In Russian.
3. *Rodioly rozovoy kornevishcha i korni (Rhodiola roseae rhizomata et radices)* FS.2.5.0036.15 // Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii. XIV izd., v 4-kh tomakh. Ministerstvo zdravookhraneniya Rossiyskoy Federatsii, T. 4. 2018. PP. 6383-6393. In Russian.

4. Chen C, Song J, Chen M, Li Z, Tong X, Hu H, Xiang Z, Lu C, Dai F. *Rhodiola rosea* extends lifespan and improves stress tolerance in silkworm, *Bombyx mori*. *Biogerontology*. 2016;17(2):373-381. doi: 10.1007/s10522-015-9622-8
5. Nekratova NA, Nekratov NF. Lekarstvennye rasteniya Altae-Sayanskoy gornoy oblasti. Resursy, ekologiya, tsenokompleksy, populyatsionnaya biologiya, ratsional'noe ispol'zovanie. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2005. 228 p. In Russian.
6. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. Moscow: Tovshchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2008. 855 p. In Russian.
7. Kuvaev VB. Napravleniya i printsipy vedeniya resursnykh rabot (na primere lekarstvennykh rasteniy). *Printsipy i metody ratsional'nogo ispol'zovaniya dikorastushchikh poleznykh rasteniy*. Petrozavodsk: Karelskiy filial AN SSSR, 1989. PP. 18-33. In Russian.
8. Nekratova NA, Nekratov NF, Mikhaylova SI, Serykh GI. Lekarstvennye rasteniya Kuznetskogo Alatau. Resursy i biologiya [Medicinal plants of Kuznetsk Alatau. Resources and biology]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1991. 268 p. In Russian.
9. Andreeva VN. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovy. *Biologicheskaya flora Murmanskoy oblasti*. Apatity : Kol'skiy filial AN SSSR Publ., 1987. PP. 21-39. In Russian.
10. Lavrinenko IA, Tkachenko KG, Elsakov VV. Populyatsionnaya i mezhvidovaya izmenchivost' dvukh vidov roda *Rhodiola* (Crassulaceae) v usloviyakh Arktiki [Population and interspecific variability of two species of the genus *Rhodiola* (Crassulaceae) in Arctic conditions]. *Botanicheskii zhurnal*. 1998;83(9):63-70. In Russian.
11. Drovkina SI. Sostoyaniye populyatsii redkogo vida *Rhodiola rosea* L. na Letnezolotitskom uchastke Natsional'nogo parka «Onezhskoe Pomor'e». II Pakhtusovskie chteniya: arkticheskie gorizonty: materialy Vseross. ochno-zaoch. nauch.-prakt. konf. Arkhangel'sk, 2021. PP. 184-189. In Russian.
12. Perezhgin YuV. Ontogenez, struktura populyatsiy i perspektivy ispol'zovaniya *Rhodiola rosea* L. na Severnom Urale: Avtoref. dis... kand. biol. nauk. Ekaterinburg, 1995. 23 p. In Russian.
13. Morozova LM, Stepanova AV, Magomedova MA. Ekologo-fitosenoticheskaya priurochennost', vozrastnoy sostav tsenopopulyatsiy i zapas kornevishch *Rhodiola rosea* L. na Pripolyarnom Urale [Ecological and phytocenotic confinement, age composition of the coenopopulation and stock of rhizomes of *Rhodiola rosea* L. in the Subpolar Urals]. *Rastitelnye resursy*. 1997;33(1):3-14. In Russian.
14. Frolov YuM, Poletaeva II. *Rhodiola rosea* na evropeyskom Severo-Vostoke [Rhodiola rosea in the European Northeast]. Ekaterinburg: Ural Branch of the RAS Publ., 1998. 192 p. In Russian.
15. Ishmuratova MM. *Rhodiola iremel'skaya* na Yuzhnom Urale [Rhodiola iremel'skaya in the Southern Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 2006. 252 p. In Russian.
16. Golovko TK, Dal'ke IV, Bacharov DS, Babak TV, Zakhozhiy IG. Tolstyankovy v kholodnom klimate (Biologiya, ekologiya, fiziologiya) [Crassulaceae in cold climates (Biology, ecology, physiology)]. St. Petersburg: Nauka Publ., 2007. 205 p. In Russian.
17. Poletaeva II, Volodina SO, Volodin VV. Izuchenie individual'noy izmenchivosti rasteniy *Rhodiola rosea* L. v tselyakh otbora tsennykh genotipov dlya mikroklonal'nogo razmnozheniya. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013;15(2):769-775. In Russian.
18. Valuyksikh OE, Dubrovskiy YuA, Kulyugina EE, Kanev VA Rare plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals): Eco-phytocoenotic preferences, population structure and protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:66-87. In Russian, English summary.
19. Kazarinova NV. Ekologo-biologicheskie osobennosti *Rhodiola rosea* v Gornom Altae [Ecological and biological features of *Rhodiola rosea* in the Altai Mountains]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1977;3(15):38-42. In Russian.

20. Polozhiy AV, Revyakina NV. Biologiya razvitiya zolotogo kornya v rayone Katunskogo khrebra (Altay) [Biology of golden root development in the Katunsky ridge area (Altai)]. *Rastitelnye resursy*. 1976;12(1):53-59. In Russian.
21. Polozhiy AV, Revyakina NV, Kim EF, Sviridova TP. Rodiola rozovaya, zolotoy koren' – *Rhodiola rosea* L. *Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1985. PP. 85-114. In Russian.
22. Nukhimovskiy EL. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy. Tom 1: Teoriya organizatsii biomorf. Moscow: Nedra Publ., 1997. 632 p. In Russian.
23. Kim EF. Rodiola rozovaya (zolotoy koren') i biologicheskie osnovy vvedeniya ee v kul'turu. Barnaul: AGU Publ., 1999. 176 p. In Russian.
24. Sambuu AD, Shaulo DN, Zykova EYu. Bioekologicheskie osobennosti i produktivnost' *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) v Respublike Tyva. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii*. 2021;14(4):277-283. doi: 10.15372/RMAR20210402 In Russian, English summary.
25. Sofronov RR, Egorova AA, Chichiginarova YuV. Sovremennoe sostoyanie tseno-populyatsiy *Rhodiola rosea* L. na khrebtakh Sette-Daban i Suntar-Khayata (Severo-Vostochnaya Yakutiya). *Nauka i obrazovanie*. 2016;3:112-116. In Russian.
26. Kozhevnikov YuP. Zametki o vidakh Sedum (Crassulaceae). *Botanicheskiy zhurnal*. 1989;74(4):534-544.
27. Peshkova GA. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye. *Flora Sibiri*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1994. T. 7. PP. 152-168. In Russian.
28. Bezdeleva TA. Semeystvo Tolstyankovye - Crassulaceae DC. Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 7. St. Petersburg: Nauka Publ., 1995. PP. 214-235. In Russian.
29. Byalt VV. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye. *Flora Vostochnoy Evropy*. St. Petersburg: Mir i sem'ya Publ.; SPKhFA Publ., 2001. T. 10. S. 250-285. In Russian.
30. Fu KJ, Ohba H, Gilbert MG. Crassulaceae. *Flora of China*: Vol. 8. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2001. PP. 202-268
31. Goncharova SB. Ochitkovye (Sedoideae, Crassulaceae) flory rossiyskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2006. 223 p. In Russian.
32. Rasteniya Tsentral'noy Azii: Po materialam Botanicheskogo instituta im. VL Komarova RAN. Vyp. 16: tolstyankovye–kamnelomkovye. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2007. 135 p. In Russian.
33. Flora of North America: Vol. 8. Magnoliophyta: Paeoniaceae to Ericaceae. Oxford University Press, 2009. 624 p.
34. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiyskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok: Dal'nauka Publ.. 2006. 296 p. In Russian.
35. Prokopyev AS, Yamburov MS, Chernova OD, Kataeva TN, Prokopyeva ES, Machkinis EY, Kuznetsov AA. Ecological and morphological features of *Rhodiola rosea* L. in natural populations in the Altai Mountains. *Acta Biologica Sibirica*. 2021;7:529-544. doi: 10.3897/abs.7.e78936
36. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. 1950;3:7-204. In Russian.
37. Levina RE. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy. Moscow: Nauka Publ., 1981. 96 p. In Russian.
38. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ., 2013. 439 p. In Russian.
39. Rabotnov TA. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. *Polevaya geobotanika*. Vol. 2. Moscow; Leningrad, 1960. PP. 20-38. In Russian.
40. Vaynagi IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [About the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1974;59(6):826-831. In Russian.

41. Artyushenko ZT. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Semya. Leningrad: Nauka Publ., 1990. 204 p. In Russian.
42. Danilova MF. Sravnitel'naya anatomiya semyan. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1996. P. 25-32. In Russian.
43. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromaticeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obshchie tekhnicheskie usloviya. Moscow: Standartinform Publ., 2017. 27 p. In Russian.
44. Firsova MK. Metody opredeleniya kachestva semyan. Moscow: Sel'khozliteratura Publ., 1969. 295 p. In Russian.
45. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii in vitro. Ufa: Gilem Publ., 2009. 116 p. In Russian.
46. Lakin GF. Biometriya: uchebnoe posobie. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. In Russian.
47. Revyakina NV. Sovremennaya prilednikovaya flora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti (proiskhozhdenie, stanovlenie, adaptatsiya): Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Novosibirsk, 1995. 32 p. In Russian.
48. Sheremet'ev SN. O prispособitel'nom znachenii polovogo dimorfizma tsvetkovykh rasteniy. *Botanicheskii zhurnal*. 1983;68(5):561-571. In Russian.
49. Poletaeva II. Rodiola rozovaya // *Biologiya i ekologiya redkikh rasteniy Respubliki Komi*. Ekaterinburg: UrO RAN Publ., 2003. PP. 119-138. In Russian.
50. Kim EF, Dneprovskiy YuM. Morfo-biologicheskie osobennosti semyan zolotogo kornya // *Uspekhi izucheniya lekarstvennykh rasteniy Sibiri: Mat. mezhvuz. nauch. konf. Tomsk*, 1973. S. 52–55. In Russian.
51. Nukhimovskiy EL. Nachal'nye etapy biomorfogeneza *Rhodiola rosea* L., vyrashchivaemoy v Moskovskoy oblasti. *Rastitel'nye resursy*. 1976;12(3):348-355. In Russian.
52. Prokopyev AS, Martynenko AO, Kataeva TN, Pastukhova YuM. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family). *Biomedical and Pharmacology Journal*. 2014;7(2):603-609. doi: 10.13005/bpj/531
53. Revina TA, Sviridova TP, Stepanyuk GYa. Vliyanie ekologo-geograficheskoy prirody posadochnogo materiala na biologicheskie osobennosti rodioly rozovoy pri introduktsii ee v lesnuyu zonu Zapadnoy Sibiri // *Biologicheskie zakonomernosti izmenchivosti i fiziologiya prispособleniya introdutsiruemykh rasteniy: Tez. dokl. Vsesoyuz. konf. Chernovtsy : izdvo AN USSR*, 1977. P. 118. In Russian.
54. Nukhimovskiy EL. Ekologicheskaya morfologiya nekotorykh lekarstvennykh rasteniy v estestvennykh usloviyakh ikh proizrastaniya. *Rastitelnye resursy*. 1974;10(4):499-516. In Russian.

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Ямбуров Михаил Сергеевич – канд. биол. наук, директор Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Катаева Татьяна Николаевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Чернова Ольга Дмитриевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Прокопьева Елена Сергеевна – инженер-исследователь лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Mikhail S. Yamburov, Cand. Sci. (Biol.), Director of Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Tatjana N. Kataeva, Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Olga D. Chernova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Elena S. Prokopyeva, Research Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.05.2023;
одобрена после рецензирования 27.10.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 15.05.2023;
approved after reviewing 27.10.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья

УДК 582.715: 574.3(571.15)

doi: 10.17223/19988591/64/4

Эколого-биологические особенности *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Республика Алтай)

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Михаил Сергеевич Ямбуров²,
Алина Николаевна Бутенкова³, Ольга Дмитриевна Чернова⁴,
Татьяна Николаевна Катаева⁵, Елена Сергеевна Прокопьева⁶,
Елена Юрьевна Мачкинис⁷

^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, das2y5@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gientianka@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

⁷ melena.tsk@gmail.com

Аннотация. На территории горно-ледникового бассейна Аккол (Южно-Чуйский хребет, Республика Алтай) установлены фитоценотическая приуроченность, основные параметры пространственной и возрастной структуры ценопопуляций, показатели репродуктивной биологии, изучены особенности морфологии и анатомии *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. в различных эколого-ценологических условиях. Наибольшее обилие *R. algida* зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарниковых и осоково-кустарничковых тундрах. Все изученные ценопопуляции нормальные, молодые, неполночленные, за исключением ЦП 3, в которой представлены все онтогенетические состояния. Установлена закономерность, что чем больше облиственность генеративных побегов, тем больше накапливается сухого вещества на единицу площади листа. Несмотря на суккулентное строение листа, значения удельной поверхностной плотности листьев у *R. algida* в 3–5 раз ниже, чем у истинных суккулентов. В природных популяциях для *R. algida* характерны высокие репродуктивные показатели, что демонстрирует способность вида к успешному семенному возобновлению. По результатам анатомо-морфологических исследований установлены признаки адаптации вида к условиям с различной степенью освещенности.

Ключевые слова: *Rhodiola algida*, фитоценоз, структура ценопопуляции, репродуктивная биология, морфология, анатомия, Республика Алтай

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Ямбуров М.С., Бутенкова А.Н., Чернова О.Д., Катаева Т.Н., Прокопьева Е.С., Мачкинис Е.Ю. Эколого-биологические особенности *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Республика Алтай) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 81–106. doi: 10.17223/19988591/64/4

Ecological and Biological Features of *Rhodiola algida* on the Territory of the Akkol Mountain-Glacial Basin (Altai Republic)

Alexey S. Prokopyev¹, Mikhail S. Yamburov², Alina N. Butenkova³,
Olga D. Chernova⁴, Tatjana N. Kataeva⁵, Elena S. Prokopyeva⁶,
Elena Yu. Machkinis⁷

^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rereplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, das2y5@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663> chernovaolg@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>, grishaeva-92@mail.ru

⁷ melena.tsk@gmail.com

Summary. On the territory of the Akkol mountain-glacial basin (South Chuysky ridge, Altai Republic, Russia), the phytocenotic location, the main parameters of the spatial and age structure of the population, and indicators of reproductive biology were established; the features of the morphology and anatomy of *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. in various ecological and cenotic conditions were studied.

R. algida is a valuable medicinal plant with anticonvulsant and anti-inflammatory effects that stimulate the central nervous system. It contains salidroside, tyrosol, flavonoids, coumarins, etc.

R. algida is a succulent-leaved, herbaceous, short-rhizome, and polycarpic plant with an elongated erect shoot. The species grow in the highlands of Altai, Krasnoyarsk Krai, Tuva Republic, and Northwestern Mongolia (Mongolian Altai) and is included in the regional red lists of Siberia for Altai Republic, Altai Krai, and Krasnoyarsk Krai.

Field research was carried out in 2019-2020 on the northern macroslope of the South Chuysky ridge, in the area of the mountain-glacial basin of the river Akkol. The Akkol mountain-glacial basin is located in the central, most elevated part of the northern macroslope of the South Chuysky ridge.

Distribution of *R. algida* in the territory of the mountain-glacial basin of the river Akkol is closely related to tundra cenoses that develop under conditions of excessive cold moisture. The greatest abundance of the species was recorded along river banks in moss sedge and shrub or prostrate shrub tundras (cenopopulations 1 and 3).

As a result of population-ontogenetic analysis, it was established that all studied cenopopulations of *R. algida* are normal. Only one cenopopulation is complete (cenopopulation 3), and the rest do not have individuals of the postgenerative period. The cenopopulations of *R. algida* are characterised by a predominantly left-sided type of ontogenetic spectrum, which is formed due to the predominance of individuals of young groups (juvenile - young generative). In conditions of rapid flowing moisture (on the banks of mountain streams and rivers), individuals are under the constant destructive influence of water flows eroding the soil and washing away young individuals. As a result, cenopopulations are formed with a very unstable age composition in the young part of the spectrum and a slow accumulation of individuals in the generative and post-generative states.

The study of the morphological characteristics of a species in various cenopopulations makes it possible to assess its ecological plasticity and identify optimal environmental conditions for its growth and development. It has been established that the

greater the foliage of generative shoots, the greater amount of dry matter is accumulated per leaf area. Despite the succulent leaf structure, leaf mass per area of *R. algida* is 3-5 times lower than that of true succulents and is more consistent with the vegetation of lowland and alpine meadows than with tundra vegetation.

In the studied cenopopulations of *R. algida*, the main reproductive characteristics were studied, making it possible to assess the state of the species and the possibility of its self-sustainment in various natural and climatic conditions. In natural populations, *R. algida* is characterised by high reproductive rates (pollen fertility - 96-98%, fruit/flower percent ratio - 90-95%, seed productivity coefficient - 68-81%), which demonstrates the species' ability for successful seed regeneration. In areas with low overall projective vegetation cover, abundant self-seeding is observed.

The seeds of *R. algida* are small, brown or brownish-brown, reticulate, oblong or oblanceolate in shape, and narrowed upward, 2.05-2.65 mm long and 0.55-0.90 mm wide. The weight of 1000 seeds varies from 0.13 g (cenopopulation 1) to 0.17 g (cenopopulation 2).

Our studies have shown that the most optimal way to germinate *R. algida* seeds is to pre-treat them with a 0.1% solution of gibberellic acid. This allows achieving the maximum percentage of seed germination and, at the same time, significantly reduce the period of their germination. Stratification, lasting a month, when germinating seeds in laboratory conditions, did not have a significant effect on seed germination.

The anatomical features of *R. algida* leaves were studied in two cenopopulations: cenopopulation 1 (shrub willow-sedge tundra) and cenopopulation 3 (shrub moss-forb-sedge tundra). It has been established that the species are ecologically plastic, and the signs of their adaptation to conditions with varying degrees of illumination have been identified.

The article contains 9 Figures, 4 Tables and 45 References.

Keywords: *Rhodiola algida*, phytocenosis, cenopopulation structure, reproductive biology, morphology, anatomy, Altai Republic

Funding: The study was carried out as part of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Prokopyev AS, Yamburov MS, Butenkova AN, Chemova OD, Kataeva TN, Prokopyeva ES, Machkinis EYu. Ecological and biological features of *Rhodiola algida* on the territory of the Akkol mountain-glacial basin (Altai Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:81-106. doi: 10.17223/19988591/64/4

Введение

Исследования биологии и экологии редких видов с полезными свойствами имеют большое теоретическое и практическое значение для понимания их распространения и устойчивости в природных фитоценозах, что позволяет решать вопросы, связанные с сохранением биоразнообразия и перспективами практического использования растений в различных отраслях экономики.

Представители рода *Rhodiola* – ценные лекарственные растения, их широкое применение обусловлено содержанием в них ценных биологически активных веществ – салидрозида, тирозола, розавина и других вторичных метаболитов [1, 2]. Многие виды рода *Rhodiola* являются редкими и подлежат

охране на федеральном (*R. rosea*) и региональном (*R. algida*, *R. coccinea*, *R. pinnatifida*, *R. quadrifida* и др.) уровнях. В Сибири они включены в Красные книги Алтайского и Красноярского краев, республик Алтай, Хакасия и ряда других регионов.

В рамках данного исследования проведена комплексная оценка эколого-биологических особенностей *Rhodiola algida*, произрастающей на территории горно-ледникового бассейна Аккол (Южно-Чуйский хребет, Республика Алтай). Полученные результаты в дальнейшем позволят разработать рекомендации по сохранению и рациональному использованию этого ценного лекарственного растения природной флоры Южной Сибири.

Материалы и методики исследования

Rhodiola algida (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey. (родиола морозная) – суккулентнолиственной травянистый короткокорневищный поликарпик с удлиненными прямостоячими побегами (рис. 1).

Вид произрастает в высокогорьях Алтая (Центральный, Западный, Юго-Восточный Алтай, восточная часть Северного Алтая), Красноярском крае, Республике Тыва, Северо-Западной Монголии (Монгольский Алтай). Эндемик Алтае-Саянской флористической провинции [3–5].



Рис. 1. *R. algida* в высокогорьях Алтая
[Fig. 1. *R. algida* in the Altai highlands]

Растет в альпийском и субальпийском поясах, по долинам рек спускается в лесной пояс (до 1 500 м). Обитает на сырых скалах, покрытых мхом каменистых склонах, около снежников, на моренах. Встречается большей частью в составе ценозов альпийских лугов, в зарослях ив и березки круглолистной.

Также растет в травянистых, моховых, кустарниковых и пятнистых тундрах [6]. На территории Сибири родиола морозная включена в Красные книги Республики Алтай [4], Алтайского края [7] и Красноярского края [5]. Охраняется в Катунском, Алтайском, Саяно-Шушенском заповедниках [4, 8].

R. algida относится к ценным лекарственным растениям. В растениях этого вида содержатся салидрозид, тирозол, флавоноиды, кумарины и др. Установлено, что экстракты родиолы морозной обладают противосудорожным и противовоспалительным действием, стимулируют центральную нервную систему [1, 9].

Полевые исследования проводились в 2019–2020 гг. на северном макросклоне Южно-Чуйского хребта, в районе горно-ледникового бассейна р. Аккол. Горно-ледниковый бассейн Аккол расположен в центральной, наиболее возвышенной части северного макросклона Южно-Чуйского хребта. Средние высоты хребта составляют здесь 3500–3700 м над ур. м., а вершины достигают 3800–3900 м. Бассейн вытянут с юго-запада на северо-восток и занимает площадь 368 км². На его территории располагается 25 ледников, крупнейшим среди которых является ледник верховий р. Аккол – Софийский [10].

Видовой состав и структура растительных сообществ с участием *R. algida* установлены на основе геоботанических описаний и уточнены последующей обработкой гербарного материала. Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *R. algida* выполнялось с использованием традиционных геоботанических подходов [11]. Количественное обилие видов оценивалось с применением шкалы Друде [12].

Популяционные исследования проводились с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [13–17].

Определение онтогенетического состояния особи проводилось на основании комплекса качественных морфологических и биологических признаков и биографического портрета *R. algida*, описанного Е.Л. Нухимовским [18].

Для изучения плотности и демографической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². Подсчитывались общее число особей на единицу площади для определения экологической плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных состояний для построения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически обособленная особь.

Тип ценопопуляции устанавливался на основе критерия абсолютного максимума [19] и по классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) Л.А. Животовского [16].

Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп. Способ самоподдержания ценопопуляции определялся способностью вида образовывать жизнеспособное потомство (семенное или вегетативное) в конкретных условиях местообитания.

Морфологические особенности *R. algida* изучены преимущественно на живых растениях с привлечением гербарного материала. В каждой ценопопуляции у 30 особей, находящихся в генеративном состоянии, собиралось по одному генеративному побегу, на котором проводились следующие измерения: длина побега, число листьев, отношение числа листьев к длине побега – показатель, отражающий облиственность побегов, а также диаметр соцветия, число цветков и плодов, число листовок в женских плодах.

Фертильность пыльцы изучали по гистохимической реакции на краситель ацеоорсеин. Фертильная пыльца окрашивалась в карминово-красный цвет, стерильная пыльца оставалась неокрашенной [20].

При изучении семенной продуктивности придерживались методики Т.А. Работнова [21], с рекомендациями И.В. Вайнагий [22] и Р.Е. Левиной [23]. В качестве основных показателей учитывались: потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность определяли как среднее число семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [24] и М.Ф. Даниловой [25]. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучались с помощью стереоскопического микроскопа Leica M165 C. Масса 1 000 семян взвешена на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Взвешивалось по 100 семян в 4-кратной повторности в соответствии с ГОСТ 34221–2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [26]. Результаты взвешивания проб умножали на 10 и вычисляли среднее арифметическое значение.

Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [27] с нашей модификацией. В опытах проращивали свежесобранные семена и семена после 6 месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке 0,1% раствором гиббереллиновой кислоты (ГБК) в течение 24 часов или стратифицировали при температуре 0–2 °C в течение 4 недель. Затем обработанные и необработанные семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22 °C с фотопериодом 16/8 (свет / темнота). Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Для определения воздушно-сухой массы листа с каждого генеративного побега собиралось по 1 листу, которые высушивались плоскостным способом, взвешивались, затем фотографировались с калибровочной линейкой и с использованием программы AxioVision (Carl Zeiss, Германия) проводились измерения их длины, ширины и площади. По полученным данным рассчитывалась удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) – показатель, отражающий накопление сухого вещества на единицу площади листа.

Проведение измерений большого количества морфологических и репродуктивных показателей позволило создать массив данных и рассчитать статистические характеристики генеральных совокупностей признаков, а также установить процентные отклонения этих показателей для отдельных ценопопуляций сравнительно с генеральной совокупностью. Для признаков рассчитывались среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования для морфологических признаков побегов оценивались по Г.Ф. Лакину [28]: CV < 11% – низкий, CV = 11–25% – средний, CV > 25% – высокий. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016.

В качестве методической основы для изучения анатомического строения листьев *R. algida* использованы общепринятые методики [29], работы К. Эзау [30, 31], Ч.Ш. Каратаевой, А.С. Дариева и А.А. Паутова [32, 33], М.А. Барановой [34], С.Ф. Захаревича [35], устьичный индекс рассчитывался по формуле А. Кёстнера [36]. Анатомические исследования листьев проводились для двух популяций, наиболее отличающихся по условиям освещённости: растения в ЦП 1 произрастали в наиболее освещённых условиях, а растения в ЦП 3 росли в условиях значительного затенения ивами, высота которых достигала 2–2,5 м. В каждой ценопопуляции с 25 особей генеративного состояния на наиболее развитом побеге отбирали 1-2 листа в средней части побега и фиксировали в 70% этаноле. Временные препараты свежих листьев подготавливали путем нарезания на замораживающем микротоме МЗ-2 (Точмебприбор, Украина). С каждого листа делали 5 поперечных срезов в средней части, из которых для морфометрии анализировали один наиболее качественный. Всего анализировали не менее 25 срезов для каждой ценопопуляции [37]. Толщину среза устанавливали от 75 до 100 мкм. Эпидерму срезают бритвой в средней трети пластинки между краем листа и центральной жилкой. Фотографии микропрепаратов листьев и микроскопические измерения сделаны на световом микроскопе Axio Lab. A1 (Carl Zeiss, Германия) с цифровой камерой AxioCam ERc 5s. Измерения анатомо-морфологических признаков проводили при помощи программы Axio Vision 4.8. Анатомические показатели считались маловариабельными, если коэффициент вариации CV < 20%, средневариабельными – при CV = от 20 до 40%, сильновариабельными – при CV > 40% [38]. Нормальность распределения значений и статистическую значимость различий (t-критерий) оценивали с использованием программы Statistica 8.0. Статистически значимые различия определяли при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Характеристика фитоценотической приуроченности. Нами изучены 4 локальные ценопопуляции (ЦП) *R. algida* в различных эколого-ценологических условиях: в долине р. Аккол (ЦП 1 и ЦП 3), в окрестностях ледника Софийский (ЦП 2) и в долине р. Тура-Оюк (ЦП 4).

ЦП 1: кустарничковая ивково-осоковая тундра по левому берегу реки Аккол. Высота над уровнем моря 2 345 м. Грунты перенасыщены влагой, у самого берега постоянно размываемые. Общее проективное покрытие (ОПП) растительности неравномерное и сильно варьирует – от 20% на размываемых берегах до 90% на хорошо задернованных участках. В наземном слое фрагментарно развит моховой покров. Средняя высота травостоя – 20 см. Облик сообщества формируют *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia* (Gorodkov) Holub и кустарничковая ива – *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv., среди них встречаются низкорослые кусты *Betula rotundifolia* Spach. Из травянистых видов в сообществе преобладают *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey., *Hedysarum consanguineum* DC., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Arctopoa tibetica* Munro ex Stapf, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Primula nivalis* Pall.

ЦП 2: мохово-разнотравно-злаковый фрагмент растительности на молодой морене ледника Софийский. Высота над уровнем моря 2 504 м. Сообщество приурочено к выровненному участку на боковой морене в 600 м от края ледника. Грунты сложены крупнообломочным моренным материалом, есть участки с мелкощебнистым, песчаным и мелкоземистым субстратом. Имеются выходы грунтовых вод с постоянными и временными водотоками. В составе исследуемого сообщества отмечены три вида рода *Rhodiola* (*R. rosea* L., *R. algida*, *R. coccinea* (Royle) Boriss.). Особи *R. algida* тяготеют к участкам с постоянным поточным увлажнением. Кустарники отсутствуют, хорошо развит моховой покров. ОПП травянистых растений составляет 35%. Средняя высота травостоя – 15 см, максимальная – до 50 см. Из доминантов можно выделить *Poa attenuata* Trin., *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. fil., *Luzula multiflora* ssp. *sibirica* V.I. Krecz., *Chamaenerion latifolium* (L.) Holub, *Minuartia verna* (L.) Hiern.

ЦП 3: кустарниковая мохово-разнотравно-осоковая тундра по левому берегу Аккол. Высота над уровнем моря 2 488 м. Сообщество приурочено к грунтам с постоянным поточным увлажнением. В напочвенном слое хорошо развит моховой покров. В кустарниковом ярусе доминируют ивы (*Salix pseudopentandra* (Flod.) Flod., *S. sajanensis* Nasarow, *S. divaricata* Pall.) высотой до 2,5 м с ОПП – 10–15%; реже встречается *Betula rotundifolia*. Проективное покрытие травянистого яруса составляет 70%, средняя высота травостоя 40 см. Из травянистых видов доминируют *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia*, *Festuca altaica* Trin., *Arctopoa tibetica*, *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch., *Primula nivalis*, *R. algida*.

ЦП 4: кустарничковая мохово-осоково-ивковая тундра в долине р. Тура-Оюк (левый приток р. Аккол). Высота над уровнем моря 2 581 м. Долина представляет собой выровненный участок между возвышенностями. Субстраты перенасыщены влагой, с хорошо развитым моховым покровом. Особи *R. algida* концентрируются вдоль берега реки, среди замоховелых камней. ОПП растительности на этих участках достигает 95%, высота травостоя до 20 см (в среднем 7 см). Облик сообщества формируют *Salix rectijulis* и *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia*. Из других травянистых видов

в доминантах также обнаружены *Hedysarum consanguineum*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga hirculus* L. и *R. algida*.

Таким образом, распространение *R. algida* на территории горно-ледникового бассейна р. Аккол тесно связано с тундровыми ценозами, развивающимися в условиях избыточного холодного увлажнения по днищам речных долин и в мезопонижениях рельефа склонов с постоянным поточным увлажнением. Также этот вид встречается на галечниках, аллювиальных наносах и молодых моренах ледника Софийский. Наибольшее обилие родиолы морозной зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарничковых и осоково-кустарничковых тундрах (ЦП 1, 3).

Структура ценопопуляций. Плотность особей в изученных ценопопуляциях *R. algida* варьирует в очень широких пределах – от 4,7 до 50,4 ос./м². Максимальная плотность отмечена в ЦП 1 (50,4), приуроченной к низкотравной кустарничковой тундре по берегу р. Аккол. Минимальные значения плотности свойственны ЦП 2 (4,7) и ЦП 4 (4,8), расположенным на зарастающей морене и в составе замохвелой тундры с высоким общим проективным покрытием травянистого яруса (табл. 1).

Для ценопопуляций *R. algida* характерен преимущественно левосторонний тип онтогенетического спектра, который формируется за счет преобладания особей молодой фракции ($j-g_1$). В ЦП 1 на их долю приходится 93,5% от общего числа, при этом более 60% составляют особи j и im состояний, накопление которых в ценопопуляции обеспечивается благоприятным сочетанием почвенных и ценогенетических условий (разреженный травостой, хорошо увлажненные и богатые органическими веществами почвы). Схожая ситуация наблюдается в ЦП 3 и ЦП 4, где в целом также преобладают молодые особи. В то же время незначительное участие генеративных особей (от 17,7 до 36,9%) в формировании возрастных спектров исследуемых ценопопуляций говорит в пользу того, что далеко не все молодые растения *R. algida* достигают генеративной фазы развития. В условиях быстрого проточного увлажнения (на берегах горных ручьев и рек) они находятся под постоянным разрушительным воздействием водных потоков, размывающих грунт и смывающих молодые особи. В результате формируются ценопопуляции с очень нестабильным возрастным составом в молодой части спектра и медленным накоплением особей генеративной и постгенеративной сферы. В ЦП 1 и ЦП 4 особи сенильного состояния не выявлены совсем. ЦП 2 характеризуется бимодальным типом спектра и равным числом в ней особей прегенеративного и генеративного периодов. Она расположена на возвышенном выровненном каменистом участке и формировалась в условиях медленно зарастающего моренного комплекса, в стороне от разрушительного влияния талых вод. Равномерное увлажнение и разреженный травостой обеспечивают стабильное семенное возобновление, а длительность генеративной фазы развития способствует накоплению среднегенеративных особей. В ценопопуляции не выражен постгенеративный период, т.е. отсутствуют особи субсенильного и сенильного состояний.

Таблица 1 [Table 1]

**Демографические характеристики ценопопуляций *R. algida*
на территории горно-ледникового бассейна Аккол**
[Demographic characteristics of *R. algida* cenopopulations on the territory
of the Akkol mountain-glacial basin]

ЦП [CP]	Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic state, %]								Демографические показатели [Demographic characteristics]				Тип ЦП [Coenopopulation type]
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>	<i>M</i> , ос./м ² [Ecological density, ind./m ²]	<i>Me</i> , ос./м ² [Effective density, ind./m ²]	Δ	ω	
ЦП 1 [CP 1]	30,0	31,3	20,7	11,5	5,3	0,9	0,4	0	50,4	15,9	0,11	0,32	Молодая [Young]
ЦП 2 [CP 2]	7,1	21,4	21,4	14,3	28,6	7,1	0	0	4,7	2,8	0,27	0,59	Молодая [Young]
ЦП 3 [CP 3]	9,5	21,4	25,0	22,6	3,6	10,7	3,6	3,6	19,8	9,3	0,26	0,47	Молодая [Young]
ЦП 4 [CP 4]	16,0	29,4	27,7	11,8	5,9	5,9	3,4	0	4,8	1,9	0,18	0,39	Молодая [Young]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное; *M* – экологическая плотность, *Me* – эффективная плотность, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – число особей на 1 м².

[Note. CP – coenopopulation; ontogenetic state: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile; *M* – ecological density, *Me* – effective density, Δ – age index, ω – efficiency index, ind./m² – number of individuals per 1 m²].

В результате проведенных исследований выявлено, что только у ЦП 3 формируется онтогенетический спектр с участием всех возрастных групп. В остальных ценопопуляциях постгенеративный период не выражен (ЦП 2) или представлен частично (ЦП 1 и ЦП 4). Значительную долю составляют особи молодой фракции (*j*–*g*₁). По классификации «дельта–омега» (Δ – ω) ценопопуляции являются нормальными, молодыми (табл. 1).

Морфологические особенности. Исследование морфологических особенностей *R. algida* в различных местообитаниях позволяет оценить экологическую пластичность вида и выявить оптимальные экологические условия для его роста и развития. В табл. 2 представлены морфологические параметры генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. В среднем побеги имеют длину 15,5 см и несут 55,8 листа. Эти показатели являются высоковариабельными – CV = 28–30%. Облиственность побегов составляет 3,7 шт. на 1 см длины побега. Листья 15,4 см длиной, 2,7 см шириной и площадью 32,1 мм². Длина и ширина листьев являются средневариабельными признаками (CV = 16–19%), а площадь – высоковариабельным (CV = 31%). Сухая масса листьев *R. algida* составляет 1,7 мг, удельная поверхностная плотность листьев невысокая (УППЛ = 5,4 мг/см², или 54 г/м²). Оба признака являются высоковариабельными (CV = 28–30%). Установлена закономерность – чем больше облиственность побегов, тем больше значение УППЛ.

Таблица 2 [Table 2]

**Морфометрические и расчётные показатели генеративных побегов
для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций *R. algida***
[Morphometric and calculated indicators of generative stems for the general population and individual cenopopulations of *R. algida*]

ЦП [CP]	Длина побега, см [Shoot length, cm]	Число листьев, шт. [Number of leaves, pcs.]	Облиственность побега, шт./см [Number of leaves per shoot length, pcs./cm]	Сухая масса листа, мг [Leaf dry weight, mg]	Длина листа, мм [Leaf length, mm]	Ширина листа, мм [Leaf width, mm]	Площадь листа, мм ² [Leaf area, mm ²]	УШЛ, мг/см ² [Dry leaf mass per area, mg/cm ²]
Ген. совокуп. [General population]	$15,5 \pm 0,8$ 27,7	$55,8 \pm 3,0$ 29,9	$3,7 \pm 0,2$ 23,2	$1,7 \pm 0,1$ 29,6	$15,4 \pm 0,4$ 15,7	$2,7 \pm 0,1$ 18,6	$32,1 \pm 1,1$ 30,9	$5,4 \pm 0,2$ 27,5
ЦП 1 [CP 1]	$20,1 \pm 0,5$ 12,9	$72,2 \pm 1,5$ 11,4	$3,6 \pm 0,1$ 15,7	$2,1 \pm 0,1$ 26,2	$18,5 \pm 0,4$ 12,0	$3,0 \pm 0,1$ 14,4	$44,2 \pm 2,0$ 20,4	$4,8 \pm 0,2$ 18,1
ЦП 2 [CP 2]	$12,8 \pm 0,6$ 27,7	$39,3 \pm 2,5$ 35,6	$3,2 \pm 0,2$ 35,9	$1,3 \pm 0,1$ 18,1	$14,8 \pm 0,2$ 7,1	$2,9 \pm 0,1$ 10,6	$33,3 \pm 0,9$ 12,3	$4,1 \pm 0,2$ 24,2
ЦП 3 [CP 3]	$16,3 \pm 0,6$ 21,7	$62,3 \pm 2,2$ 19,3	$3,9 \pm 0,1$ 15,7	$1,5 \pm 0,04$ 12,5	$13,4 \pm 0,2$ 6,9	$2,1 \pm 0,04$ 11,3	$21,6 \pm 0,5$ 11,0	$6,9 \pm 0,3$ 17,3
ЦП 4 [CP 4]	$12,9 \pm 0,5$ 19,6	$49,4 \pm 1,7$ 19,4	$3,9 \pm 0,1$ 19,3	$1,8 \pm 0,1$ 28,4	$14,7 \pm 0,2$ 9,3	$2,7 \pm 0,1$ 12,4	$29,1 \pm 1,1$ 17,0	$6,0 \pm 0,2$ 17,3

Примечание. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.

[Note. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].

Во всех ценопопуляциях процентное отклонение показателей длины побега и числа листьев от генеральной совокупности является однонаправленным. В двух ценопопуляциях (ЦП 1 и ЦП 3) данные показатели превышают значения генеральной совокупности (рис. 2). Наиболее высокие показатели характерны для ЦП 1 (превышают генеральную совокупность на 30%). Самые низкие показатели характерны для ЦП 2 – длина побега меньше значений генеральной совокупности на 18 %, а число листьев на генеративных побегах – меньше на 30%. Для этой же ценопопуляции характерна самая низкая облиственность побегов – меньше значений генеральной совокупности на 13%. Растения ЦП 1 практически не отличаются от генеральной совокупности по облиственности побегов, а в ЦП 3 и ЦП 4 данный показатель выше на 7–8 %.

По показателям длины, ширины и площади листьев самые высокие значения также в ЦП 1 – больше значений генеральной совокупности на 21%, 14 и 38% соответственно, а самые низкие показатели у ЦП 3 – меньше значений генеральной совокупности на 12% по длине, на 22% по ширине и 33% по площади листа (рис. 3).

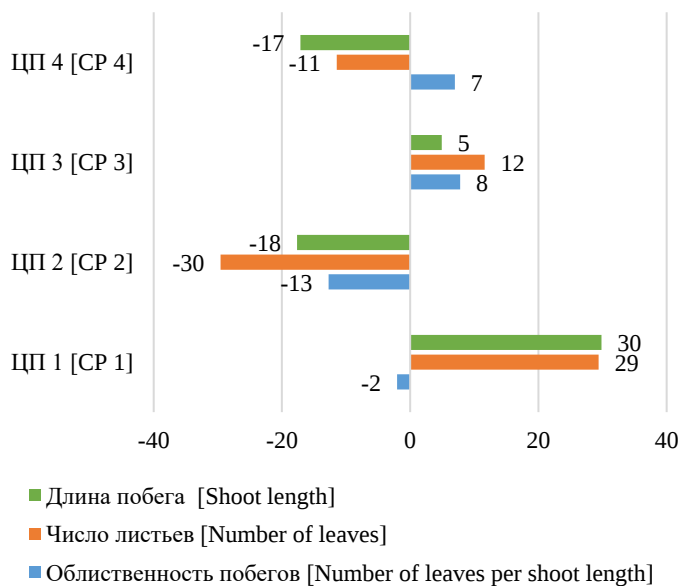


Рис. 2. Процентное отклонение показателей длины побега, числа листьев и облиственности побегов отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %
[Fig. 2. The percentage deviation of shoot length (green color), leaves number (orange color) and number of leaves per shoot length (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

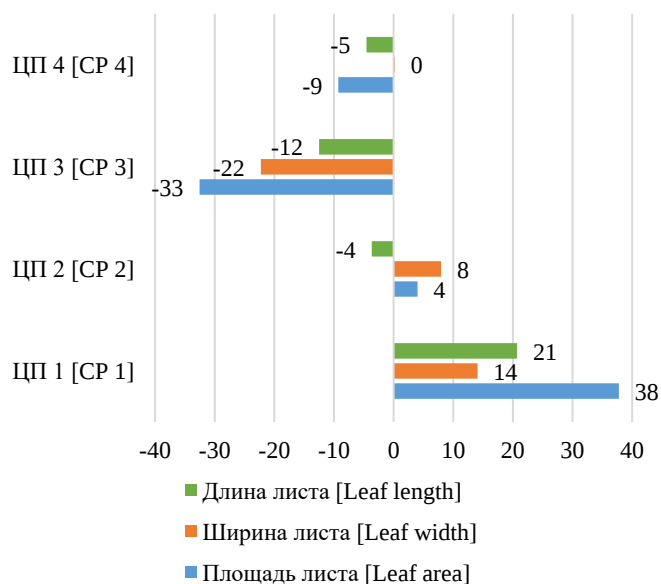


Рис. 3. Процентное отклонение показателей длины, ширины и площади листьев отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %
[Fig. 3. The percentage deviation of leaf length (green color), leaf width (orange color) and leaf area (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

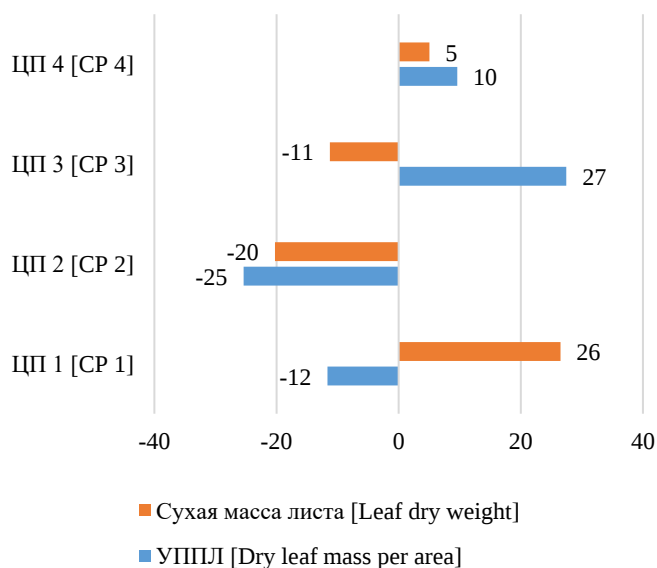


Рис. 4. Процентное отклонение показателей сухой массы листьев и удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) отдельных ценопопуляций

R. algida от генеральной совокупности, %

[Fig. 4. The percentage deviation of leaf dry weight (orange color) and dry leaf mass per area (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Процентное отклонение показателей сухой массы и УППЛ листьев разнонаправленное в ЦП 1 и ЦП 3 и однонаправленное в ЦП 2 и ЦП 4 (рис. 4). Для ЦП 1 характерно повышенное значение сухой массы листа на 26%, а для ЦП 2 и ЦП 3 – пониженное, на 20 и 11% соответственно. ЦП 4 практически не отличается по сухой массе листьев от генеральной совокупности. УППЛ имеет повышенные значения в ценопопуляциях ЦП 3 – на 20% и ЦП 4 – на 10%, а пониженное значение в ЦП 1 – на 12% и ЦП 2 – на 25%. Таким образом, в ЦП 3 и ЦП 4 более интенсивно протекает продукционный процесс – в листьях накапливается большее количество сухого вещества на единицу площади.

Полученные нами значения УППЛ для *R. algida* (41–69 г/м²) показывают, что, несмотря на суккулентное строение листа, значения УППЛ у растений этого вида в 3–5 раз ниже тех, что характерны для истинных суккулентов (УППЛ около 206 г/м²), и больше соответствуют растительности низинных и альпийских лугов (УППЛ 50–64 г/м²), чем растительности тундр (УППЛ около 76 г/м²) [39].

Репродуктивная биология. В природе *R. algida* размножается преимущественно семенным путем. Исследование основных репродуктивных характеристик вида позволяет оценить способности его ценопопуляций к самоподдержанию в различных эколого-ценотических условиях.

Генеративные побеги *R. algida* имеют соцветие диаметром 1,4–2,4 см с 8–15 цветками. Для двух ценопопуляций определена фертильность

пыльцы, которая характеризуется высокими показателями и составляет 95,6% (ЦП 1) – 97,6% (ЦП 2). В табл. 3 представлены морфологические и расчётные репродуктивные характеристики генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций. В среднем на генеративном побеге формируется 10,3 цветка и завязывается 9,5 плода. Данные признаки являются высоковариабельными ($CV = 39\%$). В то же время процент плодоцветения (ППЦ) остается стабильным, низковариабельным ($CV = 12\%$) показателем и имеет высокие значения в генеральной совокупности – 92,4%. Число листовок в плодах варьирует от 4 до 6. Наибольшее число плодов (64%) имеет 5 листовок, почти треть плодов (29%) – 4 листовки, а плоды с 6 листовками составляют всего 7%. В среднем в цветке содержится 49,3 семязачатка, что даёт высокую потенциальную семенную продуктивность (ПСП) – 519,9 семязачатка на генеративный побег. Значительная часть семязачатков формирует семена (40,8 шт.), и реальная семенная продуктивность (РСП) вида составляет 388,4 семени на соцветие. Таким образом, в природных популяциях для *R. algida* характерны достаточно высокие репродуктивные показатели ($K_{пр} = 76,8\%$).

Сравнительный анализ репродуктивных показателей родиолы морозной в различных эколого-ценотических условиях выявил, что самые высокие значения диаметра соцветия, числа цветков и плодов на генеративный побег свойственны ЦП 1 – выше значений генеральной совокупности на 34, 50 и 51% соответственно (рис. 5).

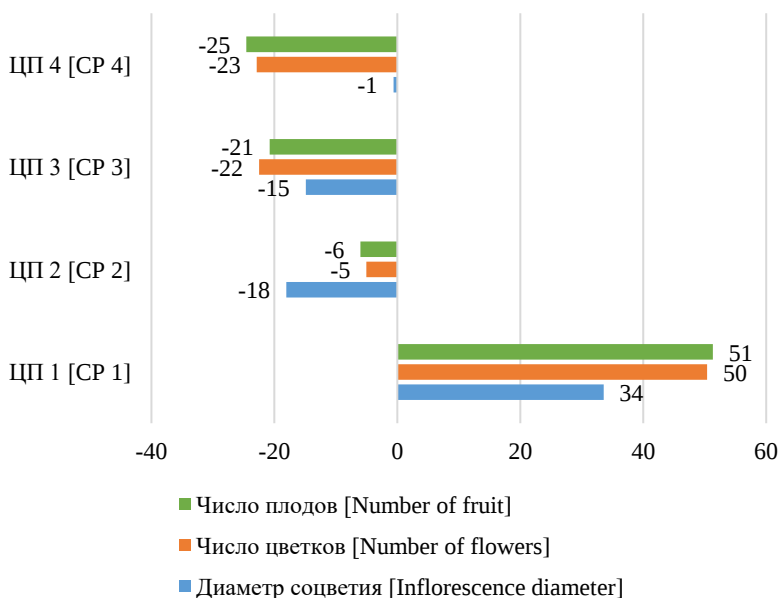


Рис. 5. Процентное отклонение показателей числа цветков, плодов и диаметра соцветия отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %

[Fig. 5. The percentage deviation of fruit number (green color), flowers number (orange color) and inflorescence diameter (blue color) in individual *R. algida* cenopopulations (CP) compared to the general population, %]

Остальные ценопопуляции (ЦП 2, ЦП 3 и ЦП 4) имеют значения по данным признакам меньше генеральной совокупности, особенно в ЦП 3 и ЦП 4. Также ЦП 2, ЦП 3 и ЦП 4 имеют сниженные показатели репродуктивной сферы растений (потенциальная и реальная семенная продуктивность) по сравнению с генеральной совокупностью на 18–26% (рис. 6), а ЦП 1 значительно превосходит генеральную совокупность по потенциальной семенной продуктивности на 66% и по реальной семенной продуктивности на 50%. В то же время коэффициент продуктивности у всех ценопопуляций мало отличается от генеральной совокупности и имеет высокие значения $K_{пр} = 68–81\%$ (табл. 3).

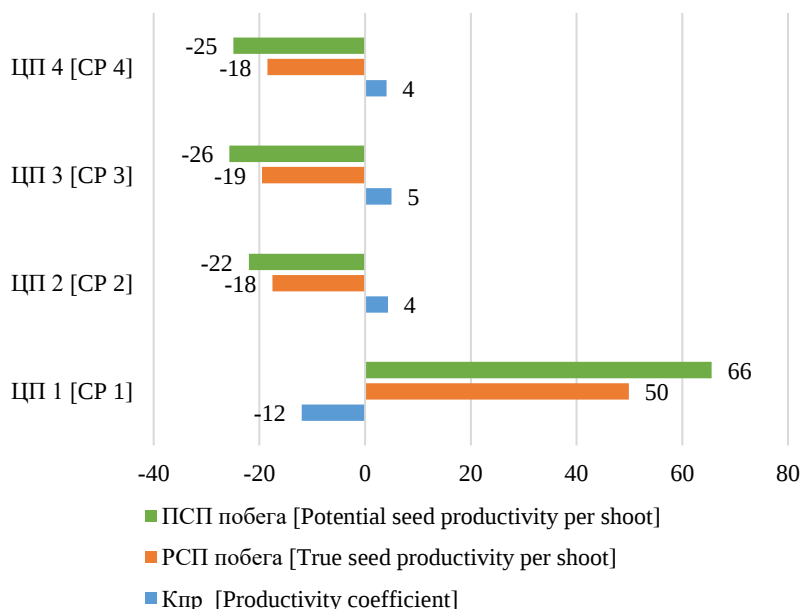


Рис. 6. Процентное отклонение показателей потенциальной семенной продуктивности (ПСП), реальной семенной продуктивности (РСП) и коэффициента продуктивности (Кпр) отдельных ценопопуляций *R. algida* от генеральной совокупности, %

[Fig. 6. The percentage deviation of potential seed productivity (green color), true seed productivity (orange color) and productivity coefficient (blue color) in individual *R. algida* ceno-populations (CP) compared to the general population, %]

Нами не были обнаружены литературные источники со сведениями о репродуктивных показателях *R. algida* в природных популяциях, но имеются данные о реализации репродуктивного потенциала вида в условиях интродукции. Согласно исследованиям А.В. Положий, Т.П. Свиридовой и Г.Я. Степанюк [40], алтайский образец *R. algida*, интродуцированный в Сибирском ботаническом саду ТГУ в 1975 г., формирует 730 семязачатков на побег (ПСП), или 10 800 семязачатков на особь, что в среднем выше этого показателя у природных образцов. Однако коэффициент продуктивности в разные годы в условиях интродукции составлял всего 24–47%, что в 2–3 раза

ниже, чем в природных популяциях. Таким образом, реализация репродуктивного потенциала вида в природе, сравнительно с интродуцированными образцами, проходит значительно успешнее.

Таблица 3 [Table 3]

Морфологические и расчётные репродуктивные показатели генеративных побегов для генеральной совокупности и отдельных ценопопуляций *R. algida*
[Morphological and calculated reproductive indicators of generative stems for the general population and individual cenopopulations of *R. algida*]

ЦП [CP]	Дiameter соцветия, см [Inflorescence diameter, cm]	Число цветков, шт. [Number of flowers, pcs.]	Число плодов, шт. [Number of fruit, pcs.]	ППЦ, % [Fruit-bearing flowers percentage]	Число листочков в плоде, шт. [Number of follicle per fruit, pcs.]	Число семязачатков в цветке, шт. [Number of ovules per flower, pcs.]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds per fruit, pcs.]	ПСП побега, шт. [Potential seed productivity per shoot, pcs.]	РСП побега, шт. [True seed productivity per shoot, pcs]	Кпр, % [Productivity coefficient, %]
Ген. совокуп. [General population]	$1,8 \pm 0,1$ 26,8	$10,3 \pm 0,7$ 38,9	$9,5 \pm 0,7$ 39,3	$92,4 \pm 2,0$ 12,1	$4,8 \pm 0,1$ 11,7	$49,3 \pm 2,1$ 23,3	$40,8 \pm 2,4$ 32,3	$519,9 \pm 46,0$ 48,7	$388,4 \pm 34,6$ 49,0	$76,8 \pm 3,6$ 25,6
ЦП 1 [CP 1]	$2,4 \pm 0,1$ 13,2	$15,5 \pm 0,7$ 25,2	$14,4 \pm 0,6$ 22,9	$93,2 \pm 1,3$ 7,5	$5,0 \pm 0,1$ 5,8	$55,8 \pm 1,2$ 12,0	$40,5 \pm 2,3$ 31,3	$860,7 \pm 39,9$ 25,5	$582,2 \pm 39,4$ 37,2	$67,6 \pm 3,7$ 30,0
ЦП 2 [CP 2]	$1,4 \pm 0,1$ 20,9	$9,8 \pm 0,4$ 22,6	$8,9 \pm 0,4$ 24,0	$91,6 \pm 2,0$ 12,1	$4,5 \pm 0,1$ 13,1	$38,8 \pm 1,2$ 17,6	$33,3 \pm 1,8$ 29,7	$405,6 \pm 17,6$ 23,8	$320,3 \pm 18,3$ 31,4	$80,2 \pm 3,7$ 25,3
ЦП 3 [CP 3]	$1,5 \pm 0,01$ 14,0	$8,0 \pm 0,3$ 23,1	$7,5 \pm 0,3$ 22,7	$94,8 \pm 1,9$ 10,9	$4,9 \pm 0,1$ 11,6	$49,0 \pm 1,7$ 19,4	$41,7 \pm 1,7$ 22,2	$386,4 \pm 18,1$ 25,7	$312,7 \pm 19,0$ 33,4	$80,7 \pm 2,8$ 18,8
ЦП 4 [CP 4]	$1,8 \pm 0,1$ 21,7	$8,0 \pm 0,3$ 21,3	$7,2 \pm 0,4$ 28,7	$89,9 \pm 2,7$ 16,7	$4,7 \pm 0,1$ 13,0	$50,0 \pm 2,6$ 28,8	$45,1 \pm 3,1$ 37,5	$390,4 \pm 20,4$ 28,7	$316,7 \pm 25,1$ 43,6	$79,9 \pm 3,8$ 26,0

Примечание. ЦП – ценопопуляция, ППЦ – процент плодоцветения, РСП – реальная семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.
[Note. CP - cenopopulation. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].

Семена *R. algida* мелкие, коричневые или коричнево-бурые, сетчатые, продолговатой или обратноланцетной формы, кверху суженные, 2,05–2,65 мм длиной и 0,55–0,90 мм шириной. Масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,13 (ЦП 1) до 0,17 (ЦП 2) г. Полученные данные соотносятся с результатами, описанными для *R. algida* ранее [41].

Способность семян прорасти является одним из основных показателей их качества и жизнеспособности. В нашем эксперименте у *R. algida* при

комнатной температуре за 55 дней в среднем прорастало 49% свежесобранных семян. Первые всходы появлялись на 5–7-й день от начала посева. После обработки семян 0,1% раствором ГБК их всхожесть и скорость прорастания существенно увеличивались. Первые всходы появлялись уже на 2-й день, и за 16 дней прорастали практически все семена. Таким образом, всхожесть свежесобранных семян после обработки ГБК составила 76–94%.

После 6 месяцев сухого хранения без предпосевной обработки всхожесть семян в изученных ценопопуляциях существенно варьировала от 30% (ЦП 1) до 79% (ЦП 2). Всходы начинали появляться на 4–6-й день и семена продолжали всходить в течение 37 дней. Четырехнедельная холодовая стратификация при температуре 0–2 °С способствовала сокращению периода прорастания вдвое, однако принципиально не меняла их всхожесть – за 16 дней прорастало 30–66% семян. Положительное влияние на процессы прорастания семян *R. algida* оказывает ГБК. После обработки ГБК прорастание семян (хранившихся до этого 6 месяцев) отмечалось уже на 2-й день от посева, при этом длительность прорастания сократилась до 7 дней, а всхожесть составила 66–91%.

Согласно литературным данным [40], в условиях интродукции всхожесть семян была невысокая – 12–32%. Холодовая стратификация при температуре 0–5 °С в течение 1 месяца повышала всхожесть в 2–3 раза.

Проведенные нами исследования показали, что наиболее оптимальным способом проращивания семян *R. algida* является их предварительная обработка 0,1% раствором ГБК. Это позволяет добиться максимального процента всхожести семян и заметно сократить период их прорастания. Стратификация продолжительностью 1 месяц при проращивании семян в лабораторных условиях не оказала существенного влияния на прорастание семян.

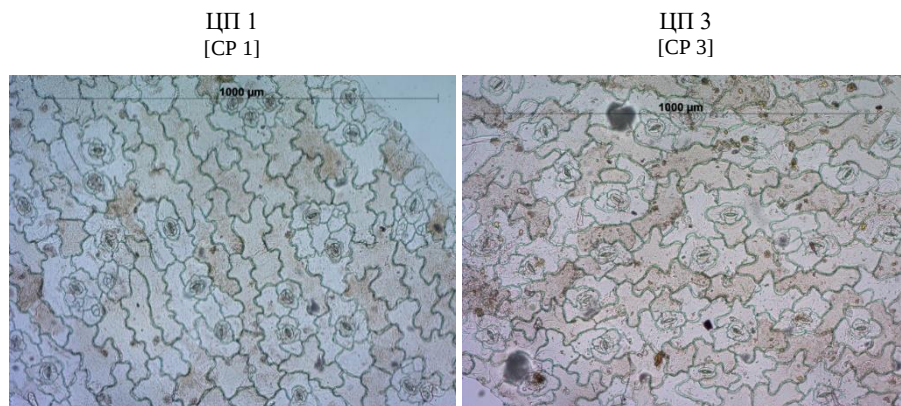
Анатомия листьев. Анатомические особенности листьев *R. algida* были изучены в двух ценопопуляциях: ЦП 1 (кустарничковая ивово-осоковая тундра) и ЦП 3 (кустарниковая мохово-разнотравно-осоковая тундра).

В результате сравнения анатомического строения листьев *R. algida* из разных популяций, установлено, что растения, произрастающие в ЦП 1, отличаются большим числом устьиц на верхней эпидерме (36,5 шт. у растений ЦП 1 против 25,6 шт. у растений из ЦП 3), и, соответственно, большим устьичным индексом (12,0 против 9,7%), большим числом клеток нижней эпидермы (339,8 против 304,6 шт.) (рис. 7, 8). Ширина устьиц верхней и нижней эпидермы листьев растений из ЦП 1 также больше по сравнению с растениями из ЦП 3 (27,1 и 25,3 мкм против 22,1 и 20,6 мкм соответственно). Размеры клеток нижней эпидермы больше у растений из ЦП 3 (6 473,8 против 5 446,2 мкм² у растений в ЦП 1) (табл. 4).

Толщина листа растений в ЦП 1 больше, чем у растений из ЦП 3 (1 256,8 против 1 101,7 мкм), как и толщина верхней эпидермы (44,8 против 34,0 мкм). Также очевидно, что толщина мезофилла растений ЦП 1 больше (1 130,5 мкм против 1 072,0 мкм), но эти различия статистически не значимы (табл. 4, рис. 9). По размерам поперечного сечения проводящего пучка образцы из двух ценопопуляций также практически не отличаются (13378,7

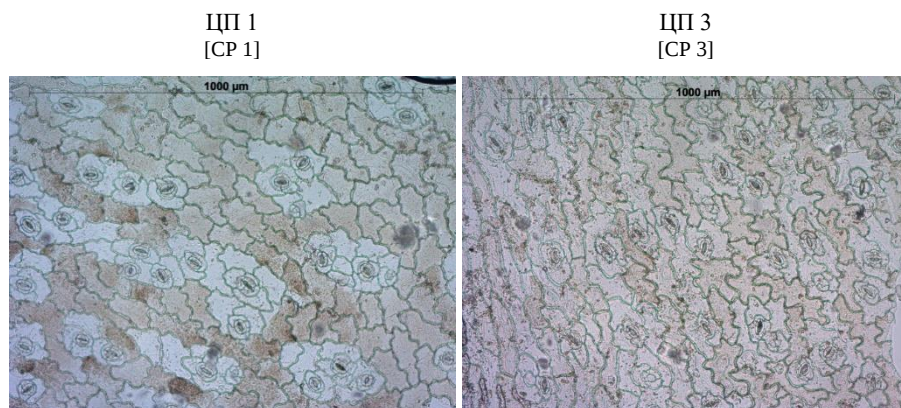
и $13531,2 \text{ мкм}^2$), статистически значимые различия отсутствуют, что, как и преобладание устьиц на нижней эпидерме, свидетельствует о хорошей влагообеспеченности растений в местах произрастания [42].

Большая часть изученных параметров анатомического строения эпидермы являются маловариабельными ($CV = 6\text{--}19\%$) и средневариабельными ($CV = 20\text{--}30\%$). Большой степенью изменчивости отличается такой показатель, как число устьиц, коэффициент вариации которого составляет $35,2\text{--}48,2\%$. Низким варьированием отличаются размеры устьиц ($CV = 6\text{--}9\%$) верхней и нижней эпидермы. Наибольшей стабильностью отличаются характеристики поперечного среза листа (толщина листа, мезофилла, верхней и нижней эпидермы, площадь пучка), коэффициент вариации составляет от $5,1$ до $15,4\%$.



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 7. Верхняя эпидерма листьев *R. algida*
[Fig. 7. Upper epidermis of *R. algida* leaves]



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 8. Нижняя эпидерма листьев *R. algida*
[Fig. 8. Lower epidermis of *R. algida* leaves]

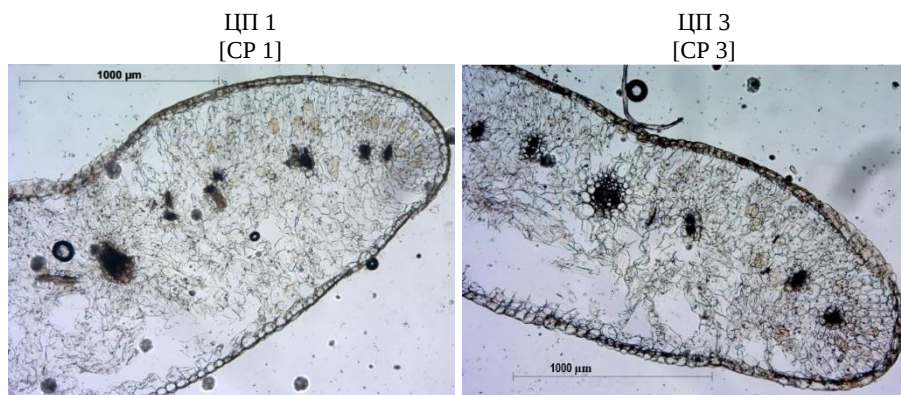
Таблица 4 [Table 4]

Анатомические характеристики листьев *R. algida* из разных популяций
[Anatomical characteristics of *R. algida* leaves from different populations]

Характеристика [Characteristic]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 3 [CP 3]
Число клеток ВЭ на 1 мм ² , шт. [Number of UE cells per 1 mm ² , pcs.]	<u>253,4±12,2</u> 24,2	<u>228,5±11,0</u> 24,0
Число устьиц ВЭ на 1 мм ² , шт. [Number of UE stomata per 1 mm ² , pcs.]	<u>36,5±3,5</u> 48,2	<u>25,6*±2,3</u> 44,2
Устьичный индекс ВЭ, % [Stomata index of UE, %]	<u>12,0±0,6</u> 26,3	<u>9,7*±0,4</u> 20,4
Длина устьиц ВЭ, мкм [Length of UE stomata, μm]	<u>35,3±0,6</u> 8,1	<u>36,9±0,6</u> 7,8
Ширина устьиц ВЭ, мкм [Width of UE stomata, μm]	<u>27,1±0,4</u> 7,5	<u>22,1*±0,3</u> 5,7
Размеры клеток ВЭ, мкм ² [Sizes of UE cells, μm ²]	<u>10170,8±340,7</u> 16,7	<u>11173,8±597,4</u> 26,7
Число клеток НЭ на 1 мм ² , шт. [Number of LE cells per 1 mm ² , pcs.]	<u>339,8±12,9</u> 19,0	<u>304,6*±11,2</u> 18,4
Число устьиц НЭ на 1 мм ² , шт. [Number of LE stomata per 1 mm ² , pcs.]	<u>51,5±4,2</u> 40,6	<u>44,5±3,1</u> 35,2
Устьичный индекс НЭ, % [Stomatal index of LE, %]	<u>12,9±0,8</u> 29,9	<u>12,3±0,7</u> 27,1
Длина устьиц НЭ, мкм [Length of LE stomata, μm]	<u>34,6±0,6</u> 8,5	<u>33,8±0,6</u> 8,3
Ширина устьиц НЭ, мкм [Width of LE stomata, μm]	<u>25,3±0,3</u> 6,1	<u>20,6*±0,3</u> 8,2
Размеры клеток НЭ, мкм ² [Sizes of LE cells, μm ²]	<u>5446,2±173,5</u> 15,9	<u>6473,8*±258,8</u> 20,0
Толщина листа, мкм [Leaf thickness, μm]	<u>1256,8±12,9</u> 5,1	<u>1101,7*±26,5</u> 12,0
Толщина ВЭ, мкм [Thickness of UE, μm]	<u>44,8±1,3</u> 14,2	<u>34,0*±1,1</u> 15,4
Толщина НЭ, мкм [Thickness of LE, μm]	<u>42,1±0,8</u> 9,8	<u>39,8±1,1</u> 13,5
Толщина мезофилла, мкм [Thickness of mesophyll, μm]	<u>1130,5±14,0</u> 6,2	<u>1072,0±31,6</u> 14,7
Площадь поперечного сечения пучка, мкм ² [Vascular bundle area, μm ²]	<u>13378,7±749,4</u> 23,1	<u>13531,2±437,4</u> 16,2

Примечание. ВЭ – верхняя эпидерма, НЭ – нижняя эпидерма, * – обозначает статистически значимые различия по t-критерию при уровне значимости $p < 0,05$. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV.

[Note. UE – upper epidermis, LE – lower epidermis, * – indicate statistically significant differences by t-test at a significance level of $p < 0.05$ Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean}].



ЦП – ценопопуляция [CP – coenopopulation]

Рис. 9. Поперечные срезы листьев *R. algida*

[Fig. 9. Transverse sections of *R. algida* leaves]

Таким образом, установлено, что листья *R. algida*, произрастающей в составе кустарничковой ивково-осоковой тундры (ЦП 1), отличаются большим числом устьиц и более мелкими клетками эпидермы, а также имеют большую толщину листа и верхней эпидермы, что характеризует растение как адаптированное к условиям с интенсивным освещением [43, 44]. Увеличение числа устьиц в условиях ЦП 1 также свидетельствует о повышенной транспирации для эффективного охлаждения поверхности при нагревании листьев прямыми солнечными лучами [45]. Листья *R. algida*, произрастающей в кустарничковой мохово-разнотравно-осоковой тундре (ЦП 3), напротив, имеют признаки адаптации к произрастанию в тени. В целом вид имеет адаптационный потенциал и может произрастать в различных по освещению условиях.

Заключение

Распространение *Rhodiola algida* на территории горно-ледникового бассейна р. Аккол тесно связано с тундровыми ценозами, развивающимися в условиях избыточного холодного увлажнения. Наибольшее обилие вида зарегистрировано по берегам рек в моховых осоково-кустарничковых и осоково-кустарничковых тундрах (ЦП 1 и ЦП 3).

Популяционно-онтогенетический анализа показал, что все изученные ценопопуляции *R. algida* нормального типа. Только одна ценопопуляция является полночленной (ЦП 3), а у остальных полностью или частично отсутствуют особи постгенеративного периода. Для ценопопуляций *R. algida* характерен преимущественно левосторонний тип онтогенетического спектра, который формируется за счет преобладания особей молодой фракции ($j-g_1$). В условиях быстрого проточного увлажнения (на берегах горных ручьев и речек) особи находятся под постоянным разрушительным воздействием водных потоков, размывающих грунт и смывающих молодые особи. В резуль-

тате формируются ценопопуляции с очень нестабильным возрастным составом в молодой части спектра и медленным накоплением особей генеративной и постгенеративной сферы.

Установлена закономерность, что чем больше облиственность генеративных побегов, тем больше накапливается сухого вещества на единицу площади листа. Несмотря на суккулентное строение листа, значения удельной поверхностной плотности листьев у *R. algida* в 3–5 раз ниже, чем у истинных суккулентов, и больше соответствуют растительности низинных и альпийских лугов, чем растительности тундр.

В природных популяциях для *R. algida* характерны высокие репродуктивные показатели (фертильность пыльцы – 96–98%, процент плодоцветения – 90–95%, коэффициент семенной продуктивности – 68–81%), что способствует успешному самоподдержанию ценопопуляций вида в природе. На участках с невысоким общим проективным покрытием растительности отмечается обильный самосев.

Вид является экологически пластичным, по результатам анатомо-морфологических исследований установлены признаки адаптации вида к условиям с различной степенью освещенности.

Список источников

1. Краснов Е.А., Саратиков А.С., Суков Ю.П. Растения семейства толстянковых. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1979. 208 с.
2. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. 292 с.
3. Пешкова Г.А. Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. С. 152–168.
4. Красная книга Республики Алтай: растения / ред. А.Г. Манеев. Горно-Алтайск : Изд-во ГАГУ, 2017. 267 с.
5. Красная книга Красноярского края / отв. ред. Н.В. Степанов. Красноярск : Изд-во СФУ, 2022. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 762 с.
6. Положий А.В., Ревякина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень – *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 85–114.
7. Красная книга Алтайского края. Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2016. Том 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 292 с.
8. Нухимовская Ю.Д., Губанов И.А., Исаева-Петросян Л.С., Пронькина Г.А. Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России // Сосудистые растения. 2003. Вып. 2. 783 с.
9. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. Т. 2. 513 с.
10. Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н., Скороходов С.Н., Березов А.А. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
11. Полевая геоботаника / ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
12. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 S.

13. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН им. В.Л. Комарова. Серия 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
14. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
15. Ценопопуляции растений : очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров. М. : Наука, 1988. 184 с.
16. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация ценопопуляций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
17. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
18. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Габитус и формы роста в организации биоморф. М. : Недра, 2002. Т. 2. 864 с.
19. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
20. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
21. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1960. Т. 2. С. 20–38.
22. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
23. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений : обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
24. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. : Наука, 1990. 204 с.
25. Семейство Crassulaceae // Сравнительная анатомия семян / ред. М.Ф. Данилова. СПб. : Мир и семья, 1996. Т. 5. С. 25–32.
26. ГОСТ 34221–2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
27. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
28. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
29. Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1980. 196 с.
30. Эзау К. Анатомия семенных растений : пер. с англ. : в 2 кн. / ред. А.Л. Тахтаджян. М. : Мир, 1980. Кн. 1. 224 с.
31. Эзау К. Анатомия семенных растений : пер. с англ. : в 2 кн. / ред. А.Л. Тахтаджян. М. : Мир, 1980. Кн. 2. 560 с.
32. Вопросы сравнительной и экологической анатомии растений // Труды Биол. НИИ СПбГУ / под ред. А.А. Паутова. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2003. Вып. 50. 220 с.
33. Паутов А.А. Морфология и анатомия вегетативных органов растений : учебник. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2012. 336 с.
34. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595.
35. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского университета. 1954. № 4. С. 65–75.
36. Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // Flora. 1972. Bd. 161, № 3. S. 225–255.
37. Аппельт Г. Введение в методы микроскопического исследования. М., 1959. 425 с.
38. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства Chenopodiaceae // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 8. С. 1021–1030.
39. Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // New Phytologist. 2009. № 182. P. 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

40. Положий А.В., Свиридова Т.П., Степанюк Г.Я. Родиола морозная – *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et Mey. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1985. С. 72–78.
41. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomedical & Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, № 2. P. 603–609.
42. Горлачева З.С. Анатомо-морфологическое строение листа разных образцов *Monarda × hybrida* hort. // Промышленная ботаника. 2010. № 10. С. 148–151.
43. Boardman N.K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants // Annual Review of Plant Physiology. 1977. Vol. 28. P. 355–377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.
44. Givnish T.J. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective // Australian Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 15. P. 63–92.
45. Акиншина Н.Г., Дусчанова Г.М., Азизов А.А., Халмурзаева А.И., Тодерич К.Н. Ксероморфные признаки листьев *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) в засушливом климате Центральной Азии // Вестник Московского университета. Биология. 2020. Т. 16 (75), № 4. С. 251–257.

References

1. Krasnov E.A., Saratikov A.S., Surov Yu.P. Rasteniya semeystva tolstyankovykh. Tomsk : Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 1979. 208 s.
2. Saratikov A.S., Krasnov E.A. Rodiola rozovaya (zolotoy koren'). Tomsk : Izdatel'stvo Tomskogo universiteta, 2004. 292 s.
3. Peshkova G.A. Semeystvo Crassulaceae – Tolstyankovye // Flora Sibiri. Novosibirsk : Nauka, 1994. T. 7. S. 152–168.
4. Krasnaya kniga Respubliki Altay: Rasteniya / red. A.G. Maneev. Gorno-Altaysk : Izd-vo GAGU, 2017. 267 s.
5. Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. T. 2: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov / otv. red. N.V. Stepanov. Krasnoyarsk : Izd-vo SFU, 2022. 762 s.
6. Polozhiy A.V., Revyakina N.V., Kim E.F., Sviridova T.P. Rodiola rozovaya, zolotoy koren' – *Rhodiola rosea* L. // Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane. Novosibirsk : Nauka, 1985. S. 85–114.
7. Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Tom 1. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. Barnaul : Izd-vo Altayskogo gos. un-ta, 2016. 292 s.
8. Nukhimovskaya Yu.D., Gubanov I.A., Isaeva-Petrosyan L.S., Pron'kina G.A. Sovremennoe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya na zapovednykh territoriyakh Rossii // Sosudistyye rasteniya. 2003. Vyp. 2. 783 s.
9. Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost' / otv. red. A.L. Budantsev. T. 2. Spb. ; M. : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2009. 513 s.
10. Timoshok E.E., Narozhnyy Yu.K., Dirks M.N., Skorokhodov S.N., Berezov A.A. Dinamika lednikov i formirovaniye rastitel'nosti na molodykh morenakh Tsentral'nogo Altaya. Tomsk : Izd-vo NTL, 2008. 208 s.
11. Polevaya geobotanika / red. E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina. M. ; L. : Nauka, 1964. T. 3. 530 s.
12. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 s.
13. Rabotnov T.A. Zhiznenny tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh // Trudy BIN im. V.L. Komarova. Seriya 3: Geobotanika. 1950. Vyp. 6. S. 7–204.
14. Uranov A.A. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biologicheskie nauki. 1975. № 2. S. 7–34.
15. Tsenopopulyatsii rasteniy: ocherki populyatsionnoy biologii / L.B. Zaugol'nova, L.A. Zhukova, A.S. Komarov. M. : Nauka, 1988. 184 s.

16. Zhivotovskiy L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya tsenopopulyatsiy // *Ekologiya*. 2001. № 1. S. 3–7.
17. Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya. Sumy : Universitetskaya kniga, 2013. 439 s.
18. Nukhimovskiy E.L. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy. Gabitus i formy rosta v organizatsii biomorf. M. : Nedra, 2002. T. 2. 864 s.
19. Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy // *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1969. T. 74, Vyp. 1. S. 119–134.
20. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody. M. : Izd-vo MGU, 2004. 312 s.
21. Rabotnov T.A. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh // *Polevaya geobotanika*. M. ; L., 1960. T. 2. S. 20–38.
22. Vaynagiyy I.V. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy // *Botanicheskiy zhurnal*. 1974. T. 59, № 6. S. 826–831.
23. Levina R.E. Reprodukativnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy. M. : Nauka, 1981. 96 s.
24. Artyushenko Z.T. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Semya. L. : Nauka, 1990. 204 s.
25. Danilova M.F. Sravnitel'naya anatomiya semyan. SPb. : Mir i sem'ya, 1996. S. 25–32.
26. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromaticeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obshchie tekhnicheskie usloviya. M. : Standartinform, 2017. 27 s.
27. Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduksii i razmnozenii in vitro. Ufa : Gilem, 2009. 116 s.
28. Lakin G.F. Biometriya: uchebnoe posobie. M. : Vysshaya shkola, 1990. 352 s.
29. Vekhov V.N., Lotova L.I., Filin V.R. Praktikum po anatomii i morfologii vysshikh rasteniy. M. : Izd-vo Moskovskogo gos. un-ta, 1980. 196 s.
30. Ezau K. Anatomiya semennykh rasteniy: v 2 knigakh: per. s angliyskogo / red. A.L. Takhtadzhyan. M. : Mir, 1980. Kniga 1. 224 s.
31. Ezau K. Anatomiya semennykh rasteniy: v 2 knigakh: per. s angliyskogo / red. A.L. Takhtadzhyan. M. : Mir, 1980. Kniga 2. 560 s.
32. Voprosy sravnitel'noy i ekologicheskoy anatomii rasteniy // *Trudy Biol. NII SpbGU* / pod red. A.A. Pautova. SPb. : Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2003. Vyp. 50. 220 s.
33. Pautov A.A. Morfologiya i anatomiya vegetativnykh organov rasteniy: uchebnik. SPb. : Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2012. 336 s.
34. Baranova M.A. Klassifikatsiya morfologicheskikh tipov ust'its // *Botanicheskiy zhurnal*. 1985. T. 70, № 12. S. 1585–1595.
35. Zakharevich S.F. K metodike opisaniya epidermisa lista // *Vestnik Leningradskogo universiteta*. 1954. № 4. S. 65–75.
36. Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // *Flora*. 1972. Bd. 161. № 3. S. 225–255.
37. Appel't G. Vvedenie v metody mikroskopicheskogo issledovaniya. M., 1959. 425 s.
38. Butnik A.A., Timchenko O.V. Stroenie epidermy list'ev vidov semeystva *Chenopodiaceae* // *Botanicheskiy zhurnal*. 1987. T. 72, № 8. S. 1021–1030.
39. Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // *New Phytologist*. 2009. № 182. PP. 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x
40. Polozhiy A.V., Sviridova T.P., Stepanyuk G.Ya. *Rodiola moroznaya* – *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et Mey. // *Biologiya rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v okhrane*. Novosibirsk : Nauka, 1985. S. 72–78.
41. Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M. Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // *Biomedical & Pharmacology Journal*. 2014. Vol. 7, № 2. PP. 603–609.
42. Gorlacheva Z.S. Anatomico-morfologicheskoe stroenie lista raznykh obraztsov *Monarda* × *hybrida hort.* // *Promyshlennaya botanika*. 2010. № 10. S. 148–151.

43. Boardman N.K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants // Annual Review of Plant Physiology. 1977. Vol. 28. P. 355–377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.
44. Givnish T.J. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective // Australian Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 15. PP. 63–92.
45. Akinshina N.G., Duschanova G.M., Azizov A.A., Khalmurzaeva A.I., Toderich K.N. Kseromorfnye priznaki list'ev Liriodendron tulipifera L. (Magnoliaceae) v zasushlivom klimate Tsentral'noy Azii // Vestnik Moskovskogo Universiteta. Biologiya. 2020. T. 16 (75), № 4. S. 251–257.

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Ямбуров Михаил Сергеевич – канд. биол. наук, директор Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Бутенкова Алина Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: das2y5@yandex.ru

Чернова Ольга Дмитриевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Катаева Татьяна Николаевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Прокопьева Елена Сергеевна – инженер-исследователь лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Мачкинис Елена Юрьевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: melena.tsk@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rereplants@list.ru

Mikhail S. Yamburov, Cand. Sci. (Biol.), Director of Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Alina N. Butenkova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: das2y5@yandex.ru

Olga D. Chernova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1775-0663>

E-mail: chernovaolg@rambler.ru

Tatjana N. Kataeva, Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Elena S. Prokopyeva, Research Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8060-8195>

E-mail: grishaeva-92@mail.ru

Elena Yu. Machkinis, Engineer, Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: melena.tsk@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 04.09.2023;
одобрена после рецензирования 20.10.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 04.09.2023;
approved after reviewing 20.10.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья

УДК 581.9

doi: 10.17223/19988591/64/5

География полыней Южной Сибири

Александр Сергеевич Ревушкин¹, Дарья Сергеевна Чигодайкина²

^{1,2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8492-9030>, alrevushkin@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-9748-5451>, dashachigodaykina@mail.ru

Аннотация. Во флоре Южной Сибири выявлено 82 вида полыней из 3 под-родов (*Artemisia* Less., *Dracunculus* Bess., *Seriphidium* (Bess.) Roy) и 7 секций. Прослеживаются изменения видового богатства и разнообразия полыней в разных секторах Южной Сибири. Наибольшее количество видов содержат горно-степная и степная поясно-зональные группы полыней, что соответствует двум направлениям генезиса горных и равнинных флор Южной Сибири. Проведённый хорологический анализ выявил преимущественно автохтонные тенденции в формировании полыней на большей части Южной Сибири, кроме западной окраины, где преобладали аллохтонные процессы. Определены географические границы Ангарского центра богатства и разнообразия полыней, включающего почти всю территорию Южной Сибири и северные районы Монголии. Показано влияние Ангарского центра на формирование видового состава полыней в различных флористических провинциях азиатской части России.

Ключевые слова: *Artemisia* L., Южная Сибирь, поясно-зональная приуроченность, анализ ареалов, эндемики, реликты

Для цитирования: Ревушкин А.С., Чигодайкина Д.С. География полыней Южной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 107–121. doi: 10.17223/19988591/64/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/5

Geography of the Wormwoods of Southern Siberia

Alexander S. Revushkin¹, Darya S. Chigodaykina²

^{1,2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Tobolsk complex scientific station Ural Branch of the RAS, Tobolsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8492-9030>, alrevushkin@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-9748-5451>, dashachigodaykina@mail.ru

Summary. The *Artemisia* L. genus (wormwood) occupies one of the leading positions in the floras of the Northern Hemisphere in terms of species richness. Species containing BAS (biologically active substances) are known among the wormwoods with medicine remedies produced on their basis. The representatives of the genus are widely distributed on the territory of Southern Siberia, where they are the main component of the vegetation. The *Artemisia* L. genus has several centres of species diversity

and richness, among which stands out the Angarsk centre, located in the south of Siberia. However, determination of its boundaries, identification of the species composition, the ratio of floristic complexes among wormwoods, and elucidation of its role in the formation of this genus in other floras were not carried out. To solve the above listed issues and due to a high prospect of wormwoods, the goal of a comprehensive geographical study of wormwoods was set in this area.

The study object was the species of the *Artemisia* L. genus of the flora of Southern Siberia. When identifying the species composition of the genus, the following sources were used: the herbarium collections of the Herbarium named after P.N. Krylov (TK), the Herbarium of the Central Siberian Botanical Garden (NSK, NS), the material collected by the authors during their routing field work, which was carried out from 2019 to 2021 in Gorny Altai, Khakassia, Tyva and Kulunda, and numerous literature sources. To determine the boundaries of the Angarsk centre and the features of the wormwoods distribution in the territory of Southern Siberia, chorological and belt/zone were analysed and the similarity degree of the wormwood species composition in the sectors of Southern Siberia and adjacent territories was established. Southern Siberia is the territory within 49-57° North and 65-120° East, stretching 850 km north to south and almost 4000 km west to east. Taking into account the features of orography and physiographic conditions, 5 longitudinal sectors were identified: West Siberian (WS), Altaian (Al), Sayano-Tuvian (ST), Transbaikalian (Tb), and Daurian (Da).

In the flora of Southern Siberia, 82 species of wormwoods from 3 subgenera (*Artemisia* Less., *Dracunculus* Bess., *Seriphidium* (Bess.) Roy) and 7 sections (*Vulgaris* Less., *Abrotanum* Bess., *Absinthium* DC., *Dracunculus* (Besser) Rydb., *Campestris* Krasch. ex Korobkov, *Sclerophyllum* Filat., *Halophyllum* Filat.) were identified. The largest number of wormwood species is observed in the ST sector (48 species), the smallest is represented in the WS sector (29 species in total), and about 40 species of the genus are found in other sectors. Of the 82 species of *Artemisia* L., 27 species have a limited geographical range and are endemic species. Their distribution is within limits of the Altai-Sayan and Transbaikalian floristic provinces with 13 species being local endemics. The distribution of species by belt/zone groups reflects their close association with mountain-steppe and steppe floristic complexes; the number of steppe and mountain-steppe species in these belt/zone groups is 35 species each. The steppe and mountain-steppe belt/zone groups (35 species each) prevail in this territory. The mountain-steppe species prevail in most of Southern Siberia, except for the western part (3 species). The steppe species are diversely represented (25 species) in the western wedge of Southern Siberia, but moving eastwards, the number of species in the steppe group decreases. The chorological analysis made it clear that wormwoods with the Asian distributional type prevail in the territory of Southern Siberia. More than two thirds of the wormwood species in Southern Siberia are within limits of Asia according to their distribution, almost half of them are South Siberian species. Asian species of wormwoods are found in small numbers in the WS sector and are richly represented in other sectors of Southern Siberia. This predominantly testifies to allochthonous trends in the development of the plain floras of Western Siberia and strongly-pronounced processes of autochthonous development of the mountain floras of Southern Siberia. When establishing the similarity degree of the species composition in the sectors of Southern Siberia, it was shown that the highest degree is in the Tb and Da sectors (0.71) and the lowest is in the WS sector. The carried-out assessment of the impact of Southern Siberia on the species composition of wormwoods in the floristic provinces of Asian Russia made it clear that this territory had a great influence on the formation of the species composition of wormwoods in the Tunguska-Lena, West Siberian, and Amur provinces; the influence of Southern Siberia is least manifested in the Okhotsk and Northeastern provinces.

Thus, the comprehensive geographical analysis of the wormwoods of Southern Siberia made it possible to clarify the boundaries of the Angarsk centre of wormwood

richness and diversity, which covers almost the entire territory of Southern Siberia and Northern Mongolia with the exception of the West Siberian sector, and establish the number of species growing on the territory of Southern Siberia

The article contains 3 Figures, 1 Table and 30 References.

Keywords: *Artemisia* L., Southern Siberia, belt/zonal distribution, area analysis, endemics, relicts

For citation: Revushkin AS, Chigodaykina DS. Geography of the wormwoods of Southern Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:107-121. doi: 10.17223/19988591/64/5

Введение

Изучение географии родовых таксонов предусматривает анализ приуроченности видов, входящих в этот таксон, к элементам поясно-зонального деления растительного покрова, распределения видов по секторальным выделениям территории и хорионам флористического районирования, анализ общего распространения видов с выделением хорологических групп. Комплексный анализ географии родовых таксонов имеет большое значение для познания их происхождения и эволюции, определения их роли в процессе флорогенеза и уточнения схемы флористического районирования. Результаты изучения географии родовых таксонов необходимы для определения путей рационального использования видов, выявления ресурсной базы полезных растений и поиска новых перспективных для применения человеком видов.

Род *Artemisia* L. – Полынь входит в десятку наиболее богатых видами родов флор Северного полушария [1– 5]. Различные виды полыней играют важную роль в формировании растительности степных, горно-степных, нагорно-ксерофильных и полупустынных ландшафтов. Среди полыней известны виды, используемые для приготовления эффективных лекарств и БАДов, парфюмерно-косметических средств, применения в пищу человеком и корма для животных. Фитохимическое изучение даже небольшого числа полыней показало перспективы открытия новых источников биологически активных веществ среди полыней [6–9].

В 1958 г. известный монограф рода И.М. Крашенинников обозначил несколько центров видового разнообразия и богатства полыней, среди которых особенно выделяется Ангарский центр, расположенный на юге Сибири [10]. В последующем эти идеи поддерживали многие ботаники, но определение границ Ангарского центра, выявление видового состава и соотношение флористических комплексов среди полыней, а также выяснение его роли в формировании этого рода в других флорах не проводились. Для решения этих вопросов поставлена цель комплексного изучения географических особенностей полыней Южной Сибири.

Материал и методы

Для выявления видового состава рода использовались материалы, собранные авторами во время маршрутных полевых работ, которые проводи-

лись с 2019 по 2021 г. в Горном Алтае, Хакасии, Тыве и Кулунде, гербарные коллекции Гербария им. П.Н. Крылова (ТК), Гербария Центрального Сибирского ботанического сада (NSK, NS) и многочисленные литературные данные [11–18]. В объёме видов авторы придерживаются монотипической концепции. Сторонники политипической концепции видов не всегда последовательны в этом. И.М. Красноборов, обработавший род *Artemisia* во «Флоре Сибири», выделил четыре подвида из родства *A. obtusiloba* Ledeb. (*A. obtusiloba* Ledeb. subsp. *Obtusiloba*, *A. obtusiloba* Ledeb. subsp. *altaiensis* (Krasch.) Krasnob., *A. obtusiloba* Ledeb. subsp. *martjanovii* (Krasch. ex Poljak.) Krasnob., *A. obtusiloba* Ledeb. subsp. *subviscosa* (Turcz. ex Bess.) Krasnob.), но в «Красной книге в Хакасии» [19] возвращает им статус видов. В.П. Амелченко тоже рассматривала полыни родства *A. obtusiloba*, в этом вопросе она придерживается монотипической концепции и относит данные полыни к видам, а не к подвидам. Исследовав морфологические признаки, ареал произрастания, экологическую приуроченность, она пришла к выводу, что полыни родства *A. obtusiloba* – это результат дифференциации одного вида, но каждый из данных видов имеет свой четкий ареал [20]. В литературе нет конкретного представления о подвидах, не определены критерии таксонов подвидового ранга. Поэтому авторы считают возможным отказаться от подвидовых таксонов и признавать их в качестве самостоятельных видов, если они имеют хорошо выраженный ареал и занимают определённую экологическую нишу.

Поясно-зональная приуроченность видов определялась в полевых условиях и на основе сведений в литературе. Характер общего ареала видов полыни определялся из флористических сводок и определителей растений по Сибири, Центральной Азии, Казахстану, Монголии, европейской части России и Западной Европы [2, 3, 14, 16, 21–25].

Для выявления групп видов использовались традиционные методы флористического анализа с учетом особенностей видового состава полыней в Южной Сибири. При выделении хорологических групп особое внимание обращали на регионы, игравшие важную роль в происхождении, эволюции и распространении полыней (Казахстан, Центральная Азия, юг Западной Сибири, Предуралье, Поволжье).

Под Южной Сибирью понимается территория в пределах 49–57° с.ш. и 65–120° в.д., протянувшаяся на 850 км с севера на юг и почти на 4 000 км с запада на восток. В зональном отношении она охватывает южную тайгу, подтайгу, степную зону. С учетом особенностей орографии и физико-географических условий выделено 5 долготных секторов: западносибирский (ЗС), алтайский (Ал), саяно-тувинский (СТ), забайкальский (Зб), даурский (Да) (рис. 1). Только в западносибирском секторе рельеф носит равнинный характер, в остальных секторах он представляет сочетание высоких горных хребтов с межгорными котловинами. В соответствии со схемой флористического районирования А.Л. Тахтаджяна [26], в Южную Сибирь входят южная часть Западно-Сибирской провинции, Алтай-Саянская и Забайкальская провинции.

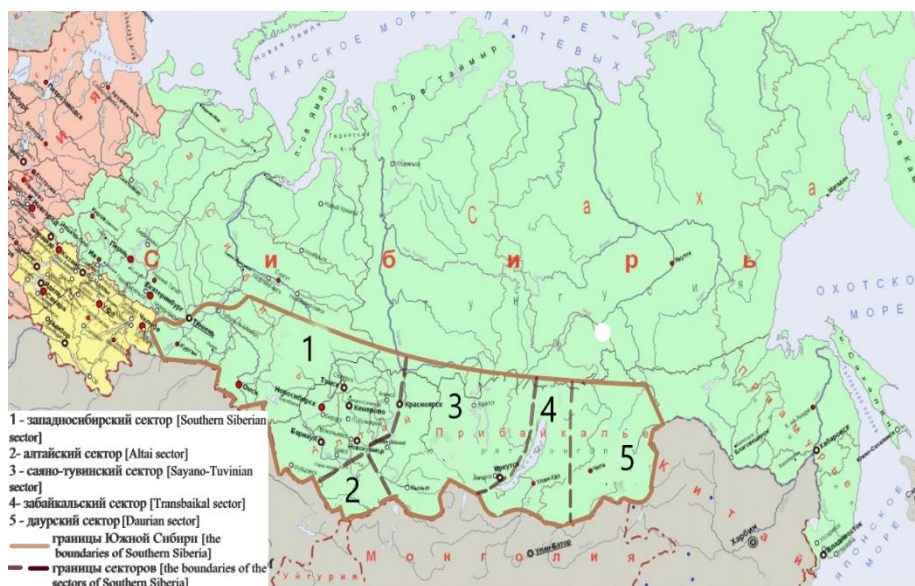


Рис. 1. Карта-схема секторального деления Южной Сибири
 [Fig. 1. Scheme map of the sectoral division of Southern Siberia]

Результаты и обсуждения

Во флоре Южной Сибири выявлено 82 вида полыней из 3 подродов (*Artemisia*, *Dracunculus*, *Seriphidium*) и 7 секций (*Vulgaris* Less., *Abrotanum* Bess., *Absinthium* DC., *Dracunculus* (Besser) Rydb., *Campestris* Krasch. ex Korobkov, *Sclerophyllum* Filat., *Halophyllum* Filat.), что составляет 91,6% от общего числа видов полыней флоры Сибири. Наибольшее богатство и разнообразие полыней наблюдаются в секторе СТ (48 видов), наименьшее число видов представлено в ЗС (29 видов), в остальных секторах встречается около 40 видов полыней. Наиболее богатый видами подрод *Artemisia* (53 вида) в секторе ЗС представлен бедно (14 видов), в остальных секторах число видов меняется от 26 до 36. Подрод *Dracunculus* в разных секторах содержит от 6 (ЗС) до 13 (ЗС) видов. Подрод *Seriphidium* представлен 11 видами. Наибольшее число видов этого подрода встречается в секторе ЗС (11 видов), восточнее их становится меньше (1–2 вида).

Наиболее богата видами секция *Absinthium* (25 видов), наименее – *Sclerophyllum* (1 вид). По характеру изменения разнообразия полыней в широтном направлении можно выделить секции, в которых число видов увеличивается с запада на восток (*Vulgaris*, *Absinthium*, *Dracunculus*, *Campestris*), секции, в которых число видов уменьшается в восточном направлении (*Sclerophyllum*, *Halophyllum*), и секции, у которых изменения богатства в широтном направлении не наблюдается (*Abrotanum*).

Таким образом, во флоре Южной Сибири род представлен богато и разнообразно за счет полыней из секций *Abrotanum* и *Absinthium*. Сектор ЗС

содержит наименьшее число видов (34,14% от общего числа), сектор СТ – наибольшее (61,97%), а в остальных секторах полыни встречаются в объеме от 40 до 50% от общего числа видов.

Изучение эколого-географических групп полыней показывает, что во всех секторах Южной Сибири встречаются виды лесных, степных, горно-лесных, горно-степных групп. В секторе ЗС встречаются лесные (2 вида), горно-степные виды полыней (3 вида) и степные виды (25 видов). В секторах Ал, Зб, Да преобладают виды полыней горно-степной группы (Ал – 18 видов, Зб и Да – по 17 видов). В секторе СТ полыни степных и горно-степных групп представлены равным числом видов (степные – 21 вид, горно-степные – 22 вида) (рис. 2)

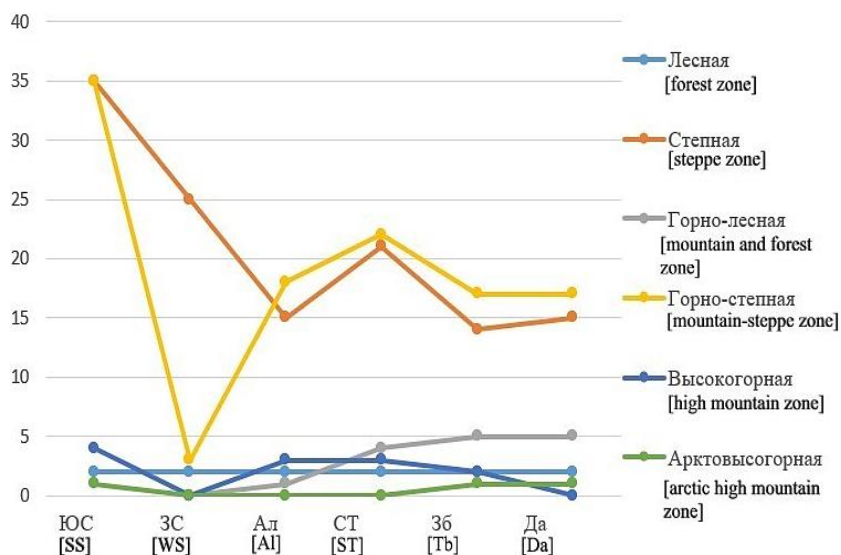


Рис. 2. Соотношение полыней разных поясно-зональных групп в долготных секторах Южной Сибири: ЗС – западносибирский сектор; Ал – алтайский сектор; СТ – саяно-тувинский сектор; Зб – забайкальский сектор; Да – даурский сектор; ЮС – Южная Сибирь

[Fig. 2. The ratio of wormwoods of different belt-zonal groups in the longitudinal sectors of Southern Siberia. On the a (X-axis) - sectors of Southern Siberia -, on the b (Y-axis) - number of species: SS - Southern Siberian; WS - Western Siberia; Al - Altai; ST - Sayano-Tuva; Tb - Transbaikal; Da - Dauria]

Распределение видов по поясно-зональным группам отражает их тесную связь с горно-степными и степными флористическими комплексами. В каждой из них насчитывается по 35 видов полыней. В секторах Южной Сибири соотношение их различно. Степные виды наиболее богато и разнообразно представлены в секторе ЗС, по мере продвижения на восток число степных видов уменьшается до 14–15 видов. Горно-степных видов в ЗС секторе всего 3 вида, значительно больше их в секторах с горными хребтами и межгорными котловинами (до 17–22 видов). Происхождение и эволюция полыней осуществлялись на территории со степным ландшафтом, на юге Западносибирской и Восточноевропейской равнины (степные виды) и в горах Южной

Сибири (горно-степные виды). Полыни не характерны для территории с лесной растительностью (5 горно-лесных и 2 лесных вида). Высокогорная группа полыней содержит всего 4 вида, но в высокогорных флорах полыни представлены достаточно богато и разнообразно. В высокогорной флоре Алтая насчитывается 18 видов полыней. Объясняется это тем, что в горах Южной Сибири в районах с семиаридным климатом лесная растительность сокращает своё распространение, предоставляя возможность подниматься вверх горно-степным видам и формировать особый высокогорно-степной ландшафт.

Анализ ареалов видов по их размерам и географической приуроченности позволил выделить хорологические группы видов с наиболее сходными ареалами. Для их классификации использовался иерархический принцип. Выделено 4 типа ареалов, включающих 7 подтипов (таблица).

Соотношение хорологических групп полыней во флоре Южной Сибири и флорах долготных секторов
[The ratio of chorological groups of wormwoods in the flora of South Siberia and in the floras of longitudinal sectors]

Типы ареалов [Types of areas]	Подтипы ареалов [Subtypes of areas]	Число видов в секторах [Number of species in sectors]					
		ЮС [SS]	ЗС [WS]	Ал [Al]	СТ [ST]	Зб [Tb]	Да [Da]
Голарктический [Holarctic]		3	2	3	3	3	1
Европейско-азиатский [Euro-Asian]	Евразийский [Eurasian]	9	8	4	5	3	3
	Восточноевропейско-азиатский [East European-Asian]	11	9	7	9	6	5
Североамерикано-азиатский [North American-Asian]		3	1	2	2	3	3
Азиатский [Asian]		56	9	22	29	29	27
	Южносибирско-восточноазиатский [South Siberian-East Asian]	9	1	2	3	8	8
	Южносибирско-центральноазиатский [South Siberian-Central Asian]	6	–	5	5	2	1
	Южносибирско-казахстанский [South Siberian-Kazakhstan]	8	7	2	2	1	1
	Монголо-южносибирский [Mongolian-South Siberian]	13	–	9	11	6	5
	Южносибирский [South Siberian]	20	1	4	8	12	12
	Итого [Total]	82	29	38	48	44	39

Примечание. ЮС – Южная Сибирь; ЗС – западносибирский сектор; Ал – алтайский сектор; СТ – саяно-тувинский сектор; Зб – забайкальский сектор; Да – даурский сектор.
 [Note. SS - Southern Siberia; WS - West Siberia; Al - Altai; ST - Sayano-Tuva; Tb - Transbaikai; Da - Dauria].

Четверть от общего числа полыней Южной Сибири встречается в Европе и Азии (20 видов), из них только 9 общих с Западной Европой и 20 видов, общих с Восточной Европой. Большая часть их встречается в секторе ЗС, восточнее их доля уменьшается в 2 раза за счёт сокращения числа видов с широким евразийским ареалом. Это преимущественно равнинные степные виды, формирование которых, вероятно, происходило в позднем плейстоцене на свободных от лесной растительности равнинных территориях на юге Восточной Европы и Западной Сибири. Более двух третей видов полыней Южной Сибири в своём распространении не выходят за пределы Азии, почти половину их составляют южносибирские виды. Азиатские виды полыней незначительно присутствуют в секторе ЗС и богато представлены на остальной территории Южной Сибири. Это свидетельствует о преимущественно аллохтонных тенденциях в развитии равнинных флор Западной Сибири и ярко выраженных процессах автохтонного развития горных флор Южной Сибири. Влияние флоры Восточной Азии, где находится китайско-японский центр видового разнообразия полыней, проявляется только в самых восточных секторах Южной Сибири (Зб, Да). Влияние центральноазиатского центра разнообразия полыней в Южной Сибири, вопреки сложившимся представлениям, проявляется очень слабо. Это можно объяснить тем, что центральноазиатские полыни являются узкоспециализированными к суровым аридным, пустынным ландшафтам Центральной Азии.

Флора северных и центральных районов Казахстана оказала влияние на видовой состав полыней Южной Сибири. Из 58 видов и подвидов полыней Казахского мелкосопочника, по данным А.Н. Куприянова [22], 26 видов общие с Южной Сибирью, 16 видов являются эндемичными и субэндемичными видами. Своеобразие полыней Казахского мелкосопочника позволяет рассматривать данную территорию в качестве еще одного центра видового разнообразия и богатства полыней, в рамках которого идут современные процессы дифференциации полыней и образования неэндемиков.

Полыни во флоре Монголии представлены 104 видами, преимущественно общими с Южной Сибирью (70%). В основном они встречаются в северных районах Монголии, пограничных с Южной Сибирью (по 40–50 видов). В южных районах Монголии встречается не более 20–25 видов полыней, поэтому территорию Северной Монголии можно рассматривать в составе Ангарского центра разнообразия и видового богатства полыней.

Из 82 видов полыней 27 видов имеют ограниченные ареалы и являются эндемичными видами. Распространение их не выходит за пределы Алтае-Саянской и Забайкальской флористических провинций. 7 видов заходят в пограничные с Южной Сибирью районы Алданского нагорья. 12 видов являются локальными эндемиками. Эндемичные виды входят в состав 5 секций (*Vulgaris*, *Abrotanum*, *Absinthium*, *Campestris*, *Halophillum*), но наиболее богаты ими секции *Absinthium* (12 видов) и *Campestris* (8 видов). В остальных секциях число эндемичных видов колеблется от 1 до 4.

Почти все эндемичные виды имеют недавнее происхождение и могут считаться неэндемиками. Часть из них представляет собой молодые

географические расы (*A. martjanovii* Krasch. ex Poljak., *A. altaiensis* Krasch., *A. subviscosa* Turcz. ex Bess.), другие связаны с освоением специфических местообитаний (*A. lithophilla* Turcz., *A. argyrophilla* Ledeb., *A. elenae* Kupr.). Распределение эндемичных видов по секторам показывает, что наибольшее своеобразие полыней отличается в секторах СТ (19 видов), Зб (17 видов) и Да (14 видов). В Горном Алтае, флора которого отличается высоким уровнем эндемизма, эндемичных видов полыней всего 8 видов. Можно предполагать, что в пределах Ангарского центра видового разнообразия полыней именно Прибайкалье и Забайкалье являются районами интенсивного видообразования полыней. В Даурии, где эндемиков тоже много, встречается лишь один вид, свойственный этому сектору Южной Сибири, остальные виды полыней имеют забайкальское происхождение. Некоторые виды полыней внесены в региональные Красные книги (*A. lithophilla* Turcz., *A. martjanovii*, *A. remotiloba* Krasch. ex Poljak., *A. czezanovskiana* Trautv.) [27–29].

Среди полыней Южной Сибири встречаются виды, которые можно рассматривать в качестве реликтов. *Artemisia xerophytica* Krasch. встречается только в Эрзинском районе Тувы на песчаных барханах, включен И.М. Красноборовым в Красную книгу Республики Тыва [28]. Во второе издание Красной книги данный вид также включен и имеет статус редкого вида на северной границе ареала, для которого характерно произрастание в пустынях Центральной Азии. *Artemisia rutifolia* Steph. ex Spreng. также в Южной Сибири имеет самые северные местонахождения. Встречается на юге Горного Алтая, в юго-западной части Тувы и на юге Бурятии. Ареал вида в Сибири дизъюнктивный, местообитания приурочены к крутым горно-степным, каменистым склонам. По мнению Н.С. Филатовой, эти виды – типичные петрофиты, участвующие в пустынно-степных сообществах, во всех районах Центральной Азии [21]. Можно предполагать, что виды сохранились в Южной Сибири со времени, когда пустынно-степные ландшафты здесь имели более широкое распространение. Водораздел между Сибирью и Центральной Азией проходил севернее. Последующее образование широтно протянувшихся хребтов изолировало пустынно-степные территории от Центральной Азии, и эти два вида стали реликтами. В Горном Алтае в окрестностях посёлка Чеган-Узун распространены типичные сообщества с доминированием *A. rutifolia*, которые можно рассматривать в качестве рифугиума нагорно-ксерофильной растительности.

Для оценки сходства видового состава полыней различных секторов Южной Сибири подсчитаны коэффициенты сходства Жаккара. Самый высокий уровень сходства видового состава полыней у секторов Зб и Да (0,71). Меньшее сходство наблюдается между секторами Ал и СТ (0,63). Вместе с тем секторы Ал, СТ, Зб и Да проявляют сходство между собой на уровне 0,46 и объединены в общий кластер. Самый низкий уровень видового сходства полыней с другими секторами у сектора ЗС (0,30) (рис. 3).

Секторы Ал, СТ, Зб и Да входят в Ангарский центр видообразования полыней и имеют похожие природные условия, сходную систему в виде горных хребтов и котловин. Сектор ЗС занимает обособленное положение, это

связано с его природными условиями. Так как сектор ЗС отличается равнинной территорией, что закономерно при общем горно-степном характере исследуемых секторов, очевидно, что он не входит в Ангарский центр видового богатства и разнообразия полыней.

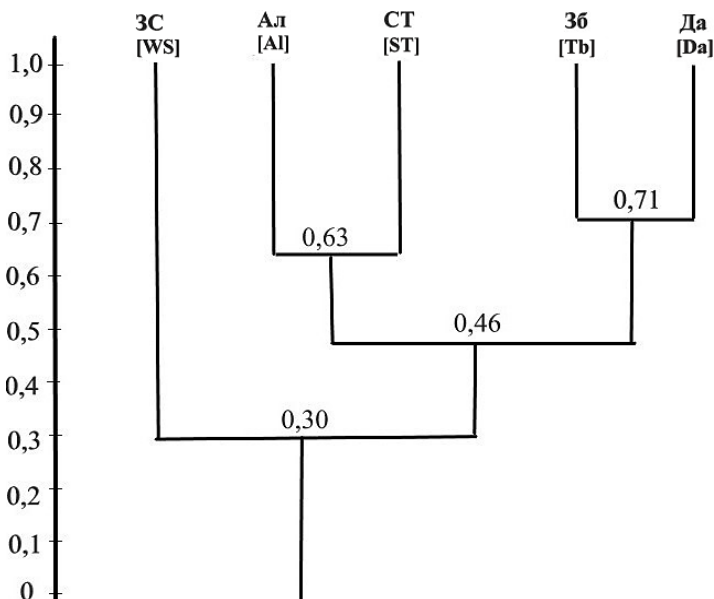


Рис. 3. Дендрограмма видового сходства полыней секторов Южной Сибири (на основании коэффициента Жаккара и метода одиночного присоединения (метод ближнего соседа): ЗС – западносибирский сектор; Ал – алтайский сектор; СТ – саяно-тувинский сектор; Зб – забайкальский сектор; Да – даурский сектор; ЮС – Южная Сибирь [Fig. 3. Dendrogram of the species similarity of wormwoods in the sectors of Southern Siberia: SS - Southern Siberia; WS - West Siberia; Al - Altai; ST - Sayano-Tuva; Tb - Transbaikalia; Da - Dauria]

Для оценки влияния Ангарского центра на видовой состав полыней флористических провинций Азиатской России подсчитано общее число видов и определены меры включения [30]. Южная Сибирь отличается от флористических провинций Азиатской России наибольшим разнообразием и богатством полыней. Немного беднее Маньчжурская (66 видов), Амурская (56 видов), Сахалинская (57 видов) провинции. Средний уровень богатства полыней в Западно-Сибирской провинции – 33 вида. В Тунгусо-Ленской и Камчатской провинциях по 32 вида, остальные флористические провинции содержат от 14 (Чукотская провинция) до 24 (Охотская провинция) видов. Наибольшее количество общих видов полыней с Южной Сибирью находится в Западносибирской провинции (90%), Тунгусо-Ленской (96%), Амурской (90%). При снижении порогового уровня до 70% проявляется сходство с Охотской провинцией и при 60% – с Северо-Восточной провинцией. Все дальневосточные флоры имеют слабое сходство видового состава полыней, это объясняется тем, что на них сказывалось сильное влияние китайско-японского центра происхождения полыней.

Комплексный географический анализ полыней Южной Сибири позволяет уточнить границы Ангарского центра богатства и разнообразия полыней. Западная и северная границы определяются орографически и включают все горные системы Южной Сибири. На северо-востоке региона границы Ангарского центра выражены не так явно, поскольку горы Южной Сибири постепенно переходят в горные системы Северо-Восточной Азии. Южная граница центра проходит по территории Монголии, отделяя самые южные районы, непосредственно связанные с Центральной Азией. Восточная граница представляет собой плавный переход в зону влияния японско-китайского центра богатства и разнообразия полыней.

Выводы

1. В Южной Сибири насчитывается 82 вида полыней из 3 подродов и 7 секций, видовое богатство полыней возрастает с запада на восток почти в 2 раза.

2. На данной территории преобладают степные и горно-степные поясно-зональные группы (по 35 видов). На большей части Южной Сибири преобладают горно-степные виды, кроме западной части (3 вида). На западной окраине Южной Сибири разнообразно представлены степные виды (25 видов), по мере продвижения на восток число видов, входящих в степную группу, сокращается почти в 2 раза.

3. Большая часть видов полыней Южной Сибири имеет азиатский ареал. Влияние Восточной Европы проявляется только на западе Южной Сибири, и очень слабо. Среди азиатских видов преобладают южносибирские и монголо-южносибирские, значительно участие эндемиков Алтае-Саянской провинции. На большей части данной территории в формировании полыней преобладают автохтонные тенденции, а на западе – аллохтонные.

4. Ангарский центр богатства и видового разнообразия полыней охватывает почти всю территорию Южной Сибири, за исключением западносибирского сектора, и северные районы Монголии.

5. Южная Сибирь оказала большое влияние на формирование видового состава полыней во флорах различных провинций Азиатской России, прежде всего Тунгусско-Ленской, Западносибирской, Амурской, менее всего влияние Южной Сибири проявляется в Охотской и Северо-Восточной провинциях.

Список источников

1. Malik S., Viales D., Hayat M., Korobkov A. Phylogeny and biogeography of *Artemisia* subgenus *Seriphidiu* (Asteraceae: Anthemideae) // Taxon. 2017. Vol. 66, № 4. P. 934–952. doi: 10.12705/664.8
2. Tutin Th.G. Flora Europea. 1976. Vol. 4. P. 179–186.
3. Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. Ulanbator : Admon Printing Press, 2014. 334 p.
4. Lin Y., Humphries C.J., Gilbert M.G. *Artemisia* L. // Flora of China. FOC. Vol. 20. P. 638–739.

5. Theodore Dr., Barkley M. Genus *Artemisia* L. // Flora of North America. 2006. Vol. 19. P. 20–21.
6. Хараим Н.Н. Пряноароматические растения рода *Artemisia* L. // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. 2007. Т. 20, № 4. С. 109–114.
7. Березовская Т.П., Амельчанко В.П., Красноборов И.М., Серых Е.А. Полыни Сибири: систематика, экология, химия, хемосистематика, перспективы использования. Новосибирск : Наука, 1991. 125 с.
8. Bailén M., Julio L.F., Diaz C.E., Sanz J., Martínez-Díaz R.A., Cabrera R., Burillo J., Gonzalez-Coloma A. Chemical composition and biological effects of essential oils from *Artemisia absinthium* L. cultivated under different environmental conditions // Ind Crop Prod. 2013. P. 102–107.
9. Bisht D., Kumar D., Dua K., Chellappan D. Phytochemistry and pharmacological activity of the genus *Artemisia* L. // Archives of Pharmacal Research. 2021. Vol. 44 (5). P. 439–474 p. doi: 10.1007/s12272-021-01328-4
10. Крашенинников И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых Евроазиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. М. ; Л., 1946. Т. 2: Материалы по истории флоры и растительности СССР. 109 с.
11. Красноборов И.М. *Artemisia* L. – Полынь // Флора Сибири / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 13. С. 90–141.
12. Поляков П.П. Род *Artemisia* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1961. Т. 26. С. 562–631.
13. Куприянов А.Н. Новые виды полыни (*Artemisia* subgen. *Artemisia*, Asteraceae) из Центрального Казахстана // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 7. С. 82–84.
14. Филатова Н.С. Полыни СССР (*Artemisia* L., Asteraceae) из подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm // Новости систематики высших растений. Л. : Наука, 1984. Вып. 21. С. 155–185.
15. Крашенинников И.М. *Artemisia* L. Полынь // Флора Западной Сибири / гл. ред. П.Н. Крылов. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1949. Вып. 11. С. 2760–2822.
16. Мунгалов Е.А. Конспект видов полыни из подрода *Seriphidium* Алтайского края и Республики Алтай // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2001. Вып. 7. С. 75–79.
17. Зуев В.В. *Artemisia* L. – Полынь // Конспект флоры Сибири / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2005. С. 211–215.
18. Зуев В.В. *Artemisia* L. – Полынь // Конспект флоры Азиатской России / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Изд-во Сиб. отд-ния Акад. наук (СО РАН), 2012. С. 315–316.
19. Красноборов И.М. *Artemisia martjanovii* Krasch. – полынь Мартянова // Красная книга Хакасии / гл. ред. Е.С. Анкипович. Новосибирск : Наука, 2012. С. 157.
20. Амельченко В.П. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово : Ирбис, 2006. 237 с.
21. Филатова Н.С. Растения Центральной Азии. СПб., 2003. Вып. 14а. 155 с.
22. Куприянов А.Н. Конспект флоры Казахского мелкосопочника. Новосибирск : Гео, 2020. С. 197–206.
23. Абдуллина С.А. Список сосудистых растений Казахстана / под ред. Р.В. Камелина. Алматы, 1999. 187 с.
24. Леонова Т.Г. Род *Artemisia* L. // Флора европейской части СССР / под ред. Н.Н. Цвелёва. Новосибирск, 1994. С. 150–174.
25. Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 318 с.
26. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л. : Наука, 1978. 248 с.
27. Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой растения / О.В. Александрова, О.К. Батюта, Д.Д. Белкин и др. / ред. кол.: М.М. Силантьева, А.И. Шмаков, Е.А. Давыдов, Н.В. Овчарова. Барнаул, 2016. Т. 1. 262 с.
28. Красная книга Республики Тыва: растения / И.М. Красноборов, Д.Н. Шауло, В.М. Ханминчун и др. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1999. 150 с.

29. Красная книга Красноярского края / Н.В. Степанов, Е.Б. Андреев, Е.М. Антипова и др. / под ред. С.О. Ондар, Д.Н. Шауло. Красноярск, 2012. С. 57–61.
30. Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 2. С. 1706–1718.

References

1. Malik S, Vitales D, Hayat M, Korobkov A. Phylogeny and biogeography of *Artemisia* subgenus *Seriphidium* (Asteraceae: Anthemideae) *Taxon*. 2017. 66 (4):934-952. doi/abs/10.12705/664.8
2. Tutin ThG. *Artemisia* L. In: *Flora Europea*. 1976. Vol. 4. pp. 179-186.
3. Urgamal M, Ountseseg B, Nuambar D, Dulamansuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. Admon Printing press Publ. Ulanbator, 2014. 334 p. <https://www.researchgate.net/publication/271198561> (accessed: 20.09.2014).
4. Lin Y., Humphries C.J., Gilbert M.G. *Artemisia* L. In: *Flora of China*. FOC. Vol 20. pp. 638-739. *FloraData/002/Vol2021/FOC20-21-Artemisia.pdf* (accessed: 12.11.2011).
5. Theodore Dr, Barkley M. Genus *Artemisia* L. In: *Flora of Noth America*. 2006. Vol. 19. pp. 20-21. http://www.efloras.org/browse.aspx?flora_id=1&name_str=Artemisia&btnSearch=Search (accessed: 06.10.2006).
6. Kharaim NN. Pryanoaromaticheskie rasteniya roda *Artemisia* L. [Spicy aromatic plants of the genus *Artemisia* L.] *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo*. 2007. Vol. 20. № 4. pp. 109-114. In Russian.
7. Berezovskaya TP, Amel'chanko VP, Krasnoborov IM, Serykh EA. Polyni Sibiri: sistematika, ekologiya, khimiya, khemosistematika, perspektivy ispol'zovaniya [Wormwood of Siberia: taxonomy, ecology, chemistry, chemosystematics, prospects for use]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1991. 125 p. In Russian.
8. Bailén M, Julio LF, Diaz C, Sanz J, Martínez-Díaz R, Cabrera R, Burillo J, Gonzalez-Coloma A. Chemical composition and biological effects of essential oils from *Artemisia absinthium* L. cultivated under different environmental conditions. *Ind Crop Prod*. 2013. pp. 102-107.
9. Bisht D, Kumar D, Dua K, Chellappan D. Phytochemistry and pharmacological activity of the genus *Artemisia*. *Archives of Pharmacol Research*. 2021;44(5):439-474. doi: 10.1007/s12272-021-01328-4
10. Krashenininnikov IM. Opyt filogeneticheskogo analiza nekotorykh Evroaziatskikh grup roda *Artemisia* L. v svyazi s osobennostyami paleogeografii Evrazii. [Experience of phylogenetic analysis of some Eurasian groups of the genus *Artemisia* L. in connection with the peculiarities of the paleogeography of Eurasia.] Moscow. 1946. Vol. 2. 109 p. In Russian.
11. Krasnoborov IM. *Artemisia* L. [*Artemisia* L.] In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1997. Vol. 13. pp. 90-141. In Russian.
12. Polyakov PP. Rod *Artemisia* L. [*Artemisia* L.]. In: *Flora SSSR* [Flora of USSR]. Shishkin BK and Bobrov EG, editors. Moscow: AS USSR Publ.; 1961. Vol. 26. pp. 562-631. In Russian.
13. Kupriyanov AN. Novye vidy polyni (*Artemisia* subgen., Asteraceae) iz Tsentral'nogo Kazakhstana [The new species of wormwood (*Artemisia* subgen Asteraseae) from Central Kazakhstan]. *Botanicheskii zhurnal - Botanical journal*. 1995;80(7):82-84. In Russian.
14. Filatova NS. Polyni SSSR (*Artemisia* L., Asteraceae) iz podroda *Seriphidium* (Bess.) Peterm. [*Artemisia* of the USSR (*Artemisia* L., Asteraceae) from the subgenus *Seriphidium* (Bess.) Peterm.]. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenii*. 1984;21:155-185. In Russian.
15. Krashenininnikov IM. *Artemisia* L. - Polyn' [*Artemisia* L. Wormwood]. In: *Flora Zapadnoy Sibiri* [Flora of Western Siberia]. Krylov PN, editor. Tomsk: TGU Press Publ.; 1949. Iss. 11. pp. 2760-2822. In Russian.
16. Mungalov EA. Konspekt vidov polyni iz podroda *Seriphidium* Altayskogo kraia i Respubliki Altay [Synopsis of species of wormwood from the subgenus *Seriphidium* of the Altai

- Territory and the Republic of Altai] *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. Barnaul: Irbis Publ.; 2001. Iss. 7. pp. 75-79. In Russian.
17. Zhev VV. *Artemisia* L. - Polyn' [*Artemisia* L. Wormwood]. In: *Konspekt Flory Sibiri* [Synopsis of the Flora of Siberia]. redactor principalis Baicov KS. Novosibirsk: Nauka Publ.; 2005. pp. 211-215 In Russian.
 18. Zhev VV. *Artemisia* L. - Polyn' [*Artemisia* L. Wormwood]. In: *Konspekt Flory Aziatskoy Rossii* [Synopsis of the Flora of Rossiae Asiaticae] redactor principalis Baicov KS. Novosibirsk: House of the Siberian branch of Sciences Publ.; 2012. pp. 315-316. In Russian.
 19. Krasnoborov IM. *Artemisia martjanovii* Krasch. - polyn' Mart'yanova [*Artemisia martjanovii* – wormwood by Mart'yanov] In: *Krasnaya kniga Khakasii* [Red Book of Khakassia] Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka Publ.; 2012. 157 p. In Russian.
 20. Amel'chenko VP. Biosistematika polyney Sibiri [Biosystematics wormwoods of Siberia]. Kemerovo: Irbis Publ.; 2006. 237 p. In Russian.
 21. Filatova NS. Subgenus *Seriphidium* (Bess.) Peterm. *Plants of Central Asian*. Enfield: Scienes Publishers; 2007. Iss. 14a. pp.136-152.
 22. Kupriyanov AN. Konspekt flory Kazakhskogo melkosopochnika [Synopsis of the flora of Kazakh Upland]. Novosibirsk: Academic Publishing House «Geo». 2020. pp. 197-206. doi: 10.21782/b978-5-6043021-8-7
 23. Abdullina SA. Spisok sosudistyykh rasteniy Kazakhstana. [Checklist of the vascular plants of Kazakhstan]. Kamelin RV, editor. Almaty. 1998. 187 p. In Russian.
 24. Leonova TG. rod *Artemisia* L. [genus *Artemisia* L.] In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR*. [Flora of the European part of the USSR]. Tsveleva NN, editor. Novosibirsk. 1994. pp. 150-174 In Russian.
 25. Revushkin AS. Vysokogornaya flora Altaya [Alpine flora of Altai] Tomsk: Tomsk University Publ.; 1988. 318 p. In Russian.
 26. Takhtadzhyan AL. Floristicheskie oblasti Zemli. [Floristic regions of the Earth]. Nauka Publ.; 1978. 248 p. In Russian.
 27. Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy rasteniya [Red Book of the Altai Territory. Rare and endangered plants.] Shmakov AI, Silant'eva MM, editors. Barnaul. 2016. Vol.1. 262 p. In Russian.
 28. Krasnaya kniga Respubliki Tyva [Red Book of the Republic of Tuva]. Ondar SO, Shaylo DN, editors. Kyzyl. 2019. Vol. 2. p. 396. In Russian.
 29. Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya [Red Book of the Krasnoyarsk Territory]. Ondar SO, Shaulo DN, editors. Krasnoyarsk. 2012. pp. 57-61.
 30. Yurtsev BA, Semkin BI. Izuchenie konkretnykh i partial'nykh flor s pomoshch'yu matematicheskikh metodov [The study of specific and partial floras using mathematical methods] *Botanicheskiy zhurnal- Botanical journal*. 1980;65(2):1706-1718. In Russian.

Информация об авторах:

Ревушкин Александр Сергеевич – д-р биол. наук, профессор, преподаватель кафедры ботаники Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8492-9030>

E-mail: alrevushkin@gmail.com

Чигодайкина Дарья Сергеевна – аспирант кафедры ботаники Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9748-5451>

E-mail: dashachigodaykina@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexander S. Revushkin, Dr. Sci. (Biol.), Professor, teacher of the department of botany, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8492-9030>

E-mail: alrevushkin@gmail.com

Darya S. Chigodaykina, Postgraduate Student, Department of Botany, Institute of Biology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9748-5451>

E-mail: dashachigodaykina@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.06.2023;
одобрена после рецензирования 19.09.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 13.06.2023;
approved after reviewing 19.09.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья

УДК 581.9:581.52:574.91

doi: 10.17223/19988591/64/6

Расположение растений-неофитов дельты р. Волги на градиенте увлажнения по результатам анализа геоботанической базы данных

Андрей Викторович Чувашов¹, Валентин Борисович Голуб²

^{1,2} Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии
Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

¹ andrei.chuwashov@yandex.ru

² <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>, vbgolub2000@mail.ru

Аннотация. Район исследования охватывает дельту р. Волги и прилегающие к ней так называемые районы восточных и западных подступных ильменей. Характерной особенностью дельты р. Волги является сочетание местообитаний различного увлажнения, которое варьирует от водного до пустынного. Местообитания пустынного увлажнения существуют, как правило, на буграх Бэра. Их высота относительно уровней водоемов колеблется в пределах от 15 до 25 м. Задачей исследования являлось установление расположения 22 адвентивных видов-неофитов на градиенте увлажнения, определенного по шкале Л.Г. Раменского. Для анализа использовали базу данных, содержащую 7 985 геоботанических описаний. Показано, что наибольшая встречаемость неофитов находится на местообитаниях сухостепного и среднестепного увлажнения. Однако это не совпадает с максимальным пересечением экологических диапазонов произрастания адвентивных видов на градиенте увлажнения. Максимальная частота пересечения экологических диапазонов на оси увлажнения для неофитов дельты р. Волги находится в диапазоне влажнолугового и сыролугового увлажнения. Этот факт может свидетельствовать о том, что в дельте р. Волги инвазивность местообитаний определяется не только таким ведущим фактором среды, как увлажнение, но и другими причинами, которые важно выявить. В результате нашего анализа установлено, что наибольшим разнообразием по центрам происхождения неофитов обладают сухие местообитания. На этих местообитаниях преобладают однолетние вселенцы, доля которых уменьшается по мере увеличения увлажнения. В целом наша работа показала перспективность использования геоботанической базы данных для анализа адвентизации растительного покрова.

Ключевые слова: инвазивные виды растений, экологические шкалы Л.Г. Раменского, жизненные формы неофитов, центры происхождения неофитов

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-24-00008 «Оценка динамики флоры и растительности дельты реки Волги под воздействием антропогенных и природных факторов».

Для цитирования: Чувашов А.В., Голуб В.Б. Расположение растений-неофитов дельты р. Волги на градиенте увлажнения по результатам анализа геоботанической базы данных // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 122–142. doi: 10.17223/19988591/64/6

The Impact of Location of Neophyte Plants in the Volga River Delta on the Moisture Gradient According to the Results of the Geobotanical Database Analysis

Andrey V. Chuvashov¹, Valentin B. Golub²

^{1,2} *Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.
Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences,
Tolyatti, Russian Federation*

¹ *andrei.chuvashov@yandex.ru*

² *<https://orcid.org/000-0003-3973-6608>, vbgolub2000@mail.ru*

Summary. An experiment was carried out to assess the possibility of using a large geobotanical database to characterise neophyte plants and the invasibility of habitats of the Volga River delta with different moisture. Combinations of habitats of various moisture are a characteristic feature of the Volga River delta. Water and desert habitats are often separated by only 15-20 meters of height (See Fig. 2). The degree of habitat moisture in the Volga River delta is one of the leading environmental factors that affects the composition of plant communities.

The database of relevés of the Lower Volga valley was created using the computer software package TURBOVEG. For research, only relevés made in the Volga River delta were extracted from this database. Sample plots located in crop fields, ruderal communities, and fallows were excluded. A total of 7985 sample plots with natural vegetation were analysed. Only vascular plants were considered, the names of which are indicated by "Flora Europaea". The abundance of plants in the database is indicated by the size of their cover. Plant species with a cover of more than 50% were conventionally referred to as dominants. The moisture of habitats was characterised by Ramensky's *indicator* values with 120 gradations of moisture divided into 6 types of habitats: 1-30 - desert and semi-desert moisture, 31-46 - dry steppe, 47-63 - meadow-steppe and dry meadow, 64-88 - wet meadow and raw meadow, 89-103 - marsh-meadow and marsh, 104-120 - habitats of riverine and aquatic vegetation. The ecological amplitude of plants on the moisture gradient was established by the totality of relevés in which they occurred. Of the adventitious species, we consider only a group of neophytes, i.e., species that appeared in the Volga River delta since the 17th century. Information about their homeland, life form, and method of drifting into the Volga River delta was included in the database from the monograph by Laktionov. We distinguish two groups of neophytes according to the mode of introduction: xenophytes and ergasiophytes. Xenophytes are species that are unintentionally or accidentally introduced to a new territory from the original area as a result of economic activity. Ergasiophytes are species deliberately cultivated in a given region, "left" from culture and settling on their own.

In total, 22 neophytes were identified in the Volga River delta among the relevés stored in our database. The families Asteraceae and Amaranthaceae are the richest in neophytes, each of them containing 4 species. The greatest abundance and number of neophytes are in the range of moisture levels 31-46 on Ramensky's indicator values (dry steppe habitats) (See Tab. 1). The representation of neophytes in this moisture interval is three times higher than in other habitats. There is a reason to assume that this is not an accidental phenomenon. The vegetation of steppe humidification is quite sparse, but the soil here is not as dry as in desert and semi-desert habitats.

Therefore, it is possible that steppe moistening habitats are the most favourable for introducing alien plants into them. However, in the Volga River delta, the ecological amplitudes of species in relation to their moisture are most often crossed in the interval

of 64-68 of Ramensky's indicator values - wet-meadow and raw-meadow moisture habitats (See Fig. 3). It could be assumed that the number of neophyte plants should have been the largest in this interval of moisture. However, it was shown above that the number and abundance of neophytes are greater in drier habitats, namely in the range 31-46 of Ramensky's indicator values (See Tab. 1). This suggests that moisture is not the only filter that will determine the invasibility of certain habitats.

Attention is drawn to neophytes growing in different moisture conditions, which have become dominant plant communities in the Volga River delta, and have an impact on the functioning of its ecosystems. Four of them are ergasiophytes (*Amorpha fruticosa*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Elaeagnus angustifolia*, *Zizania latifolia*), one is xenophyte (*Bidens frondosa*). They named a number of syntaxa: *Salvinio natantis-Zizanie-tum latifoliae* Krutskikh et al. 2013, *Rubo caesii-Amorphetum fruticosae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Elaeagne-tum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina, 2004, *Artemisio austriacae-Elaeagnetum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, and *Plantagini majoris-Elaeagnetum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina 2004. By origin, North American species predominate among the neophytes (See Fig. 4). Dry habitats are saturated with neophytes of more diverse origin. Among the neophytes, perennial grasses are completely absent and invasive plant are represented only by annual plants, trees and shrubs up to 64 on Ramensky's indicator values with the proportion of woody plants increasing to 104, respectively. Adventive trees and shrubs are disappearing into wetland and aquatic habitats. Only native species of trees and shrubs can be found in such habitats, namely *Salix alba* and *S. triandra*. The proportion of annuals is maximum in the driest habitats, gradually decreasing with the increasing moisture content of ecotopes (See Fig. 5). The occurrence of xenophytes is highest in the driest habitats, decreasing in wetter ones. Their role increases in the habitats of riverine and aquatic vegetation. The change in representation of ergasiophytes on the axis of moisture has the opposite trend (See Fig. 6).

Our work confirmed the prospects of using geobotanical databases for analysing the adventisation of vegetation cover.

The article contains 6 Figures, 2 Tables and 47 References.

Keywords: invasive plant species, Ramensky's indicator values, life forms of neophytes, centers of origin of neophytes

Funding: The work was carried out in accordance with the research program for the project "Assessment of the dynamics of the flora and vegetation of the Volga River Delta under the influence of anthropogenic and natural factors", which is funded by the Russian Science Foundation, project No. 23-24-00008.

For citation: Chuvashov AV, Golub VB. The Impact of Location of Neophyte Plants in the Volga River Delta on the Moisture Gradient According to the Results of the Geobotanical Database Analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:122-142. doi: 10.17223/19988591/64/6

Введение

За последнее столетие биологические инвазии сильно возросли во всем мире, и до сих пор нет признаков замедления этого процесса [1, 2]. Последствия инвазий сложны и могут полностью проявиться только спустя десятилетия после того, когда вселенцы уже прочно обосновались [3]. Биологические вторжения, как правило, можно рассматривать как медленно развивающуюся опасность, поскольку они возникают постепенно с течением времени, но их

последствия являются кумулятивными и глубокими [4] и часто трудно прогнозируемыми [5, 6]. Изменения климата и интенсификация землепользования вызывают опасения относительно ускорения внедрения чужеродных организмов в аборигенные ценозы [7, 8]. Инвазивные виды приводят к значительным изменениям в функционировании захваченной экосистемы [4]. Некоторые ученые считают, что ущерб от биологических вторжений сопоставим со стихийными бедствиями, такими как ураганы и землетрясения [9–11].

Внедрение чужеродных растений в естественные растительные сообщества ведет к гомогенизации флоры, которая сопровождается двумя противоположными явлениями: расширением ареалов вселенцев и сокращением его у аборигенных, иногда редких или эндемичных видов [12, 13]. Существуют примеры вымирания аборигенных видов растений под влиянием чужеземных растений, хотя отделить этот факт от других воздействий (в частности, выпаса животных) трудно [14].

Различные местообитания отличаются по уровням инвазивности. Наиболее часто чужеродные виды внедряются в нарушенные местообитания и с высокими или колеблющимися для растений ресурсами [15]. Однако детальная информация о распространении видов, не только чужеродных, но и аборигенных, по типам местообитания, как правило, довольно скудна. Степень вторжения адвентивных видов в отдельные местообитания чаще всего определяется флористами на основе экспертного мнения.

Объективизации этой оценки могут способствовать геоботанические описания. На протяжении десятилетий они использовались почти исключительно с целью классификации и картирования растительности. Однако они имеют большой потенциал в качестве источника данных для характеристики процесса адвентизации растительности. Базы данных геоботанических описаний для оценки динамики флоры, ее адвентизации не уступают по своей значимости таким комплексным базам, характеризующим биоразнообразие, как, например, PREDICTS [16]. Базы фитосоциологических данных в зарубежных публикациях уже показали свою эффективность в исследованиях, касающихся внедрения в естественные сообщества чужеродных растений, для получения представления о моделях инвазий в региональном и континентальном пространственных масштабах [17, 18].

В данной статье представлен опыт использования отечественной базы данных геоботанических описаний для иллюстрации расположения в дельте р. Волги растений-неофитов вдоль градиента увлажнения, которое определяли по шкале Л.Г. Раменского [19]. Задач выявления других многочисленных факторов, которые могут влиять на расположение неофитов в дельте р. Волги, мы не ставили.

Материалы и методика исследования

Район исследования охватывает собственно дельту р. Волги и прилегающие к ней так называемые районы восточных и западных подстепных ильменей (рис. 1).



Рис. 1. Карта дельты Волги [20]
[Fig. 1. Map of the Volga River Delta [20]]

Переходом долины Нижней Волги в дельту р. Волги считают точку отделения от основного русла р. Бузан. От вершины дельты до Каспийского моря – 150 км. Ширина дельты в ее вершине составляет всего 15–16 км, но резко увеличивается по направлению к берегам Каспия, где она возрастает до 200 км. Дельта р. Волги находится в пустынной зоне [21]. Эта территория характеризуется резко континентальным климатом с высокими температурами летом, низкими – зимой, большими годовыми и летними суточными амплитудами температуры воздуха, малым количеством осадков и большой испаряемостью, а также засушливостью, частыми сильными ветрами. Вблизи г. Астрахань среднегодовая температура составляет 10,3 °С, сумма годовых осадков – 239 мм [22].

Характерной особенностью дельты р. Волги является сочетание местообитаний различного увлажнения, которые варьируют от водных до пустынных. Последние присутствуют, как правило, на буграх Бэра, происхождение которых является предметом многолетних споров и дискуссий [23]. Бугры вытянуты с запада на восток. Их высота относительно уровней водоемов колеблется в пределах от 15 до 25 м, ширина – от 150 до 450 м, а длина – от 500 м до 2–3 км. Бэровские бугры представлены в средней и приморской частях дельты р. Волги, но особенно они ярко выражены в районе западных подступных ильменей (рис. 2). В дельте р. Волги широко представлены пойменные местообитания, которые во время половодий затопляются

в весенне-летний период до 2–3 месяцев. Степень увлажнения местообитаний дельты р. Волги – один из ведущих факторов среды, влияющих на состав растительных сообществ, что ранее доказано [24, 25]. Само же увлажнение зависит от высоты местообитаний над уровнем воды в водоемах: чем они выше, тем суше.

Для анализа распределения видов растений по градиенту увлажнения использовали базу данных геоботанических описаний долины Нижней Волги. Эта база создана на платформе программы TURBOVEG [26]. В настоящее время она включает 15 170 геоботанических описаний, собранных за период 1924–2019 гг. многими фитоценологами. База зарегистрирована в Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD) под индексом EU-RU-002 (<https://www.givd.info/>) и передана в Европейский архив геоботанических описаний (EVA) [27], где она общедоступна. Из этой базы данных извлечены только описания, выполненные в дельте р. Волги, исключив из их общей массы пробные площадки, расположенные в посевах сельскохозяйственных культур, рудеральных сообществах и залежах. Всего проанализировано 7 985 пробных площадок с естественной растительностью, описания которых сделаны в 1924, 1927–1930, 1935–1938, 1946–1948, 1952, 1953, 1955, 1978–1988, 1990–1993, 1996, 2004, 2008–2013 гг. Рассматривали только сосудистые растения, названия которых указывали по «Flora Europaea» [28]. Обилие растений в базе данных оценено по величине их проективного покрытия. К доминантам условно относили виды, имеющие проективное покрытие более 50%.

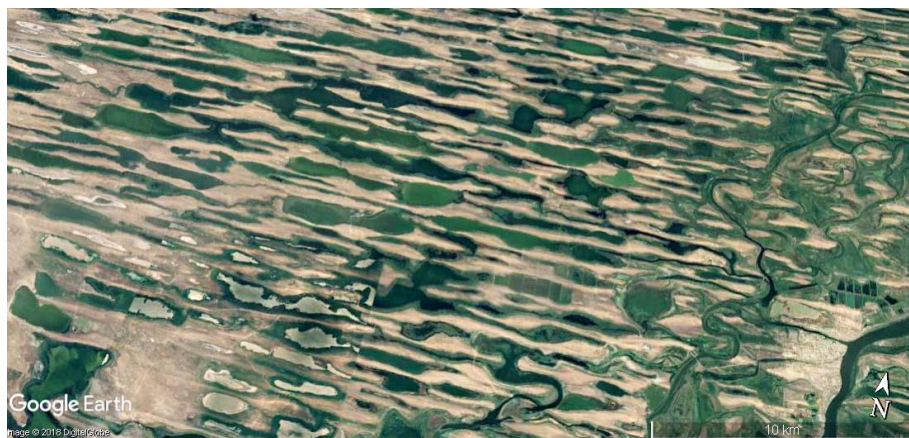


Рис. 2. Космический снимок ландшафта западных подстепных ильменей [20].
Ландшафт представляет собой чередование бугров Бэра (желтый цвет) и водоемов (ильменей) между ними (зеленый цвет)

[Fig. 2. Satellite image of the region of the western steppe ilmens [20]. The landscape is an alternation of Baer hillocks (yellow) and reservoirs (ilmens) between them (green)]

Увлажнение местообитаний мы характеризовали по результатам обработки геоботанических описаний по соответствующей шкале Л.Г. Раменского, содержащей 120 ступеней [19]. Шкала увлажнения выбрана потому,

что фактор, который она характеризует, как уже отмечено, является ведущим в дельте р. Волги. Для расчета экологических ступеней по этой шкале использовали «метод пересечения большинства интервалов». Последний основан на определении моды в статистическом ряду распределения чисел, входящих в интервалы ограничительных ступеней экологических шкал растений [29]. Ступени шкалы увлажнения разбиты на 6 типов местообитаний в трактовке Л.Г. Раменского: 1–30-я – местообитания пустынного и полупустынного увлажнения, 31–46-я – сухостепного-среднестепного, 47–63-я – лугово-степного и сухолугового, 64–88-я – влажнолугового и сырлугового, 89–103-я – болотно-лугового и болотного, 104–120-я – местообитания прибрежно-водной и водной растительности. Эти местообитания достаточно широки по интервалу увлажнения, поскольку мы скорее отрабатывали методику использования геоботанической базы данных, чем решение задач полного и детального выявления многих факторов, обуславливающих распределение неофитов вдоль различных градиентов среды. Экологическая характеристика растений по отношению к фактору увлажнения оценена диапазоном, в котором они встречались в перечисленных выше типах местообитаний. Иными словами, эта характеристика определялась амплитудой размещения видов на оси увлажнения по шкале Л.Г. Раменского.

Из адвентивных видов мы рассмотрели только группу неофитов, т.е. видов, появившихся в дельте р. Волги начиная с XVII в. [30]. В базу данных сведения о их родине, жизненной форме и способе заноса в долину Нижней Волги внесены из монографии А.П. Лактионова [31]. По способу заноса мы различали две группы видов: ксенофиты и эргазиофиты. Первые – преднамеренно или случайно занесенные в результате хозяйственной деятельности на новую для них территорию из первоначального ареала, вторые – преднамеренно культивируемые в данном регионе, «ушедшие» из культуры и расселяющиеся самостоятельно [30].

Результаты исследования и обсуждение

Рассмотрение результатов расположения неофитов на градиенте увлажнения следует начать с указания на то, что всего в дельте р. Волги в геоботанических описаниях, хранящихся в нашей базе данных, установлено 22 неофита. Разумеется, это число не отражает полного их количества в дельте р. Волги, поскольку геоботанические описания собирались не с целью специального выявления таких видов. Даты фиксации неофитов в геоботанических описаниях не говорят о точном их появлении в дельте р. Волги. Они лишь служат указанием на то, когда их стали замечать геоботаники.

Учетные площадки, заложенные в дельте р. Волги, расположены на всем диапазоне увлажнения шкал Л.Г. Раменского (табл. 1). Распределение неофитов как по представленности видов, так и по обилию вдоль градиента увлажнения неравномерно. Наибольшее обилие и количество адвентивных видов находится в интервале ступеней увлажнения 31–46-й. Это сухостепное-среднестепное увлажнение. Представленность неофитов в этом интервале

увлажнения в три раза больше, чем в других местообитаниях, что дает основание предполагать, что это не случайное явление. Растительность сухо-степного-среднестепного увлажнения довольно разрежена, но почвы здесь не столь сухие, как в пустынных и полупустынных местообитаниях. Общее проективное покрытие здесь ниже, чем на более увлажненных местообитаниях. Поэтому, возможно, растительные сообщества местообитаний сухо-степного-среднестепного увлажнения наиболее благоприятны для внедрения в них чужеродных растений.

Таблица 1 [Table1]

**Распределение учетных площадок и видов растений
по ступеням увлажнения шкалы Раменского**
[Distribution of sample plots and plant species by moisture gradation
of Ramensky's indicator values]

Интервалы шкалы увлажнения [Intervals of moisture]	1–30	31–46	47–63	64–88	89–103	104–120
Число пробных площадок [Number of plot sites]	1160	310	658	3046	1946	851
Среднее общее проективное покрытие, % [Average total cover, %]	26	37	55	62	76	78
Среднее суммарное проективное покрытие неофитов, % [Average total cover of neophytes, %]	0,2	1,6	0,9	0,8	0,6	0,8
Среднее общее количество всех видов на одной площадке [Average total number of all species in one site]	13,0	12,0	8,6	13,4	12,4	6,1
Среднее количество неофитов на одной площадке [Average number of neophytes per plot site]	0,1	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1

Выявленные в базе данных неофиты относятся к 15 семействам и представлены 18 родами: *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Bidens*, *Conyza*, *Helianthus*, *Lepidium*, *Cuscuta*, *Elaeagnus*, *Amorpha*, *Elodea*, *Abutilon*, *Morus*, *Fraxinus*, *Epilobium*, *Zizania*, *Portulaca*, *Acer*, *Ulmus* (табл. 2). Наиболее богаты неофитами семейства Asteraceae и Amaranthaceae (по 4 вида).

Рассматривая рис. 3, можно предположить, что чаще всего неофиты дельты р. Волги вместе должны встречаться в интервале 64–88-й ступеней, в диапазоне влажнолугового и сырлугового увлажнения. Здесь их экологические диапазоны чаще всего пересекаются. Однако выше показано, что неофиты в несколько раз чаще встречаются в более сухих местообитаниях, а именно в интервале ступеней 31–46-й. Это может говорить о том, что увлажнение является не единственным фильтром, который определяет инвазивность тех или иных местообитаний.

Следует особое внимание обратить на неофиты, которые стали доминантами в растительных сообществах. Эти виды меняют облик растительных сообществ и вытесняют аборигенные виды. Большинство из них эргазиофиты – виды, преднамеренно завезенные в долину Нижней Волги или окружающие ее территории.

Таблица 2 [Table 2]

**Характеристика адвентивных видов дельты р. Волги
по данным базы геоботанических описаний
[Characteristics of adventitious species in the Volga River Delta
according to the database of relevés]**

Виды [Plant species]	Семейства [Plant families]	Впервые отмечен в геоботанических описаниях, год [First noted in relevés, year]	Родина [Center of origin]	Жизненная форма [Life form]	Способ заноса [Pathway of introduction]	Число встреч [Frequency]
<i>Abutilon theophrasti</i>	Malvaceae	1953	EAs	an	xe	8
<i>Amaranthus albus</i>	Amaranthaceae	1937	NAm	an	xe	224
<i>Amaranthus blitoides</i>	Amaranthaceae	1953	NAm	an	xe	7
<i>Amaranthus lividus</i>	Amaranthaceae	1987	NAm	an	xe	8
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Amaranthaceae	1937	NAm	an	xe	128
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Asteraceae	2009	NAm	an	xe	2
<i>Bidens frondosa</i>	Asteraceae	1978	NAm	an	xe	321
<i>Conyza canadensis</i>	Asteraceae	1978	NAm	an	xe	31
<i>Cuscuta campestris</i>	Convolvulaceae	1988	NAm	an	xe	29
<i>Lepidium densiflorum</i>	Brassicaceae	2011	NAm	an	xe	2
<i>Portulaca oleracea</i>	Portulacaceae	1953	Med	an	xe	22
<i>Elodea canadensis</i>	Hydrocharitaceae	1984	NAm	per	xe	28
<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae	1988	NAm	an	er	3
<i>Zizania aquatica</i>	Poaceae	1978	NAm	an	er	2
<i>Zizania latifolia</i>	Poaceae	2013	EAs	per	er	15
<i>Acer negundo</i>	Sapindaceae	2013	NAm	ar	er	4
<i>Amorpha fruticosa</i>	Fabaceae	1986	NAm	ar	er	24
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	Elaeagnaceae	1938	WAs	ar	er	47
<i>Elaeagnus commutata</i>	Elaeagnaceae	2013	NAm	ar	er	2
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Oleaceae	1929	NAm	ar	er	60
<i>Morus nigra</i>	Moraceae	1953	WAs	ar	er	28
<i>Ulmus pumila</i>	Ulmaceae	1988	EAs	ar	er	3

Примечания: 1. Происхождение видов: NAm – Северная Америка; EAs – Восточная Азия; WAs – Западная, Центральная Азия; Med – Средиземноморье, включая север Африки, Балканы, южную Европу. 2. Жизненные формы: ar – деревья и кустарники; an – травянистые однолетники и двулетники; per – травянистые многолетники. 3. Способ заноса: xe – ксенофиты; er – эргасиофиты.

[Note: 1. Homeland of species: NAm – North America; EAs – East Asia; WAs – Western and Central Asia; Med – Mediterranean, including northern Africa, the Balkans, and southern Europe. 2. Lifeforms: ar – trees and shrubs; an – herbaceous annuals (biennials); per – herbaceous perennials. 3. Pathways of species introduction: xe – xenophytes; er – ergasiophytes].

Экологические амплитуды неофитов на градиенте увлажнения весьма различны (рис. 3). Наиболее широкая она у паразита *Cuscuta campestris*, извлекающего воду из растения-хозяина, а не из субстрата, на котором последний произрастает. Влажность субстрата для *Cuscuta campestris* не имеет значения: она – «забота» хозяина. Широкие экологические диапазоны у *Amaranthus albus*, *A. retroflexus*, *Conyza canadensis*, тяготеющих к нарушенным местообитаниям. Узкие – у *Lepidium densiflorum*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Elodea canadensis*. По данным базы геоботанических описаний, из последних трех видов первые два редко встречаются в естественных сообществах дельты р. Волги (отмечены только в двух описаниях), третий – довольно распространенное растение, но обитает только в водной среде.

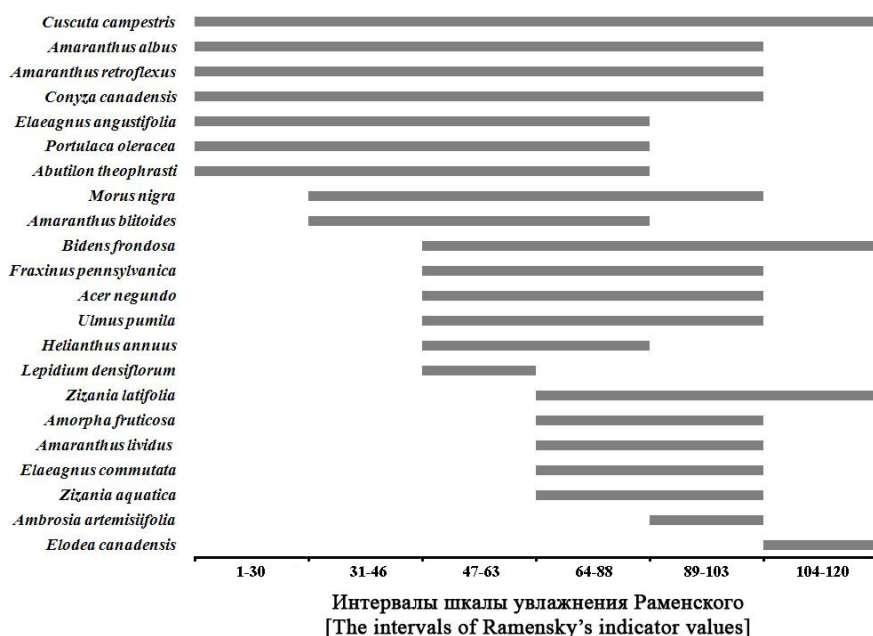


Рис. 3. Экологические амплитуды адвентивных растений на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
[Fig. 3. Ecological amplitudes of adventitious plants on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Zizania latifolia на градиенте увлажнения имеет интервал ступеней 64–120-й, т.е. это водные и прибрежно-водные местообитания. Высажено на Дамчикском участке Астраханского государственного заповедника в 50-х гг. прошлого века [32]. Это растение является имяобразующим для названия ассоциации *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* Krutskikh et al. 2013 [33].

Amorpha fruticosa на шкале увлажнения имеет более узкую амплитуду 64–103-й ступеней. Это растение стали использовать для закрепления песков в Астраханской области в 1912–1915 гг. [34, 35]. В статьях лесоводов 1950-х гг. сообщается, что аморфа хорошо выдерживает затопление в Волго-

Ахтубинской пойме до 30 дней и рекомендуется здесь для культивирования [36, 37]. *Amorpha fruticosa* является имяобразующим названием асс. ***Rubro caesii-Amorphetum fruticosae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004. Эта ассоциация встречается в дельте р. Волги [38]. Нами наблюдались случаи расположения сообществ этой ассоциации на местоположениях, на которых могли бы произрастать фитоценозы ***Bidenti frondosae-Salicetum triandrae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004. В этом случае *Amorpha fruticosa* замещает *Salix triandra*.

Fraxinus pennsylvanica (под названием «ясень зеленый», что соответствует его американскому названию "green ash") может произрастать на более сухих местообитаниях: амплитуда ступеней увлажнения 47–103-й. Ясень зеленый стали выращивать в долине Нижней Волги начиная с 1918 г. В 1930-х гг. его культивировали по всей долине вплоть до взморья Каспия [39]. Были даже начаты «работы по превращению в ясеневые леса камышовых зарослей на повышенных участках дельты Волги» [40, с. 62]. Этот вид приводит к явному изменению в функционировании экосистем, в которые он внедрился. В дельте р. Волги он замещает аборигенный вид *Salix alba* в растительных сообществах асс. ***Phragmito-Salicetum albae*** Golub et E.G. Kuzmina in Golub 2001 и *Salix triandra* в асс. ***Bidenti frondosae-Salicetum triandrae*** [41]. Ветви *Fraxinus pennsylvanica* непригодны для устройства гнезд большинства птиц этого региона. Кроме того, густые стволы ясеня занимают все ярусы в его сообществах, вытесняя травяной полог, что снижает ценность угодий как мест обитания млекопитающих [42]. Как следует из описаний, аккумулярованных в базе данных, в естественных сообществах *Fraxinus pennsylvanica* стал отмечаться в дельте р. Волги с 1929 г.

Elaeagnus angustifolia встречается в диапазоне от пустынного до сыролугового увлажнения. Разводится в садах и парках, часто дичает, уходя из культуры [43], произрастая, как правило, на пойменных землях, которые по каким-либо причинам перестали затопливаться во время половодий. Обычно это происходит после постройки дамб. Нередко данный вид образует пояса в нижней части бэровских бугров. Вместе с видами рода *Tamarix* создает совершенно нетипичные для низовий Волги сообщества, напоминающие среднеазиатские тугаи. *Elaeagnus angustifolia* в дельте р. Волги входит в состав трех ассоциаций: ***Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004, ***Artemisio austriacae-Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004, ***Plantagini majoris-Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004 [44].

Acer negundo произрастает в условиях лугово-степного и лугово-болотного увлажнения. Как доминант в растительных сообществах отмечен лишь однажды. Это растение лесоводы стали высаживать в долине Нижней Волги в 20-х гг. прошлого века [45].

Также однократно в качестве доминанта в естественном сообществе в Астраханском заповеднике встретился *Morus nigra* (диапазон ступеней увлажнения 61–103-й), появление которого в дельте р. Волги связано с попыткой развития здесь шелководства в XVII–XVIII вв. [46].

Из ксенофитов доминантом в травяных сообществах часто становится *Bidens frondosa*, произрастающий в широком диапазоне увлажнения от лугово-степного до водных местообитаний (47–120-я ступени). Этот вид в геоботанических описаниях в дельте р. Волги отмечается с 1978 г. и вытесняет аборигенный вид *B. tripartita*. *B. frondosa* стал имяобразующим таксоном союза *Bidenti frondosae-Salicion triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004 и асс. *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, характерных для дельты р. Волги [38].

По происхождению среди неофитов преобладают североамериканские виды, что вполне объяснимо, так как адвентивные растения из юго-восточной Азии, Средиземноморья и южной Европы давно проникли в дельту р. Волги и вошли в группу археофитов. Большим разнообразием по происхождению неофитов обладают сухие местообитания. В интервале ступеней 1–88-й представлены 4 центра происхождения растений, в интервале 89–103-й – 3, в интервале 104–120-й – 2 (рис. 4).

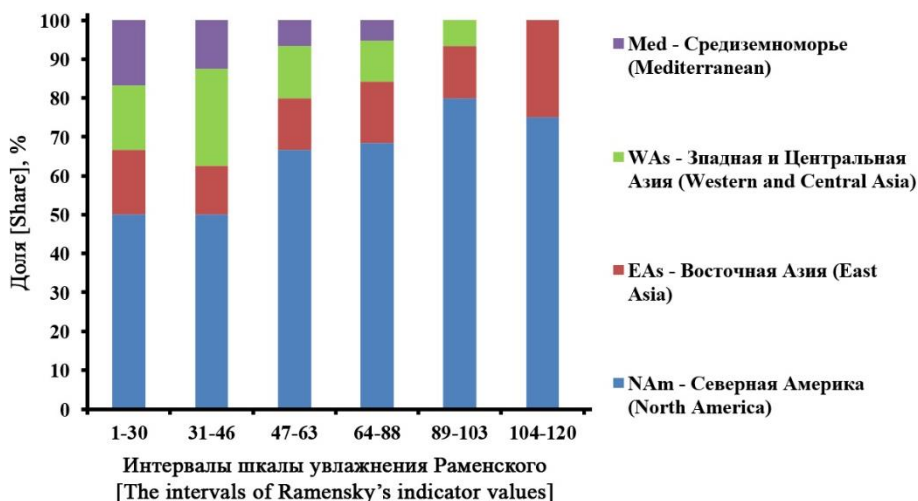


Рис. 4. Соотношение доли видов из разных центров происхождения на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского

[Fig. 4. The ratio of species from different centers of origin on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Интересно изменение соотношения разных жизненных форм на оси увлажнения (рис. 5). До 64-й ступени увлажнения среди неофитов полностью отсутствуют многолетние травы. Вселенцы представлены только однолетними растениями, деревьями и кустарниками. Доля древесных растений повышается до 104-й степени увлажнения. В водно-болотных и водных местообитаниях адвентивные деревья и кустарники исчезают. Среди аборигенных растений в водно-болотных местообитаниях встречаются дерево *Salix alba* и кустарник *S. triandra* [47]. Доля однолетников максимальна в самых сухих местообитаниях, постепенно снижаясь по мере роста увлажнения местообитаний.

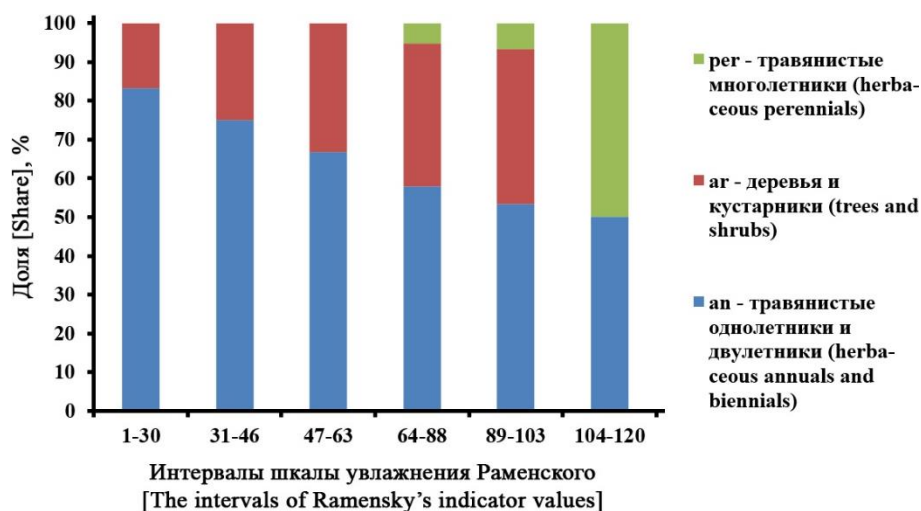


Рис. 5. Соотношение доли видов разных жизненных форм на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
 [Fig. 5. The ratio of species of different life forms on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

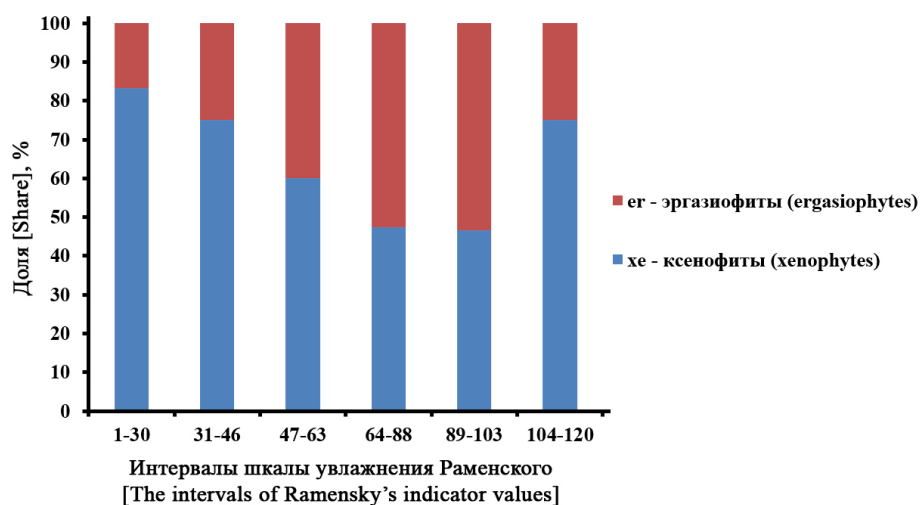


Рис. 6. Соотношение доли видов по способу заноса на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
 [Fig. 6. The ratio of species of different pathways introduction on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Встречаемость ксенофитов наиболее высока на самых сухих местообитаниях, уменьшаясь на более влажных и сырых, за исключением местообитаний прибрежно-водной и водной растительности. Изменение представленности эргасиофитов на оси увлажнения имеет противоположный характер (рис. 6).

Выводы

Итак, рассмотрение выборки видов неофитов дельты р. Волги, представленной в большой геоботанической базе данных, показало, что их экологические диапазоны размещения на градиенте увлажнения весьма различны. Наибольшая их встречаемость находится на местообитаниях сухостепного и среднестепного увлажнения. Однако оказалось, что это не совпадает с максимальным пересечением экологических диапазонов произрастания неофитов на градиенте увлажнения, который находится в диапазоне влажнолугового и сыролугового увлажнения. Данное обстоятельство может свидетельствовать о том, что инвазибельность местообитаний определяется не только увлажнением, но и другими факторами среды, выявление которых требует дальнейших исследований.

Установлено, что большим разнообразием по месту происхождения неофитов обладают сухие местообитания. На этих же местообитаниях преобладают однолетние вселенцы, доля которых уменьшается по мере увеличения увлажнения.

Электронная база данных может позволить установить и фитоценотическую приуроченность адвентивных растений. Однако для этого надо иметь хорошо разработанную классификацию растительности, которая, по нашему мнению, для дельты р. Волги еще не существует в удовлетворительном качестве. Наличие хорошей классификации растительности позволило бы создать экспертную систему, с помощью которой, например, 7 985 наших геоботанических описаний можно было бы объективно разнести по синтаксонам разного ранга. И тогда станет возможным судить не только о фитоценотической приуроченности тех или иных адвентивных растений, но и выявить биотопы, в которые они внедряются.

В целом работа подтвердила перспективность использования геоботанической базы данных для анализа адвентизации растительного покрова.

Список источников

1. van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D.L., Patzelt A., Pelsner P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Wieringa J.J., Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. Vol. 525. P. 100–103. doi: 10.1038/nature14910
2. Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., Winter M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brundu G., Capinha C., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Fuentes N., Jäger H., Kartesz J., Kenis M., Kreft H., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A., Mosena A., Moser D., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., van Kleunen M., Walker K., Weigelt P., Yamanaka T., Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide // *Nature Communications*. 2017. Vol. 8. Art. 14435. doi: 10.1038/ncomms14435

3. Spear M.J., Walsh J.R., Ricciardi A., Zanden M. The invasion ecology of sleeper populations: prevalence, persistence, and abrupt shifts // *BioScience*. 2021. Vol. 71 (4). P. 357–369. doi:10.1093/biosci/biaa168
4. Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M., Carlton J.T., Dawson W., Essl F., Foxcroft L.C., Genovesi P., Jeschke J.M., Kühn I., Liebhold A.M., Mandrak N.E., Meyerson L.A., Pauchard A., Pergl J., Roy H.E., Seebens H., van Kleunen M., Vilà M., Wingfield M.J., Richardson D.M. Scientists' warning on invasive alien species // *Biological Reviews*. 2020. Vol. 95 (6). P. 1511–1534. doi: 10.1111/brv.12627
5. Latombe G., Canavan S., Hirsch H., Kumschick S., Nsikani M.M., Potgieter L.J., Robinson T.B., Saul W.-C., Turner S.C., Wilson J.R.U., Yannelli F.A., Richardson D.M. A four-component classification of uncertainties in biological invasions: implications for management // *Ecosphere*. 2019. Vol. 10. (4). e02669. doi: 10.1002/ecs2.2669
6. Essl F., Lenzner B., Bacher S., Bailey S., Capinha C., Daehler C., Dullinger S., Genovesi P., Hui C., Hulme P.E., Jeschke J.M., Katsanevakis S., Kühn I., Leung B., Liebhold A., Liu C., MacIsaac H.J., Meyerson L.A., Nuñez M.A., Pauchard A., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Roy H.E., Ruiz G.M., Russell J.C., Sax D.F., Scalera R., Seebens H., Springborn M., Turbelin A., van Kleunen M., von Holle B., Winter M., Zenni R.D., Mattsson B.J., Roura-Pascual N. Drivers of future alien species impacts: an expert-based assessment // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26 (9). P. 4880–4893. doi: 10.1111/gcb.15199
7. Chytrý M., Wild J., Pyšek P., Jarošík V., Dendoncker N., Reginster I., Pino J., Maskell L.C., Vilà M., Pergl J., Kühn I., Joachim H., Spangenberg J.H., Settele J. Projecting trends in plant invasions in Europe under different scenarios of future land-use change // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21 (1). P. 75–87. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00573.x
8. Bellard C., Jeschke J.M., Leroy B., Mace G.M. Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography // *Ecology and Evolution*. 2018. Vol. 8 (11). P. 5688–5700. doi: 10.1002/ece3.4098
9. Ahmed D.A., Hudgins E.J., Cuthbert R.N., Kourantidou M., Diagne C., Haubrock P.J., Leung B., Liu C., Leroy B., Petrovskii S., Beidas A., Courchamp F. Managing biological invasions: the cost of inaction // *Biological Invasions*. 2022. Vol. 24. P. 1927–1946. doi: 10.1007/s10530-022-02755-0
10. Cuthbert R.N., Diagne C., Hudgins E.J., Turbelin A., Ahmed D.A., Albert C., Bodey T.W., Briski E., Essl F., Haubrock P.J., Gozlan R.E., Kirichenko N., Kourantidou M., Kramer A.M., Courchamp F. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide // *Science of The Total Environment*. 2022. Vol. 819. Art. 153404. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153404
11. Turbelin A.J., Cuthbert R.N., Essl F., Haubrock P.J., Ricciardi A., Courchamp F. Biological invasions are as costly as natural hazards // *Perspectives in Ecology and Conservation*. 2023. doi: 10.1016/j.pecon.2023.03.002
12. McKinney M.L., Lockwood J.L. Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. Vol. 14 (11). P. 450–453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1
13. Olden J.D., Poff L.N. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization // *The American Naturalist*. 2003. Vol. 162 (4). P. 442–460. doi: 10.1086/378212
14. Bellard C., Cassey P., Blackburn T.M. Alien species as a driver of recent extinctions // *Biology Letters*. 2016. Vol. 12 (2). Art. 20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
15. Davis M.A., Collette M., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88 (3). P. 528–534. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
16. Hudson L.N., Newbold T., Contu S. et al. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Systems) project // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7 (1). P. 145–188. doi: 10.1002/ece3.2579
17. Fristoe T.S., Chytrý M., Dawson W., Essl F., Heleno R., Kreft H., Maurel N., Pergl J., Pyšek P., Seebens H., Weigelt P., Vargas P., Yang Q., Attorre F., Bergmeier E., Bernhardt-Römermann M., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Botta-Dukát Z., Bruun H.H., Byun C.,

- Čarni A., Carranza M.L., Catford J.A., Cerabolini B.E.L., Chacón-Madrigal E., Ciccarelli D., Čušterevska R., Ronde I., Dengler J., Golub V., Haveman R., Hough-Snee N., Jandt U., Jansen F., Kuzemko A., Kűzmič F., Lenoir J., Macanović A., Marcenò C., Martin A.R., Michaelitz S.T., Mori A.S., Niinemets Ū., Peterka T., Pielech R., Rašomavičius V., Rūsiņa S., Dias A.S., Šibíková M., Šilc U., Stanisci A., Steven J., Svenning J.-C., Swacha G., van der Plas F., van Kleunen M., Vassilev K. Dimensions of invasiveness: Links between local abundance, geographic range size, and habitat breadth in Europe's alien and native floras // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. Vol. 118 (22). e2021173118. doi: 10.1073/pnas.2021173118
18. Kalusová V., Chytrý M., Večeřa M., Svenning J.-C., Biurrun I., Kintrová K., Agrillo E., Carli E., Ecker K., Garbolino E., Šibíková M., Šilc U., Axmanová I. Neophyte invasions in European heathlands and scrub // *Biological Invasions*. 2023. Vol. 25. P. 1739–1765. doi: 10.1007/s10530-023-03005-7
19. Раменский Л.Г., Цаценкин Л.Г., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 472 с.
20. Google Earth. URL: <https://www.google.com/earth/about/>
21. Жучкова В.К., Шульгина А.М. Глава V: Русская равнина // *Физико-географическое районирование СССР* / ред. Н.А. Гвоздецкий. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 55–117.
22. Воскресенская Л.М., Бесчетнова Э.И. Агроклиматические ресурсы Астраханской области. Астрахань: Астраханский университет, 2009. 114 с.
23. Свиточ А.А., Клювиткина Т.С. К вопросу о происхождении бэровских бугров северного Прикаспия // *Аридные экосистемы*. 2007. Т. 13, № 33–34. С. 24–39.
24. Голуб В.Б. Опыт использования градиентного анализа при обработке результатов эколого-ботанического профилирования // *Ботанический журнал*. 1983. Т. 68, № 2. С. 257–261.
25. Голуб В.Б. Количественный метод выявления ведущих факторов внешней среды // *Экология*. 1990. № 1. С. 16–20.
26. Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG a comprehensive data base management system for vegetation data // *Journal of Vegetation Science*. 2001. Vol. 12 (4). P. 589–591. doi: 10.2307/3237010
27. Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Dengler J., Jansen F., Landucci F., Schaminée J.H.J., Aćić S., Agrillo E., Ambarlı D., Angelini P., Apostolova I., Attorre F., Berg C., Bergmeier E., Biurrun I., Botta-Dukát Z., Brisse H., Campos A.J., Carlón L., Čarni A., Casella L., Csiky J., Čušterevska R., Stevanović Z.D., Danihelka J., Bie E.D., Ruffray P., Sanctis M., Dickoré W.B., Dimopoulos P., Dubyna D., Dziuba T., Ejrnæs R., Ermakov N., Ewald J., Fanelli G., Fernández-González F., FitzPatrick Ū., Font X., Itziar G.-M., Gavilán R.G., Golub V., Guarino R., Haveman R., Indreica A., Gürsoy D.I., Jandt U., Janssen J.A.M., Jiroušek M., Kački Z., Kavgacı A., Kleikamp M., Kolomiychuk V., Čuk M.K., Krstonošić D., Kuzemko A., Lenoir J., Lysenko T., Marcenò C., Martynenko V., Michalcová D., Moeslund J.E., Onyshchenko V., Pedashenko H., Pérez-Haase A., Peterka T., Prokhorov V., Rašomavičius V., Rodríguez-Rojo M.P., Rodwell J.S., Rogova T., Ruprecht E., Rūsiņa S., Seidler G., Šibík J., Šilc U., Škvorec Ž., Sopotlieva D., Stančić Z., Svenning J.-C., Swacha G., Tsiripidis I., Turtureanu P., Uğurlu E., Uogintas D., Valachovič M., Vashenyak Y., Vassilev K., Venanzoni R., Virtanen R., Weekes L., Willner W., Wohlgemuth T., Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19 (1). P. 173–180. doi: 10.1111/avsc.12191
28. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. *Flora Europaea* on CD-ROM. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
29. Голуб В.Б., Добрачев Ю.П., Пастушенко Н.Ф., Яковлева Е.П. О способах оценки экологических условий местообитаний по шкалам Л.Г. Раменского // *Биологические науки: научные доклады высшей школы*. 1978. № 7. С. 131–136.
30. Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и

- синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. XII (4). С. 4–22. doi: 10.24411/2072-8816-2018-10031
31. Лактионов А.П. Флора Астраханской области. Астрахань : Астраханский университет, 2009. 296 с.
 32. Сафонов Г.Е. Новые адвентивные растения во флоре Астраханской области // Бюллетень главного ботанического сада. 1982. Вып. 124. С. 48–49.
 33. Крутских Е.В., Литвинова Н.В., Голуб В.Б. *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* ass. nova в дельте р. Волги // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2150–2152.
 34. Готшалк Ф.И. Опыт закрепления песков и хозяйство в южной полупустыне (Хошеутовский закрепляемый участок Астраханской губернии) // Сборник статей по песчано-овражным работам. Петроград, 1915. Вып. 4. С. 1–124.
 35. Васьяковский Н.Ф. Лесные культуры в Астраханской области // Лесное хозяйство. 1949. № 10. С. 45–46.
 36. Трещевский И.В., Кондратьев Н.П. О лесных культурах Волго-Ахтубинской поймы // Научные доклады высшей школы. Лесинженерное дело. 1958. № 3. С. 17–20.
 37. Рубанов Б.В. Особенности создания лесокультур в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги // Лесное хозяйство. 1959. № 11. С. 27–32.
 38. Golub V.B., Kuzmina E.G. Communities of the all. *Bident frondosae-Salicion triandrae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley // Самарская Лука : бюллетень. 2004. Т. 15. Р. 194–204.
 39. Аккерман А.С., Новиков И.А. Из опыта создания лесных культур на Волго-Ахтубинской пойме // Лесное хозяйство. 1957. № 1. С. 56–60.
 40. Розов К.Л. О реконструкции ветляльников Волго-Ахтубинской поймы // Лесное хозяйство. 1955. № 11. С. 59–62.
 41. Golub V.B. Communities of the *Asparago-Salicion albae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley (*Galio rubioidis-Salicion albae* suball. nova) // Український фітоценологічний збірник. Сер. А: Фітосоціологія. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. № 1 (17). Р. 17–28.
 42. Литвинова Н.В. История и последствия интродукции *Fraxinus pensylvanica* Marshal в Астраханском государственном заповеднике // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2022. Вып. 31. С. 207–221. doi: 10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-31-207-221
 43. Лактионов А.П. Род 1 (5472) *Elaeagnus* L. – Лох // Флора Нижнего Поволжья. М. : Т-во научных изданий КМК, 2018. Т. 2: Раздельнолепестные двудольные растения. С. 371–376.
 44. Голуб В.Б., Кузьмина Е.Г. Сообщества с доминированием *Elaeagnus angustifolia* в долине Нижней Волги // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Спец. вып., ч. 2: Природное наследие России. С. 317–322.
 45. Русакова Е.Г. Заболотная М.В. Основные древесные породы лесного фонда Астраханской области // Естественные науки. 2011. № 1 (34). С. 22–31.
 46. Радкевич В.А. Великий шелковый путь. М. : Агропромиздат, 1990. 240 с.
 47. Голуб В.Б., Бондарева В.В. Сообщества класса *Salicetea purpureae* в долине Нижней Волги // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11, № 2. С. 21–57.

References

1. van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent DL, Patzelt A, Pelser PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velays M, Wieringa JJ, Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*. 2015;525:100-103. doi: 10.1038/nature14910

2. Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kreft H, Kühn I, Lenzner B, Liebhold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R., Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, van Kleunen M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*. 2017;8:14435. doi: 10.1038/ncomms14435
3. Spear MJ, Walsh JR, Ricciardi A, Zanden M. The invasion ecology of sleeper populations: prevalence, persistence, and abrupt shifts. *BioScience*. 2021;71(4):357-369. doi:10.1093/biosci/biaa168
4. Pyšek P, Hulme PE, Simberloff D, Bacher S, Blackburn TM, Carlton JT, Dawson W, Essl F, Foxcroft LC, Genovesi P, Jeschke JM, Kühn I, Liebhold AM, Mandrak NE, Meyerson LA, Pauchard A, Pergl J, Roy HE, Seebens H, van Kleunen M, Vilà M, Wingfield MJ, Richardson DM. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*. 2020;95(6):1511-1534. doi: 10.1111/brv.12627
5. Latombe G, Canavan S, Hirsch H, Kumschick S, Nsikani MM, Potgieter LJ, Robinson TB, Saul WC, Turner SC, Wilson JR, Yannelli FA, Richardson DM. A four-component classification of uncertainties in biological invasions: implications for management. *Ecosphere*. 2019;10(4):e02669. doi: 10.1002/ecs2.2669
6. Essl F, Lenzner B, Bacher S, Bailey S, Capinha C, Daehler C, Dullinger S, Genovesi P, Hui C, Hulme PE, Jeschke JM, Katsanevakis S, Kühn I, Leung B, Liebhold A, Liu C, MacIsaac HJ, Meyerson LA, Nuñez MA, Pauchard A, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Roy HE, Ruiz GM, Russell JC, Sax DF, Scalera R, Seebens H, Springborn M, Turbelin A, van Kleunen M, von Holle B, Winter M, Zenni RD, Mattsson BJ, Roura-Pascal N. Drivers of future alien species impacts: an expert-based assessment. *Global Change Biology*. 2020;26(9):4880-4893. doi: 10.1111/gcb.15199
7. Chytrý M, Wild J, Pyšek P, Jarošík V, Dendoncker N, Reginster I, Pino J, Maskell LC, Vilà M, Pergl J, Kühn I, Joachim H, Spangenberg JH, Settele J. Projecting trends in plant invasions in Europe under different scenarios of future land-use change. *Global Ecology and Biogeography*. 2012;21(1):75-87. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00573.x
8. Bellard C, Jeschke JM, Leroy B, Mace GM. Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography. *Ecology and Evolution*. 2018;8(11):5688-5700. doi: 10.1002/ece3.4098
9. Ahmed DA, Hudgins EJ, Cuthbert RN, Kourantidou M, Diagne C, Haubrock PJ, Leung B, Liu C, Leroy B, Petrovskii S, Beidas A, Courchamp F. Managing biological invasions: the cost of inaction. *Biological Invasions*. 2022;24:1927-1946. doi: 10.1007/s10530-022-02755-0
10. Cuthbert RN, Diagne C, Hudgins EJ, Turbelin A, Ahmed DA, Albert C, Bodey TW, Briski E, Essl F, Haubrock PJ, Gozlan RE, Kirichenko N, Kourantidou M, Kramer AM, Courchamp F. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide. *Science of The Total Environment*. 2022;819:153404. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153404
11. Turbelin AJ., Cuthbert RN., Essl F, Haubrock PJ, Ricciardi A. Courchamp F. Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 2023;21(2):143-150. doi: 10.1016/j.pecon.2023.03.002
12. McKinney ML, Lockwood JL. Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction. *Trends in Ecology & Evolution*. 1999;14(11):450-453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1
13. Olden JD, Poff LN. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*. 2003;162(4):442-460. doi: 10.1086/378212
14. Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*. 2016;12(2):20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
15. Davis MA, Colledge M, Grime JP, Thompson K. Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility. *Journal of Ecology*. 2000;88(3):528-534. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x

16. Hudson LN, Newbold T, Contu S et al. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Systems) project Ecology and Evolution. 2017;7(1):145-188. doi: 10.1002/ece3.2579
17. Fristoe TS, Chytrý M, Dawson W, Essl F, Heleno R, Kreft H, Maurel N, Pergl J, Pyšek P, Seebens H, Weigelt P, Vargas P, Yang Q, Attorre F, Bergmeier E, Bernhardt-Römermann M, Biurrun I, Boch S, Bonari G, Botta-Dukát Z, Bruun HH, Byun C, Čarni A, Carranza ML, Catford JA, Cerabolini BEL, Chacón-Madrigal E, Ciccarelli D, Čuštěrevska R, Ronde I, Dengler J, Golub V, Haveman R, Hough-Snee N, Jandt U, Jansen F, Kuzemko A, Kůzmič F, Lenoir J, Macanović A, Marcenò C, Martin AR, Michaletz ST, Mori AS, Niinemets Ü, Peterka T, Pielech R, Rašomavičius V, Růšina S, Dias AS, Šibíková M, Šilc U, Stanisci A, Steven J, Svenning JC, Swacha G, van der Plas F, van Kleunen M, Vassilev K. Dimensions of invasiveness: Links between local abundance, geographic range size, and habitat breadth in Europe's alien and native floras. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021;118(22):e2021173118. doi: 10.1073/pnas.2021173118
18. Kalusová V, Chytrý M, Večeřa M, Svenning JC, Biurrun I, Kintrová K, Agrillo E, Carli E, Ecker K, Garbolino E, Šibíková M, Šilc U, Axmanová I. Neophyte invasions in European heathlands and scrub. *Biological Invasions*. 2023;25:1739-1765. doi: 10.1007/s10530-023-03005-7
19. Ramensky LG, Tsatsenkin LG, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu. [Ecological assessment of forage lands based on vegetation cover]. Moscow: Gosudarstvennoe izdatel'stvo sel'skohozyajstvennoy literatury; 1956. 472 p. In Russian
20. Google Earth. URL: <https://www.google.com/earth/about/>
21. Zhuchkova VK, Shul'gina AM Glava V. Russkaya ravnina [Chapter V. Russian Plain]. Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie SSSR [Physico-geographical zoning of the USSR]. Gvozdet'skiy N.A., editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1968. pp. 55-117. In Russian
22. Voskresenskaya LM, Beschetnova EI. Agroklimaticheskie resursy Astrahanskoy oblasti [Agroclimatic resources of the Astrakhan region]. Astrakhan': Astrakhan' University Publ.; 2009. 114 p. In Russian
23. Svitoch AA, Klyuvitkina TS. K voprosu o proiskhozhdenii berovskikh bugrov severnogo Prikaspiya [To the question of the origin of Baer knolls from the northern Caspian region]. *Aridnye ekosistemy – Arid ecosystems*. 2007;13(33–34):24-39. In Russian
24. Golub VB Opyt ispol'zovaniya gradientnogo analiza pri obrabotke rezul'tatov ekologo-botanicheskogo profilirovaniya [An attempt of utilization of gradient analysis in the treatment of the results of ecologo-botanical profiling]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1983;68(2):257-261. In Russian
25. Golub VB Kolichestvennyy metod vyyavleniya vedushchikh faktorov vneshney sredy [Quantitative method for identifying leading environmental factors]. *Ekologiya – Russian Journal of Ecology*. 1990;1:16-20. In Russian
26. Hennekens SM, Schaminée JHJ. TURBOVEG a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*. 2001;12(4):589-591. doi: 10.2307/3237010
27. Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Landucci F, Schaminée JHJ, Aćić S, Agrillo E, Ambarlı D, Angelini P, Apostolova I, Attorre F, Berg C, Bergmeier E, Biurrun I, Botta-Dukát Z, Brisse H, Campos AJ, Carlón L, Čarni A, Casella L, Csiky J, Čuštěrevska R, Stevanović ZD, Danihelka J, Bie ED, Ruffray P, Sanctis M, Dickoré WB, Dimopoulos P, Dubyna D, Dziuba T, Ejmaes R, Ermakov N, Ewald J, Fanelli G, Fernández-González F, FitzPatrick Ú, Font X, Itziar GM, Gavilán RG, Golub V, Guarino R, Haveman R, Indreica A, Gürsoy DI, Jandt U, Janssen JAM, Jiroušek M, Kącki Z, Kavgacı A, Kleikamp M, Kolomiychuk V, Čuk MK, Krstonošić D, Kuzemko A, Lenoir J, Lysenko T, Marcenò C, Martynenko V, Michalcová D, Moeslund JE, Onyshchenko V, Pedashenko H, Pérez-Haase A, Peterka T, Prokhorov V, Rašomavičius V, Rodríguez-Rojo MP, Rodwell JS, Rogova T, Ruprecht E, Růšina S, Seidler G, Šibík J, Šilc U, Škvorec Ž,

- Sopotlieva D, Stančić Z, Svenning JC, Swacha G, Tsiripidis I, Turtureanu P, Uğurlu E, Uogintas D, Valachović M, Vashenyak Y, Vassilev K, Venanzoni R, Virtanen R, Weekes L, Willner W, Wohlgemuth T, Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):173-180. doi: 10.1111/avsc.12191
28. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. Flora Europaea on CD-ROM. Cambridge: Cambridge University Press. 2001.
29. Golub VB, Dobrachev YuP, Pastushenko NF, Yakovleva EP. O sposobah ocenki ekologicheskikh usloviy mestoobitaniy po shkalam L.G. Ramenskogo [On methods for assessing the ecological conditions of habitats using L.G. Ramensky indicator values]. *Biologicheskie nauki. Nauchnye doklady vysshey shkoly*. 1978;7:131-136. In Russian
30. Baranova OG, Shcherbakov AV, Senator SA, Panasenko NN, Sagalaev VA, Saksonov SV. Osnovnye terminy i ponyatiya, ispol'zuemye pri izuchenii chuzherodnoy i sinantropnoy flory [The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy-Phytodiversity of Eastern Europe*. 2018;12(4):4-22. doi: 10.24411/2072-8816-2018-10031. In Russian
31. Laktionov AP. Flora Astrahanskoj oblasti [Flora of the Astrakhan region]. Astrahan: Astrakhan University Publ.; 2009. 296 p. In Russian
32. Safonov GE. Novye adventivnye rasteniya vo flore Astrakhanskoy oblasti [New adventive plants in the flora of the Astrakhan region]. *Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada – Byulleten main botanical garden*. 1982;124:48-49. In Russian
33. Krutskih EV, Litvinova NV, Golub VB. *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* ass. nova v del'te r. Volgi [*Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* Krutskih ass. nova in the river delta Volga]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk – Izvestiya of Samara scietific center of Russian academy of sciences*. 2013;15;3(7):2150-2152. In Russian
34. Gotshalk FI. Opyt zakrepleniya peskov i khozyaystvo v yuzhnoy polupustyne (Khosheutovskiy zakreplyaemyy uchastok Astrakhanskoy gubernii) [Experience of sand fastening and management in the southern semi-desert (Khosheutovskiy fastening site of the Astrakhan' province)]. *Sbornik statey po peshano-ovrazhnym rabotam*. Petrograd: 1915;4:1-124. In Russian
35. Vas'kovskiy NF. Lesnye kul'tury v Astrakhanskoy oblasti [Forest crops in the Astrakhan' region]. *Lesnoe khozyaystvo*. 1949;10:45-46. In Russian
36. Treshchevskiy IV, Kondrat'ev NP. O lesnykh kul'turakh Volgo-Akhtubinskoy poymy [About forest cultures of the Volga-Akhtuba floodplain]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Lesoinzhenernoe delo*. 1958;3:17-20. In Russian
37. Rubanov BV. Osobennosti sozdaniya lesokul'tur v Volgo-Ahtubinskoy poyme i del'te Volgi [Features of forest crops creating in the Volga-Akhtuba floodplain and the Volga delta]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1959;11:27-32. In Russian
38. Golub VB, Kuzmina EG. Communities of the all. *Bidenti frondosae–Salicion triandrae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley. *Byulleten': Samarskaya Luka*. 2004;15:194-204.
39. Akkerman AS, Novikov IA. Iz opyta sozdaniya lesnykh kul'tur na Volgo-Akhtubinskoy poyme [From the experience of forest crops creating in the Volga-Akhtuba floodplain]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1957;1:56-60. In Russian
40. Rozov KL. O rekonstruktsii vetlyannikov Volgo-Akhtubinskoy poymy [On the reconstruction of the willow forests of the Volga-Akhtuba floodplain]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1955;11:59-62. In Russian
41. Golub VB. Communities of the *Asparago-Salicion albae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley (*Galio rubiodis-Salicion albae* suball. nova). *Ukrains'kiy fitotsenologichnyy zbirnik. Ser. A. Fitosociologiya. Fitosociocentr*. 2001;1(17):17-28.
42. Litvinova NV. Istoriya i posledstviya introduktsii *Fraxinus pensylvanica* Marshal v Astrahanskom gosudarstvennom zapovednike [History and consequences of the introduction of *Fraxinus pensylvanica* Marshall in the Astrakhan state reserve]. *Trudy Mordovskogo*

- gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha. 2022;31:207-221. doi: 10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-31-207-221 In Russian
43. Laktionov AP. *Rod 1 (5472) Elaeagnus L. – Lokh. Flora Nizhnego Povolzh'ya. T. 2. Razdel'nolepestnye dvudol'nye rasteniya* [Flora of the Lower Volga region. T. 2. Dicotyledonous plants]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018. pp. 371-376. In Russian
44. Golub VB, Kuz'mina EG. Soobshchestva s dominirovaniem *Elaeagnus angustifolia* v doline Nizhney Volgi [Communities with *Elaeagnus angustifolia* predominating in the Lower Volga Valley]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. Spetsial'nyy vypusk. Chast' 2. "Prirodnoe nasledie Rossii"*. 2004;317-322. In Russian
45. Rusakova EG, Zabolotnaya MV. Osnovnye drevesnye porody lesnogo fonda Astrahanskoy oblasti [Basic wood species of forest resources of Astrakhan region]. *Estestvennyye nauki*. 2011;1(34):22-31. In Russian
46. Radkevich VA. Velikiy shelkovyy put' [***]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 240 p. In Russian
47. Golub VB, Bondareva VV. Soobshchestva klassa *Salicetea purpureae* v doline Nizhney Volgi [Plant communities of the class *Salicetea purpureae* in the Lower Volga Valley]. *Fitoraznობrazie Vostochnoy Evropy – Phytodiversity of Eastern Europe*. 2017;11(2):21-57. In Russian

Информация об авторах:

Чувашов Андрей Викторович – инженер-исследователь лаборатории исследования экосистем Самарского федерального исследовательского центра РАН, Института экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия).

E-mail: andrei.chuwashov@yandex.ru

Голуб Валентин Борисович – д-р биол. наук, профессор, г.н.с. лаборатории исследования экосистем Самарского федерального исследовательского центра РАН, Института экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>

E-mail: vbgolub2000@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Andrey V. Chuwashov, Research engineer, Laboratory of Research Ecosystem, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences (Tolyatti, Russian Federation).

E-mail: andrei.chuwashov@yandex.ru

Valentin B. Golub, Dr. Sci. (Biol.) Professor, Laboratory of Research Ecosystem, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences (Tolyatti, Russian Federation)

ORCID: <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>

E-mail: vbgolub2000@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 22.12.2023.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.2 (571.16)

doi: 10.17223/19988591/64/7

Гнездовая биология большой синицы *Parus major* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири

Борис Дмитриевич Куранов¹, Олег Генрихович Нехорошев²,
Сергей Васильевич Килин³

^{1, 2, 3} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>, Kuranov@seversk.tomsknet.ru

² oleg@green.tsu.ru

Аннотация. Проведен анализ репродуктивных показателей большой синицы в подзоне подтаежных лесов на юго-востоке Западной Сибири. Материалы собраны в 1983–2019 гг. в окрестностях Томска (56°28' с.ш., 84°54' в.д.), с. Киреевск Томской области (56°22' с.ш., 84°05' в.д.) и д. Ломачевка Кемеровской области (56°08' с.ш., 86°50' в.д.). В хвойных, смешанных и мелколиственных лесах обследовано 297 гнезд, промерено 2 194 яйца. При плотности развески гнездовий 107 шт. / 10 га средний показатель заселенности по всем типам насаждений составил 4,3%, а плотность гнездования – 4,7 пары / 10 га. Начало наиболее ранней кладки в среднем приходится на 3 мая (20 апреля–14 мая), медиана начала кладки – на 12 мая. Вторые кладки имели 12,2% пар, успешно выкормивших первый выводок. Размер первых и ранних кладок – $11,92 \pm 0,12$, вторых – $8,29 \pm 0,53$ яйца; длина яиц – $18,07 \pm 0,02$ мм, максимальный диаметр – $13,76 \pm 0,01$ мм, объем – 1747 ± 3 мм³, индекс округленности яиц – $76,21 \pm 0,02\%$. Доля успешных гнезд от общего количества первых, повторных и вторых кладок составляет 67,7%, успешность размножения в начатых кладках любой дальнейшей судьбы – 63,1%, доля неразвившихся яиц – 7,9%, частичный отход птенцов – 8,0%. Продуктивность первых и ранних кладок составляет 10,03 $\pm$ 0,18 слетка на успешную попытку и 6,77 $\pm$ 0,35 слетка на попытку размножения. Размеры кладки и выводка, число птенцов на попытку и успешность размножения больше у птиц в смешанном лесу. По сравнению с европейской частью ареала у вида в Западной Сибири статистически значимо больше размер кладки, объем яиц и размер выводка ($p < 0,001$), а успешность размножения и количество птенцов на попытку размножения значимо не отличаются.

Ключевые слова: репродуктивные показатели, влияние биотопа, влияние весенней температуры, Томская область, Кемеровская область

Источник финансирования: работа выполнена на средства программы повышения конкурентоспособности ТГУ «Приоритет-2030» с использованием научного оборудования УНУ «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» НИ ТГУ при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (RF----2296.61321X0043, 13.УНУ.21.0005, соглашение № 075-15-2021-672) и в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Благодарности: Авторы благодарят А.В. Артемьева за помощь при написании статьи.

Для цитирования: Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология большой синицы *Parus major* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 143–162. doi: 10.17223/19988591/64/7

Original article
doi: 10.17223/19988591/64/7

Breeding biology of the great tit *Parus major* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia

Boris D. Kuranov¹, Oleg G. Nekhoroshev², Sergei V. Kilin³

^{1,2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>, Kuranov@seversk.tomsknet.ru

² oleg@green.tsu.ru

Summary. We analyzed the results of long-term studies (1983–2019) of breeding biology of the great tit (*Parus major*) in the sub-taiga forest subzone of the south-eastern part of Western Siberia. Data were collected in the surroundings of Tomsk (56°28'N, 84°54'E, 90–100 m a.s.l.), the village Kireyevsk (Tomsk oblast, 56°22'N, 84°05'E, 90 m a.s.l.) and the village Lomachevka (Kemerovo oblast, 56°08'N, 86°50'E, 190 m a.s.l.). In total we examined 297 nests, 2194 eggs were measured.

Nest-boxes were placed in deciduous (aspen-birch and birch), mixed (pine-birch-aspen) and coniferous (pine and Siberian pine) forests. The density of nest-boxes in all types of forests was 107/10 ha. Nest-box occupation average rate was 4.3% and population average density was 4.7 pairs /10 ha. In deciduous forests tits occupied nest-boxes more often (6.3%) than in mixed (3.6%), and coniferous forests (4.0%).

The mean long-term date of the earliest egg laying was May 3 (20 April–14 May); the median laying date was May 12. A long-term advancement of laying dates was revealed ($r = -0.54$, $p < 0.05$). That was consistent with a significant trend to warming in April ($r = 0.63$, $p < 0.05$). The dependence of date of earliest egg laying (y) on year (x) is described by linear regression equation: $y = 574.6 - 0.27x$ ($R^2 = 0.27$, $p < 0.01$, $n = 27$). Thus, the annual shift in the beginning of egg laying averaged 0.3 days.

Full clutches started no later than 30 days from the date of appearance of the first egg in the season contained 7–16 eggs. The mean clutch size is 11.92 ± 0.12 eggs ($n = 202$) (See Table 1). The clutch size decreases in the row (line): mixed (12.59 ± 0.15) – coniferous (11.77 ± 0.22) – deciduous forests (11.15 ± 0.23). In all comparison pairs the differences are statistically significant (See Table 2). The clutch size decreased along breeding season and amounts to 0.62 eggs per decade. The dependence of the clutch size (y) on the date of appearance of the first egg (x) is described by the linear regression equation: $y = 12.41 - 0.062 \cdot x$ ($R^2 = 0.28$, $p < 0.001$).

The mean length of eggs (L) 18.60 ± 0.02 mm, the maximum diameter of eggs (B) 13.83 ± 0.01 mm. The volume of eggs calculated from the formula: $V = 0.51 \cdot LB^2$ [18] was 1747 ± 3 (1234 – 2151) mm³. The egg sphericity index (shape index) calculated from the formula: $S = (B/L) \cdot 100$ [19] is 76.21 ± 0.02 (65.50 – 84.42) %, $CV=3.83\%$. The volume of eggs and the index are negatively correlated ($r = -0.15$, $p < 0.05$), so there is a weak but statistically significant tendency to increase the sphericity index of eggs with

a decrease in their volume. The volume of eggs in contrast to the size of the clutch is maximum in deciduous forests and decreases in the row (line): deciduous ($1761 \pm 6 \text{ mm}^3$) – coniferous ($1750 \pm 7 \text{ mm}^3$) – mixed forests ($1740 \pm 4 \text{ mm}^3$). In pair deciduous – mixed forests the differences are statistically significant ($p < 0.01$) (See Table 2).

12.2% females laid second clutches after a successful first breeding cycle. This is noticeably less compared to European populations of the species located at latitude similar to the study area: 28.1% at Ryazan region [6] and 63.4% at Moscow region [7].

The share (proportion) of successful nests where, at least, one young fledged in first, replacement and second clutches is 67.7%. From 2407 eggs, 1773 chicks (nestlings) hatched and 1519 fledglings flew out. The success of incubation is 73.7%, (hatched chicks /eggs in nests where at least one egg was laid), feeding (fledglings / hatched chicks) – 85.7%, breeding (fledglings / eggs in nests where at least one egg was laid) – 63.1%. Predators ravaged 16.0% of nests, in which they destroyed 10.3% of eggs and 4.2% of chicks. 12.1% of nests were abandoned; losses were 6.8% of eggs and 2.1% of nestlings. The wrynecks (*Jynx torquilla*) threw out 4.3% of the nests; losses were 3.0% of the eggs. Embryonic mortality in nests survived to hatching was 7.9%, partial mortality of nestlings was 8.0% of total number of hatched nestlings. Reproductive success in successful nests (first, replacement and second clutches) was 84.1%, the embryonic mortality – 7.9%, and the partial mortality of chicks – 8.3%. The maximum breeding success is observed in mixed forests (66.9%), the minimum is in deciduous forests (55.9%), and the value of the index in coniferous forests is an intermediate values (62.2%).

The mean number of fledglings in first, replacement and second clutches per successful attempt and breeding attempt are 10.03 ± 0.18 and 6.77 ± 0.35 , respectively. The maximum brood size is observed in mixed forests (10.54 ± 0.22), the minimum is in a deciduous one (9.06 ± 0.36), and the value of the index in coniferous forests is an intermediate values (9.89 ± 0.40). A similar trend is observed in respect to the number of chicks per breeding attempt: mixed forests (7.85 ± 0.48), deciduous forests (5.09 ± 0.60), and coniferous forests (6.68 ± 0.79) (See Table 3, 4).

In the European part of the great tit's range, in the latitude range of 55–60° N close to our study area clutch size (first breeding cycle) varies in limits 8.20–11.64 eggs [6, 25, 35, 37–44] and according to our calculations the average is 9.69 ± 0.18 eggs, which is significantly less than in Western Siberia (11.92 ± 0.12 eggs) ($p < 0.001$). The mean egg volume in European population in latitude range of 55–60° N varies in limits 1654–1712 mm^3 [41, 43, 46–48] ($n = 9$), and according to our calculations the average is $1675 \pm 7 \text{ mm}^3$, which also is significantly less than in Western Siberia.

The overall breeding success in first, replacement and second nests (fledglings / eggs in nests where, at least, one egg was laid) in the latitude range 50°–67° N in Europe varies in limits 41.6–73.9% [6, 8, 25, 43, 44, 50–56]. According to our calculations this index the average is 62. 0% ($n = 20$), which almost coincides with our data for Western Siberia (63. 1%).

In Europe, in the latitude range of 55–60° N the brood size in first breeding cycle varies in limits 6.81–10.20 [6, 7, 37, 52, 54, 57] and according to our calculations the average is 7.72 ± 0.33 ($n = 10$), which is significantly less than that of the species in our study area (10.03 ± 0.18) ($p < 0.001$). The observed differences in brood size (2.31 chicks) are close to those of the clutch size in the European part of the species' range and the southeastern part of Western Siberia (2.23 eggs). According to our calculations, the number of chicks per attempt in first breeding cycle in the European populations of the species in the specified latitude interval is 6.24 ± 0.38 ($n=10$) [6–8, 25, 39, 44, 52, 54, 55, 57] and does not differ significantly from our data for Western Siberia (6.77 ± 0.35).

The paper contains 4 Tables and 57 References.

Keywords: reproductive indices, biotop influence, spring temperature influence, Tomsk region, Kemerovo region

Funding: The study was performed at the expense of the TSU competitiveness improvement program "Priority-2030" using the scientific equipment of the UNU "System of experimental bases located along the latitudinal gradient" of the TSU Research Institute with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (RF----2296.61321X0043, 13.UNU.21.0005, agreement No. 075-15-2021-672) and within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FSWM-2020-0019).

Acknowledgments: We thank A.V. Artemyev for help in writing the paper.

For citation: Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV. Breeding biology of the great tit *Parus major* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:143-162. doi: 10.17223/19988591/64/7

Введение

Многие виды птиц-дуплогнездников служат модельными объектами для широкого спектра исследований на различных уровнях: от клеточного до биоценотического. На примере этой группы птиц получили освещение многие фундаментальные проблемы популяционной биологии, такие как топические, трофические и другие связи дуплогнездников, а также использование их в качестве биоиндикаторов естественных и антропогенных изменений в среде обитания [1].

Большая синица (*Parus major* (L., 1758)) имеет большой евроазиатский гнездовой ареал, который включает в себя почти всю Европу и значительную часть Азии, по широте он растянут от Турции до севера Скандинавии, а по долготе – от Атлантического океана до побережья Охотского моря [2]. Вид часто используют в качестве модельного объекта в популяционных исследованиях благодаря тому, что его легко привлечь на контролируемые территории с помощью развешивания искусственных гнездовых. Большая синица хорошо изучена в европейской части ареала, и ряд работ посвящен анализу репродуктивных показателей вида и влиянию на них абиотических и биотических факторов [3–8]. Сравнительному анализу гнездовой биологии большой синицы в естественном и урбанизированном ландшафтах Томской области посвящены работы Б.Д. Куранова [9], Б.Д. Куранова и А.Г. Карташева [10] и С.И. Гашкова [11]. Данные по размножению вида в южной части Кемеровской области приводят А.С. Родимцев и Л.К. Ваничева [12], лесостепном ландшафте Новосибирской области – В.М. Чернышов [13]. Однако до настоящего времени отсутствуют обобщающие работы по гнездованию большой синицы на юго-востоке Западной Сибири, касающиеся анализа плотности гнездования, сроков размножения, величины кладки, оологических показателей, успешности и продуктивности размножения, а также сравнительного анализа гнездования вида в различных местообитаниях. Настоящая работа, основанная на многолетних наблюдениях в Томской и Кемеровской областях, позволит в определенной степени заполнить этот пробел. Цель данного исследования – популяционный анализ репродук-

тивных показателей большой синицы в юго-восточной части Западной Сибири, а также их сравнение с аналогичными данными по европейской части ареала вида.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 1983–2020 гг. на трех ключевых участках: окрестностях г. Томска (56°28' с.ш., 84°54' в.д., 90–100 м над ур. м.), с. Киреевск Кожевниковского района Томской области (56°22' с.ш., 84°05' в.д., 90 м над ур. м.) и д. Ломачевка Ижморского района Кемеровской области (56°08' с.ш., 86°50' в.д., 190 м над ур. м.). Киреевск находится в 60 км от Томска в западном направлении, Ломачевка – в 120 км к юго-востоку от Томска. Район исследования входит в состав подтаежной подзоны лесной зоны Западной Сибири и относится к переходному району от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам (Ильина и др., 1985) [14]. Ломачевский участок расположен на границе подтаёжных лесов и лесостепи [15, 16].

Гнездование большой синицы в искусственных гнездовьях (ИГ) на томском участке изучено в 1986–2020 гг. (13 лет), киреевском – в 1984–2019 гг. (15 лет), ломачевском – в 1983–1996 гг. (14 лет). В окрестностях Томска ИГ разместили в двух местообитаниях. Первое представляло собой зрелый осиново-березовый лес с примесью сосны, с хорошо развитым вторым ярусом из черемухи, ивы, шиповника и караганы. Второе находилось в зрелом припоселковом кедровнике с редким подлеском из рябины и березы. У Киреевска ИГ развешали в средневозрастных сосновых, сосново-березово-осиновых, березово-осиновых насаждениях и зрелом березняке. В сосновом, смешанном и березово-осиновом лесу второй ярус состоял из редких рябин и кустов волчьей ягоды, в березовом – из редкого подроста березы и сосны. В окрестностях Ломачевки наблюдения проводили в средневозрастном березово-осиново-сосновом лесу с преобладанием мелколиственных пород и относительно слабо развитым подлеском из ивы, черёмухи, черной и красной смородины, шиповника и таволги.

Для привлечения большой синицы использовались дощатые ИГ двух типов: синичники с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см² и скворечники – 50 мм и 196 см² соответственно. В разные годы в окрестностях Томска под наблюдением было 50 синичников и 50–110 скворечников, близ Киреевска – 50–305 синичников и 70–100 скворечников, около Ломачевки – 50–230 скворечников. Гнездовья располагались в две параллельные линии. На всех площадках расстояние между соседними ИГ и линиями составило 30 м. В расчет включали 30 м полосу вдоль линий (по 15 м с каждой стороны), а к их протяженности добавляли 30 м (по 15 м от крайних ИГ). Плотность раскладки составила 107 шт. / 10 га.

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учет гнезд, прослеживали их судьбу, а также сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Всего обследовано 297 гнезд, промерено 2 194 яйца.

Ежегодные сроки начала размножения определяли по появлению первого яйца в наиболее раннем гнезде. Для расчета средней многолетней даты начала откладки яиц использовали объединенные данные за весь период наблюдений. С этой целью учитывали кладки, начатые не позднее 30 дней от даты появления первого яйца в сезоне, что позволяет исключить влияние на результаты расчетов случаев повторного размножения [17]. Кладки, начатые не позднее 30 дней от даты появления первого яйца в сезоне, отнесены к первым и ранним. О наличии второго цикла размножения судили по встречам меченых самок ($n = 3$), а также появлению новой кладки после вылета птенцов в том же или соседнем пустом ИГ и учету сроков начала размножения в конкретном сезоне ($n = 14$).

Для обследованной популяции большой синицы на основе индивидуальных данных по каждому гнезду рассчитаны среднемноголетние значения следующих показателей: эмбриональная смертность (суммарное количество яиц неоплодотворенных и с погибшими эмбрионами / количество яиц с известным результатом вылупления, %); успешность насиживания (количество вылупившихся птенцов / количество отложенных яиц, %); успешность выкармливания (количество вылетевших птенцов / количество вылупившихся птенцов, %); успешность размножения (количество вылетевших птенцов / количество отложенных яиц, %); количество птенцов на попытку размножения (количество вылетевших птенцов / количество самок, приступивших к откладке яиц); количество птенцов на успешную попытку размножения, или размер выводка (количество вылетевших птенцов / количество самок со слетками). Под «частичным» отходом птенцов понимали гибель отдельных птенцов выводка, не связанную с хищничеством. К успешным относили гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец.

Объем яиц вычисляли по формуле: $V = 0,51 \cdot LB^2$, где L – длина яйца, B – максимальный диаметр [18]. Индекс округленности определяли по формуле: $S = (B/L) \cdot 100$ [19]. Для таких показателей, как размер кладки, длина, максимальный диаметр, индекс округленности и объем яиц, размер выводка, количество птенцов на попытку размножения, рассчитывали среднее значение и ошибку среднего ($M \pm m_M$). Сравнение средних величин проводили по критерию Стьюдента. Для оценки связи и зависимости переменных применяли линейный корреляционный анализ Пирсона и простой регрессионный анализ. При анализе зависимости величины кладки от даты начала откладки яиц за многолетний период использовали метод совмещения временных рядов. Для этого дате начала первой кладки в каждом сезоне присваивали нулевое значение. Другим парам присваивали ранг, соответствующий числу дней отставания от начала первой кладки. Обработка первичных данных проведена с помощью пакета программ STATISTICA 8.0.

Результаты исследования и обсуждение

Заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования. Естественная плотность гнездования большой синицы в хвойных и мелколист-

венных лесах окрестностей Томска находится в пределах 5,0–11,5 пары/км² [20]. Развеска искусственных гнездовий позволила увеличить плотность гнездования вида в районе исследования. Средний показатель заселенности ИГ по всем типам насаждений составил 4,3%, плотность гнездования – 47,0 пары/км². В лиственном лесу синицы занимали ИГ чаще (6,3%), чем в смешанном (3,6%) и хвойном (4,0%). В европейской части ареала также прослеживается предпочтение видом лиственных лесов и древостоев с преобладанием лиственных пород [8]. На заселенность ИГ в однотипных древостоях может влиять близость города. Так, лиственные насаждения в пригородной зоне Томска заселялись лучше (8,9%), чем сходный биотоп в киреевском участке, расположенном в нескольких километрах от поселка (4,8%). На наш взгляд, повышение плотности гнездования большой синицы в пригороде объясняется значительной синантропностью вида в Сибири и выбором для гнездования территории вблизи города, где зимовочные условия наиболее благоприятные [10]. В условиях северо-запада России большая синица также предпочитает гнездиться в лесах, расположенных поблизости от зимовочных стадий, в частности, в окрестностях крупных городов [8].

В Европе при сходной с районом наших работ плотности развески ИГ их заселенность большой синицей в Рязанской области (лиственные, смешанные и хвойные леса в Окском заповеднике) составила 4,04% [6], Московской области (смешанные и сосновые леса) – 10,3% [21], Куршской косе (смешанные леса) – 14,1% [22], юго-западе Финляндии (смешанные леса) – 16,5% [23], юго-востоке Швеции (лиственные леса) – 23,0% [24, 25], центральной Польше (лиственные леса) – 13,1% [26], Чехии (сосняки) – 23,0% [27]. При плотности развески ИГ 180 / 10 га в лиственном лесу в Германии, что почти в 2 раза больше, чем в районе работ, плотность гнездования вида составила 420 пар / 1 км² [28]. В Нидерландах (лиственный лес) при плотности развески ИГ, в 3 раза меньшей по сравнению с районом исследования (39 ИГ/10 га), плотность гнездования вида составила 228 пар / 1 км² [29]. Отмеченная тенденция увеличения плотности гнездования большой синицы в ИГ в западной части ареала по сравнению с районом наших работ, по-видимому, связана с более высокой естественной численностью вида в подтаежных и широколиственных лесах Европы. Так, в хвойных и смешанных насаждениях Московской области значение данного показателя составило 14–21 пару / км² [30], в смешанных лесах Калининградской обл. – 5–48 пар / км² [31], в лиственных лесах Беловежского национального парка в Польше – 30–50 пар / км² [32], в смешанных и лиственных лесах южной Швеции и Нидерландов соответственно 65,5 [33] и 127 пар / 1 км² [34].

Сроки размножения. Начало наиболее ранних кладок в разные годы отмечалось с 20 апреля по 14 мая и в среднем пришлось на 3 мая ($n = 27$). Амплитуда колебания даты появления первой кладки за весь период наблюдений составила 24 дня. На более высокой широте в Приладожье (60°46' с.ш.) годовые колебания данного показателя больше – 33 дня [8]. Дата появления первой кладки в сезоне отрицательно связана со средней температурой воздуха третьей декады апреля ($r = -0,66$, $p < 0,05$, $n = 27$). Сходная зависимость

($r = -0,64$, $p = 0,03$) наблюдается также у томской городской популяции большой синицы [11]. Самая поздняя кладка, состоящая из 6 яиц, начата 24 июля 1989 г. в ломачевском участке, а гнездование завершилось успешным вылетом 4 птенцов. Соответственно, общая потенциальная продолжительность периода начала размножения в районе исследования составила 94 дня.

Медианная дата начала кладок, появившихся в течение 30 дней после появления наиболее ранней в сезоне, приходится на 12 мая ($n = 230$). У обследованной популяции вида наблюдается многолетний тренд смещения сроков появления первой кладки на более ранние даты ($r = -0,54$, $p < 0,05$, $n = 27$), что согласуется с увеличением средней температуры воздуха апреля в годы наших наблюдений ($r = 0,63$, $p < 0,05$, $n = 27$). В период 1983–1992 гг. средняя дата появления первой кладки пришлась на 7 мая, в 1993–2002 гг. – на 4 мая, в 2003–2012 гг. – на 30 апреля, в 2013–2020 гг. – на 29 апреля. Таким образом, за все время наблюдений сроки начала размножения вида сдвинулись на 8 дней. Зависимость даты появления первого яйца (y) от года наблюдения (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 574,6 - 0,27x$ ($R^2 = 0,27$, $p < 0,01$), т.е. ежегодное смещение начала откладки яиц составило в среднем 0,27 дня. Аналогичная тенденция (0,2 дня в год) также отмечена у томской городской популяции большой синицы в период с 1993 по 2022 г., составив в целом 6 дней [11]. Смещение сроков размножения большой синицы на более ранние сроки в период с 1951 по 2000 г. отмечено в западной Палеарктике, однако это явление не носило повсеместного характера [35, 36].

Величина кладки и оологические параметры. Первые и ранние полные кладки содержали от 7 до 16 яиц (табл. 1). Наиболее часто встречались гнезда с 11–13 яйцами. Средняя кладка составила $11,92 \pm 0,12$ яйца ($n = 202$). Её размер снижается в ряду: смешанные – хвойные – лиственные насаждения (табл. 2). Во всех парах сравнения различия статистически значимы. Наши данные относительно величины кладки в разных местообитаниях отличаются от аналогичных материалов по европейской части ареала вида. В обзоре И. Санца [37] показано, что максимальная кладка у большой синицы в Европе наблюдается в лиственных лесах, минимальная – в хвойных, а в смешанных насаждениях показатель имеет промежуточное значение, хотя на севере Европы биотопические различия в размере кладки могут нивелироваться [8]. Мы не считаем, что меньший размер кладки у синиц в лиственном лесу района исследования указывает на низкое качество данного местообитания. Объём яиц у птиц в этом биотопе больше, чем в хвойниках и смешанных насаждениях (см. табл. 2), что свидетельствует о хороших трофических условиях в лиственном лесу. По-видимому, различия в величине кладки в разных древостоях связаны с неучтенными обстоятельствами, в частности, с особенностями возрастной структуры изученных группировок вида.

У обследованной популяции большой синицы характерно постепенное снижение величины кладки в течение гнездового сезона, которое составляет 0,62 яйца за декаду. Зависимость размера кладки (y) от даты появления первого яйца (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 12,41 - 0,062x$

($R^2 = 0,28$, $p < 0,001$). Сезонная скорость снижения размера кладки у вида в районе исследования меньше, чем у птиц на юге Новосибирской области – 0,8 яйца за декаду [13], и больше, чем у вида в Приладожье, – 0,43 яйца за декаду [8].

Таблица 1 [Table 1]

Размер кладки у большой синицы *Parus major*
[Clutch size in the Great tit]

Показатель	Число яиц в кладке [Number of eggs in clutch]										Всего [Total]
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Кладок с данным числом яиц, абс. / % [Clutches with a given number of eggs, n / %]	3/ 1,5	4/ 2,0	7/ 3,5	22/ 10,9	42/ 20,8	45/ 22,3	51/ 25,2	16/ 7,9	10/ 4,9	2/ 1,0	202/ 100,0

Таблица 2 [Table 2]

Размер кладки и объем яиц у большой синицы *Parus major* в разных насаждениях
[Clutch size and egg volume in the Great tit at different forests]

Насаждения [Forests]	Число гнезд [Number of nests]	Величина кладки [Clutch size]	Число яиц [Number of eggs]	Объем яиц, мм ³ [Volume of eggs, mm ³]
Хвойные [Coniferous]	48	11,77 ± 0,22	477	1 750 ± 7
Смешанные [Mixed]	87	12,59 ± 0,15	1 427	1 740 ± 4
Лиственные [Deciduous]	67	11,15 ± 0,23	460	1 761 ± 6

В обзоре И. Санца [37] показано, что связь величины кладки с широтой в европейской части ареала большой синицы нелинейная, и максимальное число яиц птицы откладывают в зоне между 55 и 60° с.ш., а к северу и югу от нее кладка уменьшается. В данном интервале, в пределах которого находится район наших работ, кладка в первом цикле размножения варьирует в пределах 8,20–11,64 яйца [6, 25, 35, 37–44], и в среднем равна 9,69 ± 0,18 яйца ($n = 33$). Это статистически значимо меньше, чем в районе исследования, а также в других районах Сибири: Красноярском крае (заповедник «Столбы») – 10,90 ± 0,22 [45], Кемеровской области – 11,01 ± 0,22 [12], Новосибирской области – 12,51 ± 0,22 [13], окрестностях Томска – 12,13 ± 0,19 яйца [11].

Большая синица относится к видам, у которых часть пар способна произвести 2 кладки за сезон после первого успешного гнездования. В европейской части ареала прослеживается тенденция сокращения частоты вторых кладок при продвижении на север [37], хотя широтные различия часто сглаживаются под влиянием других факторов: особенностей биотопа, плотности гнездового населения, возрастного состава популяции и т.д. [8]. Вторые кладки у вида в районе исследования – редкое явление. За всё время наблюдений отмечено 17 таких случаев, что составило 12,2% от числа пар, успешно завершивших первый гнездовой цикл. Это заметно меньше по сравнению с европейскими популяциями вида, находящимися на сходной с районом исследования широте: 28,1% в Рязанской области [6] и 63,4% в Московской

области [7]. Вторые кладки в районе исследования содержали 4–12, в среднем $8,29 \pm 0,53$ яйца ($n = 17$), что меньше, чем у птиц в Новосибирской области ($9,91 \pm 0,24$) [13]. По материалам С.И. Гашкова [11], основанным на данных кольцевания ($n = 14$) и учета сроков размножения ($n = 38$) в период 1993–2022 гг., вторые кладки у большой синицы в парках Томска и его окрестностях наблюдались ежегодно (в 19 годах из 29). Их доля от числа успешных первых кладок составила 6,0%, причем в естественных местообитаниях второй цикл гнездования наблюдался в 3 раза чаще (14,5%), чем в городе (5,1%). На юге Кемеровской области второй репродуктивный цикл также выражен ежегодно и отмечен у небольшого числа пар [12]. В лесостепи на юге Новосибирской области во втором цикле участвует около 60% пар, выкормивших первый выводок [13].

Длина яиц у большой синицы в районе исследования составила $18,07 \pm 0,02$ (16,00–20,30) мм, максимальный диаметр – $13,76 \pm 0,01$ (12,00–14,90) мм, объем – $1\,747 \pm 3$ (1 234–2 151) мм³ ($n = 2\,194$ яйца), коэффициенты вариации длины, диаметра и объема 3,9, 2,7 и 7,6% соответственно. Объем яиц в отличие от размера кладки больше у синиц в лиственном лесу (см. табл. 2). В паре сравнения лиственные – смешанные древостои различия статистически значимы ($p < 0,01$). Таким образом, увеличение размера кладки у птиц в смешанных и хвойных лесах сопровождается снижением у них объема яиц.

В отношении европейских популяций вида установлено, что объем яиц возрастает с широтой [41]. Поэтому, как и в случае с кладками, мы использовали для сравнения данные по участкам в интервале 55–60° с.ш. [41, 43, 46–48]. Средний объем яиц в этой зоне по нашим расчетам составил $1\,675 \pm 7$ (1 654–1 712) мм³ ($n = 9$), что статистически значимо меньше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). На других участках Западной Сибири объем яиц также больше среднеевропейского значения показателя: $1\,692$ мм³ в южной части Кемеровской области [12] и $1\,762 \pm 8$ мм³ в Новосибирской области [13].

Индекс округленности яиц в районе работ равен $76,21 \pm 0,02$ (65,50–84,42)%, $CV = 3,83\%$. Объем яиц и индекс формы связаны отрицательной зависимостью ($r = -0,15$, $p < 0,05$), т.е. прослеживается слабая, но статистически значимая тенденция увеличения округленности яиц при снижении их объема. Значение индекса формы у вида в южной части Кемеровской области – 76,32% [12] – близко к нашим данным, а в Новосибирской области – $76,88 \pm 0,12\%$ [13] – больше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). В Европе у большой синицы в пределах 55–60° с.ш. индекс округленности, рассчитанный по приведенным в литературе промерам длины и максимального диаметра яиц [41, 43, 46–48], варьировал от 74,38 до 76,55% и составил в среднем $75,22 \pm 0,22\%$ ($n = 9$). Это статистически значимо меньше ($p < 0,001$) по сравнению с нашими и другими аналогичными данными по Западной Сибири [12, 13], что свидетельствует о более удлиненной форме яиц у большой синицы в указанном интервале широт европейской части ареала вида.

Успешность и продуктивность размножения. Из 232 первых, повторных и вторых гнезд большой синицы с начатыми кладками 28 гнезд (12,1%)

были брошены, 37 (16,0%) разорены хищниками и 10 (4,3%) выброшены вертишейками. Доля гнезд, из которых вылетели птенцы, составила 67,7%. Из 2 407 яиц, включая незавершенные кладки, вылупилось 1 773 и вылетело 1 519 птенцов. Успешность насиживания составила 73,7%, успешность выкармливания – 85,7%, успешность размножения – 63,1%.

Хищниками уничтожено 10,3% яиц в неполных и завершенных кладках и 4,2% птенцов. Главным разорителем гнезд большой синицы в районе исследования является бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann 1769)). Регулярное использование бурундуком животной пищи на юго-востоке Западной Сибири особенно весной при нехватке семенных кормов отмечено Н.Г. Шубиным [49]. Наблюдались случаи уничтожения гнезд синиц большим пестрым дятлом (*Dendrocopos major* (L. 1758)), мелкими куньими (*Mustelidae*) и обыкновенной белкой (*Sciurus vulgaris* (L. 1758)). Кроме того, вертишейкой (*Jynx torquilla* (L. 1758)), которая является конкурентом большой синицы за гнездовья, выброшено с гнездами 3,0% яиц. Доля брошенных яиц составила 6,8%, птенцов – 2,1%. «Частичный» отход потомства, включающий эмбриональную смертность и гибель части выводка, не связанной с хищничеством, являются важными факторами гибели потомства. В гнездах, сохранившихся до вылупления птенцов, доля неоплодотворенных и неразвившихся яиц в сумме составила 7,9%, а частичный отход птенцов – 8,0% от общего количества вылупившихся птенцов. Таким образом, основными причинами отхода потомства у большой синицы на стадии откладки и насиживания яиц являются хищничество, эмбриональная смертность и бросание кладок, а на этапе выкармливания частичная птенцовая смертность заметно превышает потери от хищничества и оставления выводков. В гнездах, уцелевших до вылета, успешность размножения составила 84,1%, эмбриональная смертность – 7,9%, а частичный отход птенцов – 8,3%.

Максимальная успешность размножения наблюдается у птиц в смешанном лесу, минимальная – в лиственном, а значение показателя в хвойниках занимает промежуточное положение (табл. 3). В лиственных насаждениях по сравнению со смешанными древостоями больше доля брошенных яиц и птенцов, а также потери от хищничества и вертишейки. По сравнению с хвойниками в этом биотопе больше отход от вертишейки и бросания выводков. Обращает на себя внимание более частое оставление гнезд в лиственном лесу, по-видимому, связанное с гибелью взрослых птиц. Причины данного явления остаются неясными.

В других участках Сибири успешность размножения большой синицы выше, чем у птиц в районе исследования. Значение показателя у вида в Красноярском крае составило 63,6% [45], Кемеровской области – 69,6% [12], Новосибирской области – 71,5% [13]. В европейской части ареала вида в пределах 50–67° с.ш. общая успешность размножения в первых, повторных и вторых гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы находится в пределах 41,6–73,9% [6, 8, 25, 43, 44, 50–56]. Среднее значение показателя по нашим расчетам составило 62,0% ($n = 20$), что мало отличается от общей успешности размножения вида в районе исследования (63,1%).

Таблица 3 [Table 3]

Успешность и продуктивность размножения большой синицы *Parus major* в разных насаждениях (в скобках – размер выборки)
[Success and productivity of breeding in the Great tit at different forest, in brackets – sample size]

Насаждения [Forests]	Успешность размножения, % [Breeding success, %]	Величина выводка [Brood size]	Птенцов на попытку размножения [Fledglings per breeding attempt]	Успешность размножения в уцелевших до вылета гнездах, % [Breeding success in successful nests, %]
Хвойные [Coniferous]	62,2	9,89 ± 0,40 (27)	6,68 ± 0,79 (40)	87,1
Смешанные [Mixed]	66,9	10,54 ± 0,22 (76)	7,85 ± 0,48 (102)	83,2
Лиственные [Deciduous]	55,9	9,06 ± 0,36 (36)	5,09 ± 0,60 (64)	84,1

Количество птенцов на успешную попытку размножения (размер выводка) в первых и ранних кладках варьировало от 4 до 15 (табл. 4) и в среднем составило $10,03 \pm 0,18$ ($n = 139$). Число птенцов на попытку размножения в указанных гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы равно $6,77 \pm 0,35$ ($n = 206$). Максимальный размер выводка наблюдается в смешанном лесу, минимальный – в лиственных древостоях, а значение показателя в хвойниках занимает промежуточное положение (см. табл. 3). В паре сравнения лиственные – смешанные насаждения различия статистически значимы ($p < 0,01$). На величину выводка оказывают влияние размер кладки как стартовое условие и частичная смертность потомства. Суммарный отход потомства за счет эмбриональной и частичной птенцовой смертности у птиц в разных насаждениях существенно не отличается (см. табл. 3). Поэтому различия в размере выводка между изученными группировками вида следует связывать с меньшей величиной кладки у птиц в лиственных насаждениях (см. табл. 2). В европейской части ареала вида в пределах 55–60° с.ш. размер выводка в первом цикле размножения находится в пределах 6,81–10,20 [6, 7, 37, 52, 54, 57], а среднее значение показателя – $7,72 \pm 0,33$ ($n = 10$) – статистически значимо меньше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). Наблюдаемые различия (2,31 птенца) близки к таковым средних кладок у европейских и сибирских птиц (2,23 яйца). Таким образом, больший размер выводка в районе исследования в основном определяется различиями в величине кладки у вида в Европе и Сибири.

Таблица 4 [Table 4]

Размер выводка у большой синицы *Parus major*
[Brood size in the great tit]

Показатель	Число птенцов в выводке [Number of fledglings in brood]												Всего [Total]
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Выводков с данным числом птенцов, абс. / % [Broods with a given number of fledglings, n / %]	1/ 0,7	3/ 2,2	8/ 5,75	6/ 4,3	11/ 7,9	14/ 10,1	32/ 23,0	31/ 22,3	24/ 17,3	5/ 3,6	3/ 2,2	1/ 0,7	139/ 100

Количество птенцов на попытку размножения в первых и ранних кладках максимально в смешанном лесу, минимально – в лиственном древостое, а в хвойниках занимает промежуточное положение (см. табл. 3). В паре сравнения лиственные – смешанные насаждения различия статистически значимы ($p < 0,001$). На значение данного показателя влияют все факторы отхода потомства, а также размер кладки в качестве стартового условия. Как отмечалось выше, в лиственных насаждениях по сравнению со смешанными древостоями больше доля брошенных яиц и птенцов, а также потери от хищничества и деятельности вертишейки, а по сравнению с хвойниками больше отход от вертишейки и оставления выводков. Кроме того, меньший размер кладки у птиц в лиственных насаждениях является дополнительным фактором, снижающим количество птенцов на попытку размножения. Число птенцов на попытку размножения в первом цикле размножения у большой синицы в Европе варьирует в пределах 4,65–7,9 [6–8, 25, 39, 44, 52, 54, 55, 57]. Среднее значение показателя по нашим расчетам составило $6,24 \pm 0,38$ ($n = 10$), что не отличается значимо от аналогичных данных по юго-востоку Западной Сибири. Однако следует ожидать, что общая продуктивность размножения большой синицы в европейской части ареала за счет значительной доли вторых кладок будет выше по сравнению с районом исследования. Так, у вида в Приладожье общая продуктивность размножения составила 10,1 слетка на пару птиц за сезон и наряду с успешностью размножения была прямо связана с частотой бициклии [8].

Заключение

На основе многолетних исследований изучены репродуктивные показатели большой синицы в различных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири. В лиственном лесу синицы занимали ИГ чаще, чем в смешанных и хвойных древостоях. Сроки размножения отрицательно связаны со средней температурой воздуха третьей декады апреля. Отмечен многолетний тренд смещения сроков появления первой кладки на более ранние даты, что согласуется с увеличением средней температуры воздуха в апреле в годы наблюдений. В течение гнездового сезона наблюдается постепенное снижение величины кладки. Объем яиц и индекс формы связаны отрицательной зависимостью, что указывает на тенденцию увеличения округленности яиц при снижении их объема. Для изученной популяции большой синицы в отличие от европейских характерна незначительная частота вторых кладок. Основными причинами отхода потомства на стадии откладки и инкубации яиц по мере снижения их влияния на успех насиживания являются хищничество, эмбриональная смертность и бросание кладок. На этапе выкармливания частичная птенцовая смертность заметно превышает потери от остальных факторов отхода птенцов, таких как хищничество и оставление выводков. Размер кладки, число птенцов на попытку и успешную попытку размножения, успешность размножения в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы больше у птиц в смешанном лесу, а объем яиц

больше у синиц в лиственных древостоях. Группировка птиц в хвойном лесу по перечисленным показателям занимает промежуточное положение. Успешность размножения в уцелевших до вылета гнездах у птиц в разных насаждениях существенно не отличается.

По сравнению с европейской частью ареала вида, находящейся на сходной широте с районом исследования, у изученной популяции большой синицы статистически значимо больше величина кладки, объем яиц и размер выводка. Общая успешность размножения и количество вылетевших птенцов на попытку размножения в Европе и районе исследования статистически значимо не отличается.

Список источников

1. Гаврилов В.М., Лебедева Н.В., Ильина Т.А. Международная научная конференция «Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции» // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 4. С. 494–496. doi: 10.7868/S0044513415040066
2. Cramp S., Perrins C.M. Flycatchers to Shrikes. The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, 1993. Vol. VII. 577 p.
3. Kluyver H.N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // Ardea. 1951. Vol. 39. P. 1–135.
4. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе / пер. с англ. Б.Н. Сидорова; под ред. Н.П. Наумова. М. : Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.
5. Perrins C.M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. // J. Animal Ecology. 1965. Vol. 34. P. 601–647.
6. Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. М., 1987. Вып. 22. С. 3–21.
7. Лихачев Г.Н. Размножение и численность большой синицы (*Parus major*) на юге Московской области // Сибирский экологический журнал. 2002. № 6. С. 757–773.
8. Artemyev A.V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. P. 1–33.
9. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнезников // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 3. С. 429–438. doi: 10.1134/S1995425509030138
10. Куранов Б.Д., Карташев А.Г. Гнездовая экология птиц в урбанизированном ландшафте. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та систем упр. и радиотехники, 2023. 166 с.
11. Гашков С.И., Гриньков В.Г. Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 88–112.
12. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнезников на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
13. Чернышов В.М. Репродуктивные параметры большой синицы и белой лазоревки в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 5. С. 751–762.
14. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Е.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
15. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.
16. Хахалкин В.В., Захарченко А.В., Нехорошев О.Г. Ландшафтно-экологический анализ территории стационара «Ломачевка» как натурной модели // Вопросы географии Сибири. Томск, 1999. Вып. 23. С. 225–236.

17. Both C., Artemyev A.V., Blaauw B. et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier // *Proceeding of the Royal Society of London. B.* 2004. Vol. 271. P. 1657–1662. doi: 10.1098/rspb.2004.2770
18. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // *AUK.* 1979. Vol. 96, № 1. P. 73–77.
19. Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин : Валгус, 1988. 193 с.
20. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2015. № 4 (32). С. 91–106. doi: 10.17223/19988591/32/5
21. Лихачев Г.Н. Материалы по динамике численности птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях на юге Подмоскovie // *Труды Приокско-Террасного заповедника / отв. ред. Н.Ф. Реймерс. М. : Лесная промышленность, 1971. Вып. 5. С. 66–110.*
22. Шаповал А.П. Использование искусственных гнездовий птицами на Куршской косе // *Русский орнитологический журнал.* 2019. Т. 28, № 1777. С. 2514–2517.
23. Eeva T., Lehikoinen E., Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient // *Annales Zoologici Fennici.* 1997. Vol. 34, № 1. P. 61–71.
24. Nilsson J.-E. Resultat av 20ars holkstudier – framst rorande svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* // *Ornis Svecica.* 2008. Vol. 18, № 1. P. 52–64.
25. Nilsson J.-E. Numbers and breeding biology of the Great Tit *Parus major* – results of a 25year nest-box study // *Ornis Svecica.* 2011. Vol. 21. P. 123–132.
26. Wawrzyniak J., Gładalski M., Kaliński A., Bańbura M., Markowski M., Skwarska J., Zieliński P., Bańbura J. Differences in the breeding performance of great tits *Parus major* between a forest and an urban area: a long term study on first clutches // *The European Zoological Journal.* 2020. Vol. 87, № 1. P. 294–309. doi: 10.1080/24750263.2020.1766125
27. Porkert J., Gashkov S., Haikola J. et al. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* // *Journal of Ornithology.* 2014. Vol. 155, № 4. P. 1045–1057. doi: 10.1007/s10336-014-1092-2
28. Pampus M., Schmidt K.-H., Wiltshko W. Pair bond and breeding success in Blue Tits *Parus caeruleus* and Great Tits *Parus major* // *Ibis.* 2005. Vol. 147. P. 92–108.
29. Balen J.H. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats // *Ardea.* 1973. Vol. 55 (1-2). P. 1–93.
30. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука, 2005. 304 с.
31. Гришанов Г.В., Беляков В.В. Наземные позвоночные Калининградской области : справ. пособие. Калининград : Калинингр. гос. ун-т, 2000. 69 с.
32. Maziarz M., Wesołowski T., Hebda G., Cholewa M. Natural nest-sites of Great Tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // *Journal of Ornithology.* 2015. Vol. 156. P. 613–623. doi: 10.1007/s10336-015-1169-6
33. Nilsson S.G. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // *Ornis Scandinavica.* 1984. Vol. 15, № 3. P. 167–175.
34. van Balen J.H., Booy C.J.H., van Franeker J.A., Osieck E.R. Studies on Hole-Nesting Birds in Natural Nest Sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites // *Ardea.* 1982. Vol. 70. P. 1–24. doi: 10.5253/arde.v70.p1
35. Sanz J.J. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout western Palaearctic // *Global Change Biology.* 2002. Vol. 8. P. 409–422.
36. Visser M.E., Adriaansen F., van Balen J.H. et al. Variable responses to large-climate change in European *Parus* populations // *Proceeding of the Royal Society of London Series B.* 2003. Vol. 270. P. 367–372. doi: 10.1098/rspb.2002.2244
37. Sanz J.J. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits // *AUK.* 1998. Vol. 115, № 4. P. 1034–1051.
38. Лихачев Г.Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // *Орнитология. М. : МГУ, 1967. Вып. 7. С. 165–174.*

39. Orell M., Ojanen M. Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population // *Annales Zoologici Fennici*. 1983. Vol. 20. P. 77–98.
40. Паевский В.А. Демография птиц. Л. : Наука, 1985. 285 с.
41. Hörak P., Mänd R., Leivits A. Egg size in the great tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences // *Ornis Fennica*. 1995. Vol. 72. P. 97–114.
42. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Киров : Три-ада плюс, 2008. Т. 2: Воробьинообразные, ч. 2. 432 с.
43. Чичкова А.С. Особенности размножения птиц-дуплогнездников в условиях урбанизированной среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь : Перм. гос. ун-т, 2009. 23 с.
44. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // *Орнитология*. М. : МГУ, 1981. Вып. 16. С. 185–188.
45. Крутовская Е.А. Материалы к экологии птиц искусственных гнездовых заповедника «Столбы» // *Труды заповедника «Столбы»* / отв. ред. Г.В. Хорошко. Красноярск : Краснояр. кн. изд-во, 1966. Вып. 5. С. 232–267.
46. Ojanen M., Orell M., Vaisanen R.A. Egg and clutch sizes to four passerine species in Northern Finland // *Ornis Fennica*. 1978. № 55. P. 60–68.
47. Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц юго-востока Мещерской низменности. М. : ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1995. 168 с. (Труды Окского биосферного государственного заповедника; вып. 18).
48. Лысенков Е.В., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. Птицы Мордовии: оологические и нидологические материалы. Саранск : Мордов. гос. пед. ин-т, 2003. 139 с.
49. Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1991. 263 с.
50. Donner J., Mayer G. Die Abhangigkeit der Fortpflanzungrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise // *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1964. Vol. 10. S. 337–352.
51. Hörak P. Low fledgling success of urban Great Tits // *Ornis Fennica*. 1993. Vol. 70. P. 168–172.
52. Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis Fennica*. 2001. Vol. 78. P. 49–60.
53. Шутова Е.В. О вторых кладках большой синицы *Parus major* на севере европейской части России // *Русский орнитологический журнал*. 2005. Т. 14, № 285. С. 358–359.
54. Schölin K.G. En långtidsstudie av talgoxens *Parus major* häckningsbiologi i ett mellansvenskt blandskogsområde // *Ornis Svecica*. 2009. Vol. 19. P. 222–232.
55. Венгеров П.Д. Экология размножения большой синицы (*Parus major*) в островном лесу Центрального Черноземья (на примере Воронежского заповедника) // *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета*. 2018. № 1 (25). С. 9–24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. URL: http://vestospu.ru/archive/2018/articles/2_25_2018.pdf
56. Микляева М.А., Околелов А.Ю., Золотова О.М., Попова Е.Е., Козачек А.В. Влияние природно-техногенных условий ландшафта на формирование биологической гетерогенности популяций большой синицы (*Parus major* L.) // *Вопросы современной науки и практики*. 2021. № 1 (79). С. 51–59. doi: 10.17277/voprosy.2021.01.pp.051-059
57. Borgström E. Häckningsbiologiska rön från en långtidsstudie över en skandinavisk population av talgoxe *Parus major* // *Ornis Svecica*. 2007. Vol. 17. P. 65–74.

References

1. Gavrilov VM, Lebedeva NV, Il'ina TA. Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya "Ptitsy-duplognezdniki kak model'nyye ob"yekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii" [International Scientific Conference "Hollow-nesting birds as a model object in solving the problems of population ecology and evolution"]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2015;94(4):494-496. doi: 10.7868/S0044513415040066. In Russian

2. Cramp S, Perrins CM. Flycatchers to Shrikes. The Birds of the Western Palearctic. Vol. VII. Oxford university press; 1993. 577 p.
3. Kluyver HN. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. *Ardea*. 1951;39:1-135.
4. Lack D. The natural regulation of animal numbers. Sidorov BN, translated from English; Naumov NP, editor. Oxford, 1954 404 p. In Russian
5. Perrins CM. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Animal Ecology*. 1965;34: 601-647.
6. Numerov AD. Population ecology of the Great Tit (*Parus major*) in Oka Nature Reserve. *Ornitologiya*. 1987;22:3-21. In Russian, English summary
7. Likhachev GN. Breeding and Abundance of the Great Tit (*P. major*) in the South of the Moscow Region. *Sibirskiy ekologicheskij zhurnal*. 2002;6:757-773. In Russian, English summary
8. Artemyev AV. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast. *Avian Ecology and Behaviour*. 2008;14:1-33.
9. Kuranov BD. Nest Biology of Urban Populations of Cavity-Nesting Birds. *Contemporary Problems of Ecology*. 2009;2(3): 240-247. doi:10.1134/S1995425509030138
10. Kuranov BD, Kartashev AG. Gnezдовaja jekologija ptic v urbanizirovannom landshafte [Breeding ecology of birds in an urbanized landscape]. Tomsk: Tomsk State University Control Systems and Radioelectronics Publ.; 2023. 166 p. In Russian
11. Gashkov SI, Grinkov VG. Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:88-112 doi: 10.17223/19988591/61/4 In Russian, English Summary
12. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Breeding biology of hole-nesting birds in the south-east of Western Siberia. *The Russian Journal of Ornithology*. 2004;13(266):629-648. In Russian
13. Chernyshov VM. Reproductive parameters of great tit and azure tit in the Barabinsk forest-steppe (south of Western Siberia). *Sibirskij jekologicheskij zhurnal*. 2008;15(5):751-762. In Russian, English summary
14. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskii EA, 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
15. Isachenko AG. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
16. Hahalkin VV, Zaharchenko AV, Nehoroshev OG. Landshaftno-jekologicheskij analiz territorii stacionara «Lomachevka», kak naturnoj modeli [Landscape and ecological analysis of territory of the research place "Lomachevka" as a full-scale model]. *Voprosy geografii Sibiri*. Tomsk. 1999;23:225-236
17. Both C, Artemyev AV, Blaauw B. et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceeding of the Royal Society of London. B*. 2004;271:1657-1662. doi 10.1098/rspb.2004.2770
18. Hoyt DF. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *AUK*. 1979;96(1):73-77.
19. Mänd R. Intrapopulation variation of avian eggs. Tallin: Valgus Publ.; 1988. 193 p. In Russian, English summary
20. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):91-106. In Russian, English Summary doi: 10.17223/19988591/32/5
21. Likhachev GN. Materialy po dinamike chislennosti ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh na yuge Podmoskov'ya [Materials on the dynamics of the number of birds nesting in artificial nests in the South Moscow suburbs]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 5. Reymers NF, editor. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1971. pp. 66-110. In Russian
22. Shapoval AP. Ispol'zovanie iskusstvennykh gnezdovij pticami na Kurshskoj kose [The use of nesting boxes by birds on the Curonian Spit]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019;28(177):2514-2517. In Russian

23. Eeva T, Lehtikoinen E, Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient. *Annales Zoologici Fennici*. 1997;34(1):61-71.
24. Nilsson JE. Resultat av 20ars holkstudier – framst rorande svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*. *Ornis svecica*. 2008;18 (1):52-64.
25. Nilsson JE. Numbers and breeding biology of the Great Tit *Parus major* – results of a 25year nest-box study. *Ornis svecica*. 2011;21:123-132.
26. Wawrzyniak J, Gładalski M, Kaliński A, Bańbura M, Markowski M, Skwarska J, Zieliński P, Bańbura J. Differences in the breeding performance of great tits *Parus major* between a forest and an urban area: a long term study on first clutches. *The European Zoological Journal*. 2020;87(1):294-309. doi: 10.1080/24750263.2020.1766125
27. Porkert J, Gashkov S, Haikola J, Huhta E, Kaisanlahti-Jokimäki M-L, Kuranov B, Latja R, Mertens R, Numerov A, Rutila J, Sombrutski A, Zajrc J, Belskii E, Jokimäki J, Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology*. 2014;155(4):1045-1057. doi: 10.1007/s10336-014-1092-2
28. Pampus M, Schmidt KH, Wilschko W. Pair bond and breeding success in Blue Tits *Parus caeruleus* and Great Tits *Parus major*. *Ibis*. 2005;147:92-108.
29. Balen JH. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats. *Ardea*. 1973;55 (1-2):1-93.
30. Ravkin ES., Ravkin JuS. Birds of north Euroasian plains. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 304 p. In Russian
31. Grishanov GV, Beljakov VV. Nazemnye pozvonochnye Kaliningradskoj oblasti: Spravochnoe posobie [Terrestrial vertebrates of the Kaliningrad region: Reference book]. Kaliningrad: Kaliningrad State University Publ.; 2000. 69 p. In Russian
32. Maziarz M, Wesolowski T, Hebda G, Cholewa M. Natural nest-sites of Great Tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Journal of Ornithology*. 2015;156:613–623. doi 10.1007/s10336-015-1169-6
33. Nilsson SG. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*. 1984;15(3):167-175.
34. van Balen JH, Booy CJH, van Franeker JA, Osieck ER. Studies on Hole-Nesting Birds in Natural Nest Sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea*. 1982;70:1-24. doi: 10.5253/arde.v70.p1
35. Sanz JJ. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout western Palaearctic. *Global Change Biology*. 2002;8:409-422.
36. Visser ME, Adriaansen F, van Balen JH. et al. Variable responses to large-climate change in European *Parus* populations. *Proceeding of the Royal Society of London Series B*. 2003;270:367-372. doi: 10.1098/rspb.2002.2244
37. Sanz JJ. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits. *Auk*. 1998;115:1034-1051.
38. Likhachev GN. O velichine kladki nekotorykh ptits v tsentre evropeyskoy chasti SSSR [The clutch size of some birds in the center of the European part of the USSR]. *Ornitologiya*. 1967;7:165-174. In Russian
39. Orell M, Ojanen M. Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population. *Annales Zoologici Fennici*. 1983;20:77-98.
40. Paevskij VA. Demografija ptic [Demographics of birds] Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 285 p. In Russian
41. Hõrak P, Mänd R, Leivits A. Egg size in the great tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica*. 1995;72:97-114.
42. Sotnikov VN. Ptitsy Kirovskoy oblasti i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Vorob'inoobraznye [Birds of Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Sparrows. Ch. 2]. Kirov: OOO Triada plus Publ.; 2008. 432 p. In Russian
43. Chichkova AS. Osobennosti razmnzheniya ptic-duplognezdnikov v usloviyah urbanizirovannoj sredy [Peculiarity of reproduction of hollow-nesting birds in an urbanized

- environment] [CandSci. Dissertation Abstract, Zoology]. Perm': Perm' State University: 2009. 23 p. In Russian
44. Smirnov OP, Tjurin VM. K biologii razmnzhenija bol'shoj sinicy v Leningradskoj oblasti [Breeding Biology of the Great Tit *Parus major* in the Leningrad Region]. *Ornitologija*. 1981;16:185-188. In Russian
45. Krutovskaya EA. Materialy k ekologii ptits iskusstvennykh gnezdoviy zapovednika «Stolby» [Materials for ecology of birds in nest-boxes of the Stolby Nature Reserve]. *Trudy zapovednika «Stolby»* [Proceedings of the “Stolby” Nature Reserve]. Editor, Khoroshko GV. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1966; Vol. 5: 232-267. In Russian
46. Ojanen M, Orell M, Vaisanen RA. Egg and clutch sizes to four passerine species in Northern Finland. *Ornis Fennica*. 1978; 55:60-68.
47. Numerov AD, Prikloński SG, Ivanchev VP, Kotjukov JuV, Kashenceva TA, Markin YuM, Postel'nyh AV. Kladki i razmery jaic jugo-vostoka Meshcherskoj nizmennosti [Clutches and egg sizes of the south-east of the Meshcherskaya lowland]. In: *Trudy Okskogo biosfernogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Oka State Biosphere Reserve]. Moscow: TsNIL okhotnich'ego khozyaystva i zapovednikov Publ.; 1995; Vol. 18. 168 p. In Russian
48. Lysenkov EV, Lapshin AS, Spiridonov SN. Ptitsy Mordovii: oologicheskie i nidologicheskie materialy [Birds of Mordovia: oological and nidological materials]. Saransk: Mordov State Pedagogical Institute Publ.; 2003. 139 p. In Russian
49. Shubin NG. Ekologiya mlekopitayushchikh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Ecology of mammals of the south-east of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1991. 263 p. In Russian
50. Donner J, Mayer G. Die Abhängigkeit der Fortpflanzungsrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1964;10:337–352
51. Hörak P. Low fledgling success of urban Great Tits. *Ornis fennica*. 1993;70:168-172.
52. Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland. *Ornis fennica*. 2001;78: 49-60.
53. Shutova EV. O vtorykh kladkakh bol'shoj sinitsy *Parus major* na severe evropeyskoy chasti Rossii [About the Second Clutch of Great Tit *Parus major* in the Northern European Part of Russia]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14(285):358-359. In Russian
54. Schölin KG. En långtidsstudie av talgloxens *Parus major* häckningsbiologi i ett mellansvenskt blandskogsområde. *Ornis Svecica*. 2009;19:222-232.
55. Vengerov PD. Ekologiya razmnzheniya bol'shoj sinitsy (*Parus major*) v ostrovnom lesu Tsentral'nogo Chernozem'ya (na primere Voronezhskogo zapovednika) [Breeding Ecology of the Great Tit (*Parus major*) in the Central Black Earth Region Forest Outlier (on the Example of the Voronezh Nature Reserve)]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal*. 2018; 1(25):9-24. URL: http://vestospu.ru/archive/2018/articles/2_25_2018.pdf. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. In Russian
56. Miklyaeva MA, Okolelov AY, Zolotova OM, Popova EE, Kozachek AV. The Influence of Natural and Man-Made Landscape Conditions on the Formation of Biological Heterogeneity in the Population of the Great Tit (*Parus major* L.). *Voprosy sovremennoy nauki i praktiki*. 2021;1(79):51–59. doi: 10.17277/voprosy.2021.01.pp.051-059. In Russian, English Summary
57. Borgström E. Häckningsbiologiska rön från en långtidsstudie över en skandinavisk population av talgoxe *Parus major*. *Ornis Svecica*. 2007;17:65-74.

Информация об авторах:

Куранов Борис Дмитриевич – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии и экологии, в.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>
E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Нехорошев Олег Генрихович – н.с. лаборатории биологии и почвоведения Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Килин Сергей Васильевич – н.с. лаборатории наземных позвоночных НИИ биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Boris D. Kuranov, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Leading Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Oleg G. Nekhoroshev, Researcher, Laboratory of biology and soil science, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Sergei V. Kilin, Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

*Статья поступила в редакцию 17.05.2023;
одобрена после рецензирования 10.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 17.05.2023;
approved after reviewing 10.12.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 581.5:581.4:581.6:58.006:581.145:581.557:582.948

doi: 10.17223/19988591/64/8

Эколого-биологические особенности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири

Татьяна Николаевна Беляева¹, Алина Николаевна Бутенкова²,
Светлана Борисовна Романова³

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>, sbg-orangery@yandex.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения эколого-биологических особенностей редкого эндемичного вида *Mertensia sibirica* (Boraginaceae) при интродукции на юге Западной Сибири. Изучена система опыления, обеспечивающая ксеногамию. Установлена диогогамия в форме протерандрии, геркогамия. Выявлено, что вскрывание зрелых пыльников происходит в первый день цветения, а тычинки функционируют, в основном, на протяжении 2, редко 3 дней. Пыльцевые зёрна *M. sibirica* одиночные, 6(8)-бороздно-3(4)-поровые, мелкие. Физиологическая зрелость рыльца наступает на 2–3-й день от момента распускания цветка. Феноритмотип весенне-летнезеленый, устойчивый. Для вида характерно как семенное, так и вегетативное размножение. Процент плодообразования в разные годы составляет от 38,0 до 58,2% (в среднем 48%). Коэффициент продуктивности за годы исследований невысокий и составил в среднем 19,2%. Вид устойчив к абиотическим (выпадов растений за период наблюдений не отмечено) и биотическим факторам (листья могут повреждаться слизнями, однако данные повреждения не критичны). *M. sibirica* может быть рекомендован для выращивания в культуре как ценное декоративное растение для цветников в полутени.

Ключевые слова: биоразнообразие, антэкология, геркогамия, жизнеспособность пыльцевых зерен, коэффициент продуктивности, *Mertensia sibirica*, морфология пыльцевых зерен, протерандрия, феноритмотип

Источник финансирования: Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Романова С.Б. Эколого-биологические особенности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 163–176. doi: 10.17223/19988591/64/8

Ecological and Biological Features of *Mertensia sibirica* during Introduction in the South of Western Siberia

Tatiana N. Belaeva¹, Alina N. Butenkova², Svetlana B. Romanova³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>, tnbel17@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>, a.n.butenkova@mail.tsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>, sbg-orangery@yandex.ru

Summary. The objects of scientific interest include endemic, sub-endemic and relict species found among rare and endangered species of the Siberian flora, which are often used as valuable ornamental, medicinal, and honey plants. *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) is an East Siberian endemic species, a relict Pleistocene species, listed in the Red Books of Irkutsk Oblast, the Republic of Buryatia, and the Trans-Baikal Territory. The biology and ecology of *M. sibirica* are still poorly studied. The aim of this work was to study the ecological and biological features of *Mertensia sibirica* during its introduction in the Siberian Botanical Garden.

The plants for the study were collected in 2010 in natural habitats in Chita Oblast (Chikoy Range) and were then planted in the introduction site of the Siberian Botanical Garden (Tomsk) located in the subzone of the southern taiga of Western Siberia. The experimental work and observations were done within the period from 2016 to 2021. The antecological studies were carried out; seasonal rhythms of development and the reproductive biology were studied in accordance with the commonly used methodological guidelines; seed viability, pollen fertility and viability were determined; stigma receptivity to accept pollen was assessed; the morphology of pollen grains was studied.

When introduced in the subzone of the south of Western Siberia, *M. sibirica* exhibits a stable spring-summer green seasonal rhythm of development, typically grows in the second half of April and blooms from late May to June for 20–28 days. The study revealed the adaptation of *M. sibirica* flowers to entomophilic pollination, which is evidenced by the presence of primary (nectar, pollen) and secondary visual attractants (color, size of flowers collected in inflorescences), a long bloom period, and a number of morphological and dynamic adaptations that prevent autogamy (proterandry, hercogamy, etc.). The pollen grains of *M. sibirica* are single, 6(8)-furrowed-3(4)-porous, small. The fertility of pollen grains averaged 86%. The highest rate of viability of pollen grains (34.4%) was observed during germination on culture media supplemented with 15% sucrose. Seed and vegetative reproduction (by dividing the rhizome with renewal buds) and regular fruiting were observed. Self-seeding was not found. The number of flowers in the inflorescence varies from 8 to 52. Hemimericarps ripen at the end of July – the first half of August. Over the study years, the period from the beginning of blooming to the beginning of seed maturation averages 43–44 days. The percentage of fruit formation in different years ranges from 38.0 to 58.2% (with the average of 48%). The productivity index varies from 16.3 to 24.0%. *M. sibirica* exhibits an average of 19.2% of its potential for seed reproduction, which is due to an insufficient activity of pollinators when plants grow in a semi-shady area, a small number of normally developed hemimericarps, disturbance of embryogenesis, etc. To reduce seed yield losses caused by fruit shedding, the ripened hemimericarps should be regularly harvested. Seeds exhibit physiological dormancy, which can be terminated by cold stratification at +4 ... 5 °C for 1–1.5 months, followed by germination in the light. This increased the laboratory seed germination to 60.5% versus 10% in the control. The species is resistant

to abiotic and biotic factors and recommended for introduction into culture in the south of Western Siberia.

The article contains 4 Figures, 31 References.

Keywords: plant ecology, biodiversity, antecology, herkogamy, *Mertensia sibirica*, morphology of pollen grains, phenorhythmotype, productivity coefficient, proterandry, viability of pollen grains

Fundings: The study was carried out as part of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Belaeva TN, Butenkova AN, Romanova SB. Ecological and Biological Features of *Mertensia sibirica* during Introduction in the South of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:163-176. doi: 10.17223/19988591/64/8

Введение

Сокращение биологического разнообразия растений мировой флоры, связанное с научно-техническим прогрессом и загрязнением окружающей среды, относится к глобальным экологическим проблемам современности. Одной из базовых стратегий сохранения редких и исчезающих видов растений является их культивирование в ботанических садах, предполагающее формирование интродукционных популяций как резерва для последующей реинтродукции растений в природные ценозы [1]. Успешная интродукция малоисследованных редких и исчезающих видов растений невозможна без углубленного изучения их эколого-биологических особенностей.

Среди представителей сибирской флоры значительный научный интерес представляют эндемичные, субэндемичные и реликтовые виды, которые нередко являются ценными декоративными, лекарственными, медоносными растениями.

Mertensia sibirica (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) – восточносибирский эндемичный вид, занесенный в Красные книги Иркутской области [2], Республики Бурятия [3] и Забайкальского края [4]. Является реликтовым видом плейстоценового возраста, произрастает в лесах, залуговелых тундрах, по лесным опушкам, берегам галечников вдоль ручьев, на лугах, сырых скалах [5–6]. Приводится для провинции Шаньси (Shanxi) во «Флоре Китая» [7]. Гигромезофит, сциогелиофит [8].

Культивируется в ботанических садах Иркутска [2], Томска, Якутска, Новосибирска [9] и ряда других.

Виды рода *Mertensia* представляют несомненный практический интерес как оригинальные декоративные многолетники для использования в ландшафтном дизайне при создании групп растений под пологом деревьев и кустарников, декорирования берегов водоемов.

Антэкологические особенности представителей рода *Mertensia* исследовались у некоторых североамериканских видов. Так, у *M. fusiformis* Greene установлено успешное завязывание семян при перекрестном опылении

насекомыми и малое количество образующихся семян при самоопылении, обусловленное, вероятно, самонесовместимостью [10]. Shang-Yao Lin, J. Forrest [11] определили, что жизнеспособность пыльцевых зерен двух исследованных видов рода *Mertensia* (*Mertensia brevistyla* Watson и *M. fusiformis*) снижалась в дождливую погоду, а поникающие цветки обеспечивали экологическое преимущество по сравнению с горизонтальным положением цветков за счет минимизации воздействия повышенной влажности на пыльцу.

Анализ литературных источников показал, что биология и экология *M. sibirica* изучены слабо [12], что, учитывая перспективность вида для практического применения в озеленении, обуславливает актуальность проведенного исследования.

Цель работы – изучение эколого-биологических особенностей редкого эндемичного вида *Mertensia sibirica* при интродукции в Сибирском ботаническом саду.

Материалы и методы

Растения для исследований привлекались в 2010 г. из природных местобитаний Чикойского хребта в Читинской области, которые затем высаживали на интродукционном участке Сибирского ботанического сада (Томск), расположенном в подзоне южной тайги Западной Сибири, в количестве 10 экземпляров.

Экспериментальную работу и наблюдения проводили в период с 2016 по 2021 г. Ритм сезонного развития изучали в течение вегетационного периода по методикам И.Н. Бейдеман [13] и Р.А. Карпионовой [14]. В качестве методической основы для выявления антэкологических особенностей видов использовали работы К. Фегри, Л. ван дер Пейла [15], А.Н. Пономарева [16], Е.И. Демьяновой [17].

Исследование репродуктивной биологии было проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [18–19]. Коэффициент продуктивности ($K_{пр}$) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Процент плодообразования (ПП) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Для анализа использовали не менее 50 цветков и 50 плодов, от 15 до 30 генеративных побегов.

Жизнеспособность семян оценивали по показателю лабораторной всхожести в трехкратной повторности по 50 штук в каждой. Проращивание семян проводили в стеклянных чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре и после холодной стратификации на протяжении 30–40 дней. Исследование жизнеспособности пыльцы осуществляли по методике Д.А. Транковского [20] во влажной камере. Пыльцу проращивали при комнатной температуре на питательной среде с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30, 35%), агара (1%) и минеральных солей по методике, описанной James L. Brewbaker и Beyoung H. Kwack [21],

в следующих концентрациях: H_3BO_3 – 0,01%; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – 0,03%; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. За прорастанием пыльцы наблюдали, помещая чашку Петри на предметный столик микроскопа. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. Фертильность пыльцевых зерен определяли гистохимической реакцией на краситель ацетокармин [22]. Готовность рылец воспринимать пыльцу устанавливали с помощью реакции Робинсона на временных препаратах под стереоскопическим микроскопом МБС-10 [23].

Для исследований морфологии пыльцы использовали зрелые пыльники с живых растений и высушивали при комнатной температуре. Пыльца обработана с применением классического ацетолизного метода Эрдтмана [24]. Изучение морфологии пыльцевых зерен проводили на световом микроскопе Carl Zeiss AxioLab A1 (Zeiss, Германия) на временных глицериновых препаратах. Световые фотографии получены при увеличении $\times 1\,000$, электронные – в Томском региональном центре коллективного пользования с помощью системы с электронным и сфокусированными пучками Quanta 200 3D при увеличении от $\times 20\,000$ до $\times 50\,000$. Для съемки на электронном микроскопе высушенные образцы пыльцы закрепляли с помощью липкой ленты на специальном столике и напыляли золотом. Описание проводили по общепринятой схеме (тип и число апертур, форма и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра и др.). Измерения проведены на световых фотографиях с помощью программы AxioVision 4.8 в количестве не менее 30 зёрен. Для описания использовали терминологию, принятую в работах Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной [25] и П.И. Токарева [26].

Статистическая обработка полученных данных и построение графика выполнены в программе Excel (Microsoft Office, 2016), на графике представлены средние арифметические значения рассчитанных показателей.

Результаты исследования и обсуждение

В условиях таежной подзоны Западной Сибири *M. sibirica* отрастает во второй половине апреля, цветет в конце мая – июне в течение 20–28 дней. Феноритмотип – весенне-летнезеленый, устойчивый. В зависимости от погодных условий вегетационного периода размах сдвигов в календарных сроках начала цветения может составлять от 3 до 15 дней.

В качестве посетителей цветков *M. sibirica* зарегистрированы представители надсемейства Apoidea семейства Apidae рода *Bombus* Latreille (*B. lucorum* Linnaeus, *B. hortorum* Linnaeus и др.) и представители Diptera (Syrphidae). Для изученного вида характерны первичные аттрактанты – пыльца и нектар. Визуальными аттрактантами являются довольно крупные цветки с лазорево-синим колокольчатым спайнолепестным венчиком 14–16 мм длиной (в среднем 15 мм) и 0,8–1,1 см диаметром, хорошо заметные для насекомых-опылителей, сгруппированные в цимозные соцветия (завитки, собранные в тирс). Венчик дифференцирован на воронковидный отгиб и широкоую и длинную трубку.

Цветки *M. sibirica* функционируют в течение 9–11 дней. Бутон окрашен в розовый цвет (рис. 1). После распускания розовый колер сохраняется в окраске венчика на протяжении 1–2 дней, затем постепенно изменяется на лазорево-синий цвет. Пыльники вскрываются в первый день цветения, тычинки функционируют, в основном, на протяжении 2, редко 3 дней.

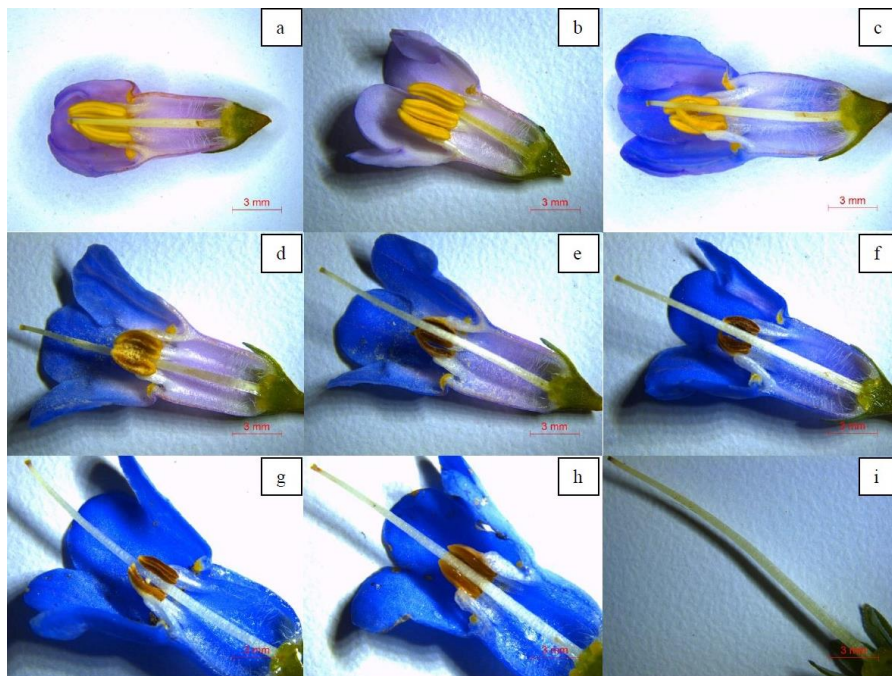


Рис. 1. Стадии развития цветка *Mertensia sibirica* (от бутона до опадения венчика):
 а – бутон; б – 1-й день цветения; в – 2-й день цветения; г – 3-й день цветения;
 е – 4-й день цветения; ф – 5-й день цветения; г – 6-й день цветения; h – 7-й день;
 i – 12-й день (опадение венчика)

[Fig. 1. Stages of development of the flower of *Mertensia sibirica* (from bud to corolla abscission):
 a - bud, b - 1st day of flowering, c - 2nd day of flowering, d - 3rd day of flowering, e - 4th day of flowering,
 f - 5th day of flowering, g - 6th day of flowering, h - 7th day, i - 12th day (corolla abscission)]

Пыльцевые зёрна *M. sibirica* одиночные, 6-(8)-бороздно-3-(4)-поровые, мелкие. Размер полярной оси (P) 15,9 (14,5–16,9) мкм, экваториальный диаметр (E) – 8,4 (7,1–9,6) мкм. Форма пыльцевых зёрен *M. sibirica* эллипсоидальная, гантелевидная (рис. 2, а, с, d). Отношение полярной оси к экваториальному диаметру (P/E) составляет 1,9 (1,47–2,35). Очертание в полярном положении округло-шестилопастное, овально-восьмилопастное (рис. 2, b, e). У 8-бороздно-4-поровых пыльцевых зерен часто полюса вытянуты в разных плоскостях (рис. 2, e). В экваториальном положении очертание сжато-эллиптическое или широко-эллиптическое, слегка сжатое на экваторе. Край на оптическом разрезе ровный. Е.М. Аветисян [27] и О.Д. Никифорова [28] в своих статьях форму пыльцы *Mertensia* называет коконообразной, слегка суженной в средней части.

Апертуры *M. sibirica* разнообразны. Борозды с порами чередуются с бороздами лишенными их (рис. 2, *f, g, h*). Борозды с порами большей частью короче борозд без пор. На оптическом срезе края борозд без пор расположены параллельно по всей длине, а у борозд с порами расширяются на экваторе на ширину поры. Пores овальные, вытянуты по экваториальной оси, размер пор 3,0 (2,93–3,50) мкм (экваториальная ось) $\times$ 1,6 (1,24–1,89) мкм (полярная ось). Толщина экины на полюсе составляет $\sim 0,61$ (0,47–0,70) мкм, слои неразличимы. На световом микроскопе скульптура пыльцевых зерен не видна.

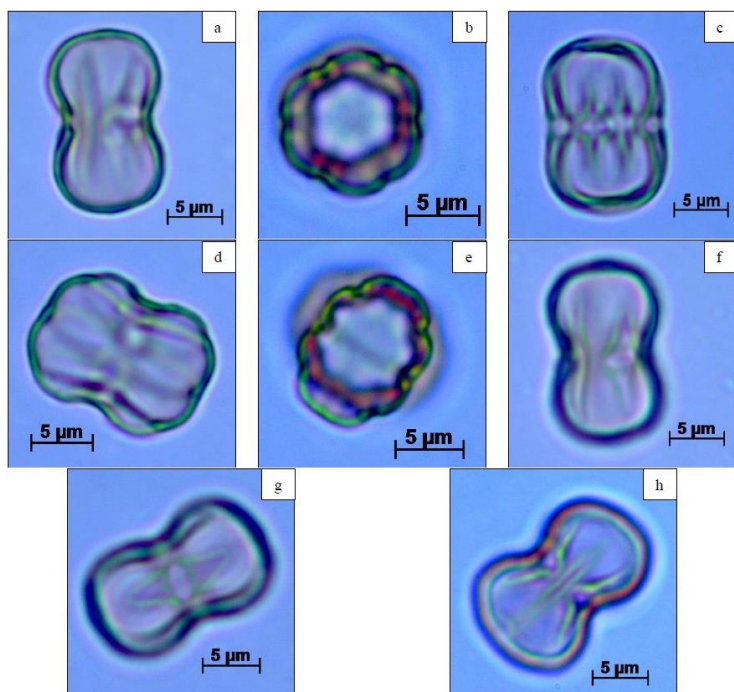


Рис. 2. Пыльцевые зёрна *Mertensia sibirica* (световой микроскоп)
[Fig. 2. Pollen grains of *Mertensia sibirica* (light microscope)]

Бугорчатая скульптура пыльцевых зёрен хорошо видна на фотографиях сканирующего электронного микроскопа (рис. 3). Бугорки невысокие, округлые или слегка заостренные, густо покрывают всю поверхность пыльцевых зерен. Борозды без пор узкие, часто сомкнуты по всей длине, борозды с порами расширяются по экватору на ширину поры, образуя при этом ромбическую форму. Края всех борозд обрамлены удлиненными зерновидными выростами экины, которые часто вытянуты параллельно экватору. «Зёрна» по размеру крупнее, чем бугорки основного покрова. Мембрана борозд почти гладкая (слегка шершавая). Pores овальные, вытянуты по экватору, часто пора прикрыта зернистой крышечкой или ее остатками. Проведенные исследования показали сходство в описании пыльцевых зерен с данными, приводимыми Е.М. Аветисян [27] и О.Д. Никифоровой [28].

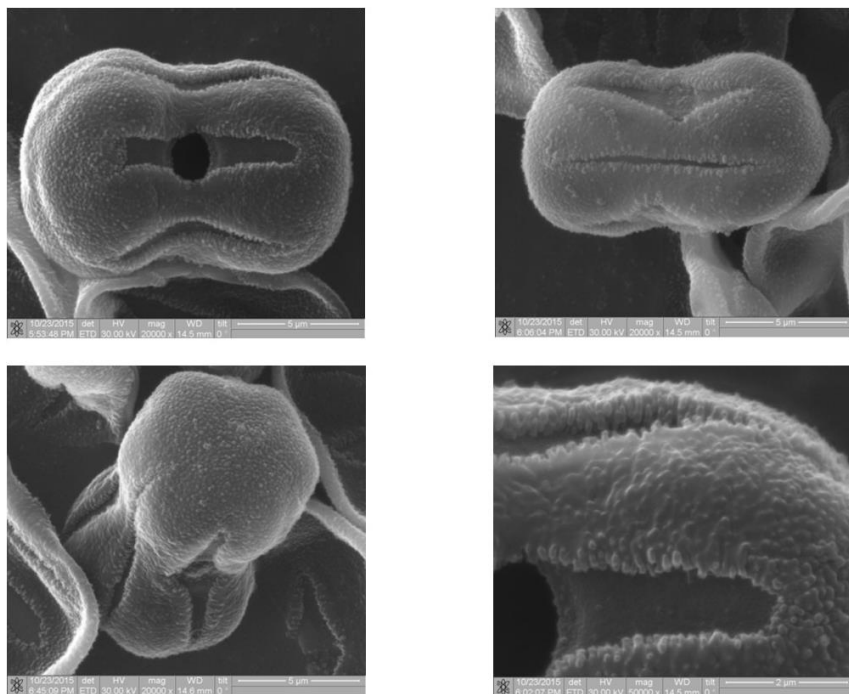


Рис. 3. Пыльцевые зёрна *Mertensia sibirica* (сканирующий электронный микроскоп)
[Fig. 3. Pollen grains of *Mertensia sibirica* (scanning electron microscope)]

Фертильность пыльцевых зерен составила в среднем 86,0%. Наиболее высокие показатели жизнеспособности пыльцевых зерен (34,4%) отмечены при проращивании на питательных средах с концентрацией сахарозы 15% в 2017 г., что несколько выше результатов, полученных для некоторых американских видов рода на питательных средах с 5% сахарозой [11].

Физиологическая зрелость рыльца, определяемая возможностью прорастания на нем пыльцы, наступает на 2–3-й день от момента распускания цветка, то есть цветкам свойственна протерандрия: пыльники вскрываются в цветке раньше, чем рыльце готово к восприятию пыльцы. В 1-й день рыльце не выступает за пределы тычинок, на 2–3-й день длина рыльца достигает краев венчика, на 3–4-е сутки от момента распускания рыльце на 0,3–0,4 см длиннее венчика, на 5–6-е – на 0,6–0,8. Таким образом, на 2–3-й день от момента распускания цветка наблюдается пространственное разделение репродуктивных органов, что препятствует самоопылению. Венчик теряет декоративность на 5–7-й (8-й) день от начала распускания, опадение происходит на 9–11-й день.

Эремы созревают в конце июля – первой половине августа. По данным, приводимым О.Д. Никифоровой [6], эремы *M. sibirica* тетраэдрические, прикрепляются к низкопирамидальному гинобазису супрабазально, брюшной частью. Период от начала цветения до начала созревания семян составляет в среднем за годы исследований 43–44 дня, что близко к данным, приво-

димым Г.П. Семеновой [12] при интродукции вида в лесостепной зоне Западной Сибири (41 день).

Вид относится к короткостебельным [12] многолетним поликарпическим растениям с розеточными вегетативными побегами и генеративными побегами в среднем $36,3 \pm 0,2$ см высотой. Размножение семенное и вегетативное (делением корневища с почками возобновления). Самосев не обнаружен. Количество цветков в соцветии варьирует от 8 до 52. Процент плодобразования в разные годы составляет от 38,0 до 58,2% (в среднем 48%), что близко к результатам, приводимым для другого вида рода *M. fusiformis* (44,2%) в природных популяциях на территории Северной Америки [10]. Коэффициент продуктивности варьирует от 16,3 до 24,0% (рис. 4). Потенциальные возможности семенного размножения реализуются у *M. sibirica* в среднем на 19,2%, что, вероятно, обусловлено комплексом причин: недостаточной активностью опылителей при посадке растений на полутенистом участке, небольшим количеством нормально развитых эремов, значительная часть которых оказывается мягкой и раздавливается пинцетом, нарушением эмбриогенеза и др.

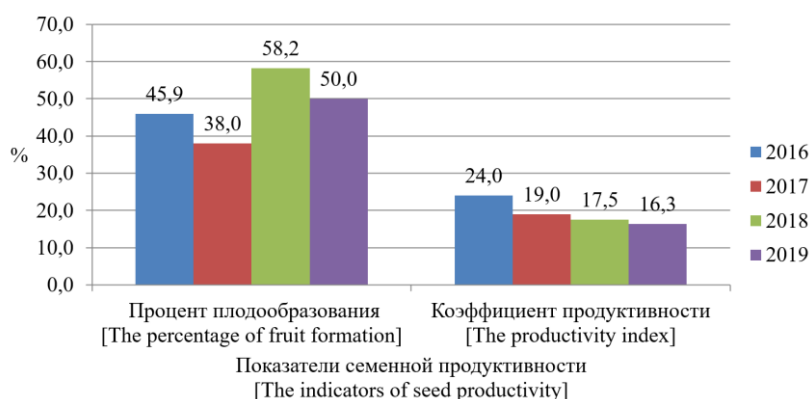


Рис. 4. Изменчивость интегральных показателей семенной продуктивности *Mertensia sibirica* при интродукции на юге Западной Сибири

[Fig. 4. Variability of the indicators of seed productivity in *Mertensia sibirica* during its introduction in the South of Western Siberia]

Семена обладают физиологическим покоем, В₁₋₂ (по М.Г. Николаевой [29]), для преодоления которого рекомендована холодная стратификация при температуре +4...5 °С в течение 1-1,5 мес с последующим проращиванием на свету, после чего лабораторная всхожесть семян возрастала до 60,5% против 10% в контроле.

На основе проведенных исследований установлена адаптация цветков *M. sibirica* к энтомофильному способу опыления, определяемая наличием нектара и пыльцы, продолжительным цветением, а также комплексом морфологических и динамических приспособлений, препятствующими автогамии (протерандрия, геркогамия и др.). Пространственным препятствием для попадания пыльцы на рыльце собственного пестика, возможно, является

также система сводиков, смыкающихся вокруг столбика над пыльниками. Так, по исследованиям, проведенным для видов рода *Symphytum* (Boraginaceae) [30], образующийся в цветке конус удерживает высыпаящуюся из пыльников пыльцу, не допуская ее попадания на выступающее из венчика рыльце. Литературных данных об антропоэкологических особенностях и семенной продуктивности *M. sibirica* нами не обнаружено.

Полученные данные по срокам прохождения основных фаз и особенностям прорастания семян близки к полученным при интродукции вида в ЦСБС СО РАН (Новосибирск) Г.П. Семеновой [12], которая относит его к легкоинтродуцируемым, среднеперспективным для культивирования растениям.

При интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири *M. sibirica* характеризуется устойчивым феноритмом и регулярно плодоносит. Для снижения потерь урожая семян ввиду осыпаемости плодов уборку эремов необходимо проводить периодически по мере их созревания [31]. Вид устойчив к абиотическим (выпадов растений за период наблюдений не отмечено) и биотическим факторам (листья могут повреждаться слизнями, однако данные повреждения не критичны). Отнесен к устойчивым, перспективным для интродукции многолетникам. Полученные данные могут быть использованы для разработки рекомендаций по введению *M. sibirica* в культуру в других регионах.

Заключение

Проведенное антропоэкологическое исследование позволяет отнести *M. sibirica* к высокоспециализированным энтомофильным растениям. Феноритмотип – весенне-летнезеленый. Выявлены первичные (нектар, пыльца) и вторичные визуальные (окраска, размеры цветков, собранных в соцветия) аттрактанты для привлечения насекомых-опылителей. Установлена продолжительность тычиночной стадии в развитии цветка (3 дня). Наиболее эффективными приспособительными механизмами к перекрестному опылению являются гермогамия и диогамия. Вид устойчив к воздействию абиотических и биотических факторов и рекомендован для введения в культуру на юге Западной Сибири.

Список источников

1. Прокопьев А.С., Чернова О.Д., Беляева Т.Н., Катаева Т.Н. Редкие растения Сибири в культуре: видовое разнообразие, интродукционная оценка // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56 (4). С. 291–313. doi: 10.31857/S003399462004007X
2. Иванова М.М., Верховина А.В. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Иркутской области. Иркутск : Время странствий, 2010. С. 286.
3. Верховина А.В. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Республики Бурятия : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 490.
4. Попова О.А. Мертензия сибирская – *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. // Красная книга Забайкальского края. Растения. Новосибирск, 2017. С. 180–181.

5. Никифорова О.Д. Виды ряда *Sibiricae* рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, 2008. Ч. 3. С. 111–113.
6. Никифорова О.Д. Система рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Ботанический журнал. 2014. Т. 99 (7). С. 794–810.
7. Zhu G., Riedl H., Kamelin R.V. Boraginaceae // Flora of China. 1995. Vol. 16. P. 375–377.
8. Belayeva T.N., Butenkova A.N. Leaf blade anatomy of the rare Siberian flora species *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae) // Ukrainian Journal of Ecology. 2020. Vol. 10, № 5. P. 186–191. doi: 10.15421/2020_228
9. Куприянов А.Н., Банаев Е.В. Интродукция растений природной флоры Сибири. Новосибирск : ГЕО, 2017. 495 с.
10. Forrest J.R.K., Thomson J.D. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae), an early spring wildflower // American Journal of Botany. 2010. Vol. 97, № 1. P. 38–48. doi: 10.3732/ajb.0900083
11. Lin S.-Y., Forrest J.R.K. The function of floral orientation in bluebells: interactions with pollinators and rain in two species of *Mertensia* (Boraginaceae) // Journal of Plant Ecology. 2019. Vol. 12, № 1. P. 113–123. doi: 10.1093/jpe/rtx073
12. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск : ГЕО, 2007. 408 с.
13. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : метод. указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
14. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.
15. Фэгри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. М. : Мир, 1982. 379 с.
16. Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии. Л., 1969. С. 43–45.
17. Демьянова Е.И. Антэкология. Пермь : Пермский гос. ун-т, 2010. 116 с.
18. Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 258–262.
19. Цицин Н.В. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М. : Наука, 1980. 64 с.
20. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике (экологическая анатомия цветковых растений). М. : Т-во научных изданий КМК, 2005. 77 с.
21. Brewbaker J.L., Kwack B.H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. P. 859–865. doi: 10.2307/2439772
22. Пухальский В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М. : Колос, 2013. 198 с.
23. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Bd. 133. S. 181–211.
24. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений : (введение в палинологию). М. : Иностран. лит., 1956. I: Покрытосеменные. 486 с.
25. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1972. Т. 1. 171 с.
26. Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. : Изд-во КМК, 2002. 51 с.
27. Аветисян Е.М. Морфология микроспор бурачниковых // Труды ботанического института АН Армянской ССР. 1956. Т. 10. С. 7–66.
28. Никифорова О.Д. Морфология пыльцевых зерен некоторых родов из триб Trigopotideae и Myosotideae (Boraginaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 1. С. 37–51.

29. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.
30. Найда Н.М. Биология семенного размножения видов окопника (*Symphytum* L.) в условиях Северо-Запада Нечерноземной зоны Российской Федерации : дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 456 с.
31. Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н. Интродукция декоративных многолетников в южной тайге Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2020. 422 с.

References

1. Prokopyev AS, Chernova OD, Belyaeva TN, Kataeva TN. Rare siberian plants in cultivation: species diversity, cultivation assessment. *Plant Resources*. 2020;56(4):291-313. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S003399462004007X
2. Ivanova MM, Verkhosina AV. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti [Red Data Book of the Irkutsk Region]*. Irkutsk: Vremya stranstviy Publ.; 2010. p. 286. In Russian
3. Verkhosina AV. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *The Red Data Book of Republic of Buryatia: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi*. Ulan-Ude: Buryat Scientific Centre SB RAS Publisher; 2013. p. 490. In Russian
4. Popova OA. Mertenziya sibirskaya - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. [Siberian mertensia - *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil.]. In: *Krasnaya kniga Zabaykal'skogo kraya. Rasteniya [Red Book of the Trans-Baikal Territory. Plants]*. Novosibirsk; 2017. pp. 180-181. In Russian
5. Nikiforova OD. Vidy ryada Sibiricae roda Mertensia (Boraginaceae) [Species of a number of Sibiricae of the genus *Mertensia* (Boraginaceae)]. In: *Fundamental'nyye i prikladnyye problemy botaniki v nachale XXI veka. Materialy Vserossiyskoy konferentsii (Petrozavodsk, 22-27 sentyabrya 2008 g.). Chast 3. [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century. Materials of the All-Russian conference (Petrozavodsk, September 22-27, 2008). Part 3.]*. Petrozavodsk; 2008. pp. 111-113. In Russian
6. Nikiforova OD. System of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2014;99(7):794-810. In Russian, English summary
7. Zhu G, Riedl H, Kamelin RV. Boraginaceae. *Flora of China*. 1995;16:375-377.
8. Belaeva TN, Butenkova AN. Leaf blade anatomy of the rare Siberian flora species *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. (Boraginaceae). *Ukrainian Journal of Ecology*. 2020;10(5):186-191. doi: 10.15421/2020_228
9. Kupriyanov AN, Banayev YeV. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of natural flora of Siberia]. Novosibirsk: Academic publishing house "GEO"; 2017. 495 pp. In Russian
10. Forrest JRK, Thomson JD. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae), an early spring wildflower. *American Journal of Botany*. 2010;97(1):38-48. doi: 10.3732/ajb.0900083
11. Lin S-Y, Forrest JRK. The function of floral orientation in bluebells: interactions with pollinators and rain in two species of *Mertensia* (Boraginaceae). *Journal of Plant Ecology*. 2019;12(1):113-123. doi: 10.1093/jpe/rtx073
12. Semenova GP. Rare and endangered flora species of Siberia: biology and protection [Red-kiye i ischezayushchiye vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana]. Novosibirsk: GEO Publ.; 2007. 408 pp. In Russian
13. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskiye ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1974. 155 p. In Russian
14. Karpisonova RA. Travyanistyye rasteniya shirokolistvennykh lesov SSSR: Ekologo-floristicheskaya i introduktsionnaya kharakteristika [Herbaceous plants of broad-leaved forests

- of the USSR: Ecological, floristic and introduction characteristics]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 205 p. In Russian
15. Fegri K, Peil L. Osnovy ekologii opyleniya [Fundamentals of pollination ecology]. Moscow: Mir Publ.; 1982. 379 pp. In Russian
 16. Ponomarev AN. Predmet i nekotoryye aspekty antekologii [Subject and some aspects of antecology]. In: *Voprosy antekologii* [Questions of antecology]. Leningrad, 1969. pp. 43-45. In Russian
 17. Demyanova EI. Antekologiya [Antecology]. Perm; 2010. 116 pp. In Russian
 18. Zlobin YuA. Potentsialnaya semennaya produktivnost. Realnaya semennaya produktivnost [Potential seed productivity. Real seed productivity]. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. T. 3.* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3.]. St. Petersburg: World and Family Publ.; 2000. pp. 258-262. In Russian
 19. Tsitsin NV. Metodicheskiye ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov [Guidelines for the seed science of introduced species]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 pp. In Russian
 20. Barykina RP, Chubatova NV. Bol'shoi praktikum po botanike (ekologicheskaya anatomiya tsvetkovykh rasteniy) [Big workshop on botany (ecological anatomy of flowering plants)]. Moscow: Partnership of Scientific Publications KMK Publ.; 2005. 77 pp. In Russian
 21. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9):859-865. doi: 10.2307/2439772
 22. Pukhalskiy VA, Soloviev AA, Badaeva ED, Yurtsev VN. Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rasteniy [Workshop on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: KolosS Publ.; 2013. 198 pp. In Russian
 23. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode [The coloring reaction of the stigma, stigmatochromy, as a morpho-biological flower research method]. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* [Meeting reports of the Academy of Sciences mathematics and natural sciences class]. 1924;133:181-211. In German
 24. Erdtman G. Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (Vvedeniye v palinologiyu) I. Pokrytosemennyye [Morphology of pollen and plant taxonomy (Introduction to palynology) I. Angiosperms]. Moscow: Foreign Literature Publ.; 1956. 486 pp. In Russian
 25. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa i spory rasteniy flory yevropeyskoy chasti SSSR. T. 1 [Pollen and plant spores of the flora of the European part of the USSR. Vol. 1]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 171 pp. In Russian
 26. Tokarev PI. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zeren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow: Publishing house of KMK; 2002. 51 pp. In Russian
 27. Avetisyan EM. Morfologiya mikrospor burachnikovyykh [Morphology of borage microspores]. *Trudy botanicheskogo instituta AN Armyanskoy SSR* [Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Armenian SSR]. 1956;10:7-66. In Russian
 28. Nikiforova OD. Morphology of pollen grains of some genera of the tribes Trigonotideae and Myosotideae (Boraginaceae). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii* [Plant Life of Asian Russia]. 2008;1:37-51. In Russian
 29. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po proraschivaniyu pokoyashchikhsya semyan [A guide to germinating dormant seeds]. L.: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian
 30. Naida NM. Biologiya semennogo razmnozheniya vidov okopnika (*Symphytum* L.) v usloviyakh Severo-Zapada Nechernozemnoy zony Rossiyskoy Federatsii [Biology of Seed Reproduction of Comfrey Species (*Symphytum* L.) in the North-West of the Non-Black Earth Zone of the Russian Federation]. St. Petersburg, Pushkin; 1998. 456 pp. In Russian
 31. Belaeva TN, Butenkova AN. Introduktsiya dekorativnykh mnogoletnikov v yuzhnoy tayge Zapadnoy Sibiri [Introduction of decorative perennials in the southern taiga of Western Siberia]. Tomsk: TSU Publishing House; 2020. 422 pp. In Russian

Информация об авторах:

Беляева Татьяна Николаевна – д-р биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

E-mail: tnbel17@yandex.ru

Бутенкова Алина Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

Романова Светлана Борисовна – м.н.с. лаборатории тропических и субтропических растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>

E-mail: sbg-orangery@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Tatiana N. Belaeva, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: tnbel17@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4582-0291>

Alina N. Butenkova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: a.n.butenkova@mail.tsu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-1269>

Svetlana B. Romanova, Junior Researcher of the Laboratory of Tropical and Subtropical Plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: sbg-orangery@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1978-0305>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 12.10.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 12.10.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья
УДК 58.01/.07
doi: 10.17223/19988591/64/9

Влияние изменений климата на реакцию растений-интродуцентов в условиях юга Сибири

Надежда Сергеевна Зиннер¹, Анна Николаевна Некратова²,
Кристина Викторовна Тюлькевич³, Любовь Викторовна Буглова⁴

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

⁴ Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0363-0684>, zinner@inbox.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3087-6313>, aqulegia@gmail.com

³ <https://orcid.org/0009-0002-4531-0339>, kristinatulkevic6@gmail.com

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-9978-1569>, astro11@rambler.ru

Аннотация. Приведена статистически значимая оценка фенологических реакций многолетних лекарственных растений в условиях юга Томской области, скоординированная с показателями среднесуточных и среднемесячных температур. Фенологические реакции многолетних лекарственных растений были изучены с использованием стандартных методик наземных наблюдений в период с 1972 по 2022 г. Корреляционный анализ с рассчитанным коэффициентом корреляции Пирсона ($p < 0,005$) был применен для выявления связи между среднесуточными температурами и сроками наступления фенофаз. Установлены средние сроки наступления фенофаз у двух видов – *Tanacetum vulgare* L., *Althaea officinalis* L. – за пятьдесят лет. Оба вида характеризовались значительными колебаниями сроков наступления фенологических событий в первые десятилетия начала интродукционного эксперимента. Для *T. vulgare* установлено наличие отрицательной корреляции между признаками температуры и началом фаз цветения и плодоношения. Для *A. officinalis* установлена отрицательная корреляция между признаками среднесуточной температуры и началом фазы вегетации и бутонизации. Установленные особенности ритма роста и развития проявили разницу между реакциями вида, адаптированного к природно-климатическим условиям региона культивирования (*T. vulgare*), и вида, слабоустойчивого к условиям региона. В первом случае значение имели среднесуточные температуры для фаз цветения и плодоношения, во втором – среднесуточные температуры начала вегетационного сезона (*A. officinalis*). При анализе среднемесячных температур за период 1972–2022 гг. установлены достоверно значимые увеличения средних температур весенних и осенних месяцев.

Ключевые слова: экология растений, лекарственные растения, фенологическая реакция, изменение климата, адаптация, *Tanacetum vulgare* L., *Althaea officinalis* L., юг Западной Сибири

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Зиннер Н.С., Некратова А.Н., Тюлькевич К.В., Буглова Л.В. Влияние изменений климата на реакцию растений-интродуцентов в условиях юга Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 177–190. doi: 10.17223/19988591/64/9

The Influence of Climate Change on the Response of Introduced Plants in the Conditions of Southern Siberia

Nadegda S. Zinner¹, Anna N. Nekratova²,
Kristina V. Tyulkevich³, Liubov V. Buglova⁴

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

⁴ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0363-0684>, zinner@inbox.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3087-6313>, aqulegia@gmail.com

³ <https://orcid.org/0009-0002-4531-0339>, kristinatulkevich6@gmail.com

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-9978-1569>, astro11@rambler.ru

Summary. The aim of this study was to conduct a statistically significant assessment of the phenological reactions of perennial medicinal plants in the south of Tomsk Oblast coordinated with indicators of average daily and monthly temperatures. The work used classical research methods that were relevant and unchanged over fifty years of observation. The observations were carried out for fifty years on introduced plants that entered the period of generative development in 1972, after the individuals entered the postgenerative period of development and the cessation of generative function. The observations were carried out on their reproductions of the original individuals formed under the conditions of the south of Tomsk Oblast. The objects of research were species of medicinal plants introduced under the above conditions in the Siberian Botanical Garden: *Althaea officinalis* L., marshmallow, a perennial herbaceous plant of the Malvaceae family and *Tanacetum vulgare* L., tansy, a perennial herbaceous plant of the Asteraceae family. The phenological responses of perennial medicinal plants were studied using standard ground-based observational techniques from 1972 to 2022. The correlation analysis with the calculated Pearson correlation coefficient ($p < 0.005$) was used to identify the relationship between average daily temperatures and the timing of phenophases.

When analysing the results of meteorological monitoring of average monthly temperatures (conditionally divided by decades), reliably significant increases in average temperatures in the spring and autumn months were established: April from 1.3 to 4.5 °C over the last decade, August from 14.6 to 16.4 °C, October from 0.4 to 2 °C. In other cases, no clear trend towards an increase in average monthly temperatures over decades was found. When analysing changes in precipitation over decades, the most dramatic ones were noted in the summer months; no statistically significant trend toward an increase or decrease in precipitation over decades was established.

As a result of this study, the average timing of the onset of phenophases of *Tanacetum vulgare* L., *Althaea officinalis* L. individuals over fifty years under the conditions of an introduction experiment was determined. When analysing the timing of phenological events for *T. vulgare* in the south of Tomsk Oblast, it was established that the species goes through a full cycle of seasonal development with all phases successfully implemented. The average timing of the onset of vegetation in the south of Tomsk Oblast is at the beginning of May and is associated with a steady increase in air temperature above 0 °C, budding – at the beginning of July, flowering occurs at the end of July, fruiting is noted at the end of August. Using the standard deviation indicator, an attempt was made to establish a connection between the plasticity of the studied species and their phenological responses to climate change. The periods from 1972 to 1981 and from 2012 to 2022 were characterised by the greatest fluctuations in the standard deviation indicator for all phases of phenological development. However, over the

entire history of observations, the greatest changes in the timing of the onset of phenophases were noted for the flowering phase: minus 7 days per 10 years in the first decade and minus 5 days per 10 years in the last decade. The timing of the onset of the budding phase also shifted by 5 days over the first decade.

A. officinalis under the conditions of the south of Tomsk Oblast goes through a full development cycle; however, in some years, the fruiting process cannot be completed successfully, the seeds do not always have time to ripen, which can explain the high values of the standard deviation and deviation from the average long-term date of the onset of the phenological event. All phases of development were marked by significant fluctuations, and the phases of fruiting and budding - to the greatest extent. Spring re-growth under the conditions of Tomsk Oblast for *A. officinalis* L. begins at the end of May and is associated with a stable transition of temperatures through 5°C, budding begins in late June-early-mid July, flowering is noted in late July-early August, end of August- beginning of September. The most conservative characteristic in terms of standard deviation is the growing season during all the analysed periods; the largest fluctuations were noted for the fruiting phase in the decades 1981-1990 and 1991-2000. Over the entire history of observations, the greatest changes in the timing of the onset of phases were noted for budding: minus 13 days for the first decade and plus 14 days for the period 1991-2000 and the fruiting phase: minus 11 days for the first decade and minus 15 days for the period 1991-2000.

Both species were characterised by significant fluctuations in the timing of phenological events in the first decades of the beginning of the introduction experiment, perhaps this is due to actively ongoing adaptation processes or individual reactions to the conditions of the growing seasons. For *T. vulgare*, a negative correlation was established between temperature characteristics and the onset of the flowering and fruiting phases. For *A. officinalis*, a negative correlation was established between the average daily temperature and the onset of the vegetation and budding phases. The established features of the rhythm of growth and development showed the difference between the reactions of the species adapted to natural and climatic conditions of the cultivation region (*T. vulgare*) and the species weakly resistant to the conditions of the region (*A. officinalis*). In the first case, average daily temperatures for flowering and fruiting phases were of importance, in the second case – average daily temperatures of the beginning of the growing season. When analysing average monthly temperatures for the period 1972–2022, a significant increase in average temperatures of spring and autumn months were found.

The article contains: 2 Figures, 2 Tables, and 20 References.

Keywords: plant ecology, medical plants, phenological response, climate change, adaptation, *Tanacetum vulgare* L., *Althaea officinalis* L., south of Western Siberia

Fundings: The study was carried out as part of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Zinner NS, Nekratova AN, Tyulkevich KV, Buglova LV. The Influence of Climate Change on the Response of Introduced Plants in the Conditions of Southern Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:177-190. doi: 10.17223/19988591/64/9

Введение

В современном мире фитотерапия становится все более популярной и широко используется для профилактики и лечения различных заболеваний. Одним из основных методов лечения во многих странах является исполь-

зование традиционных растительных лекарственных средств. Однако многие виды ресурсных растений подвергаются сверхэксплуатации, заготовка этих растений превышает разрешенные пределы, не учитывая их биологические возможности для восстановления популяций [1]. Один из путей сохранения генетических ресурсов лекарственных растений – это их интродукция и подробное изучение адаптационных механизмов.

В Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета изучение и выращивание лекарственных растений было начато его первым директором, известным русским ботаником П.Н. Крыловым (с 1885 по 1890 г.), тогда было положено начало всестороннему исследованию лекарственных растений [2]. Интродукционное изучение лекарственных растений и последующая разработка агротехник выращивания остается одним из немногих путей сохранения природных популяций. Подробные исследования проводятся с модельными видами, прошедшими интродукционные испытания в течение от 15 до 20 лет: *Rhodiola rosea* L., *Hedysarum alpinum* L., *H. theinum* Krasnob., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich, *Serratula coronata* L., *Eupatorium cannabinum* L. и др. К настоящему времени коллекция лекарственных растений Сибирского ботанического сада ТГУ представлена более чем 300 видами, около 168 отнесены к устойчивым и высокоустойчивым в условиях юга Томской области [3]. Виды перспективных лекарственных растений обычно проходят адаптацию в первичном интродукционном эксперименте и затем включаются в промышленное растениеводство с разработанной агротехникой. Этот процесс сопровождается адаптацией видов лекарственных растений к природно-климатическим изменениям и в дальнейшем способствует их сортовыведению. Важно учитывать природно-климатические риски и в первую очередь влияние климатических изменений на адаптационные механизмы культивируемых видов. Проведенные тематические исследования и экспертные оценки подтверждают изменение климата, которое в настоящее время доминирует или, как ожидается, будет доминировать в динамике биоразнообразия в будущем. Некоторые последствия изменения климата являются прямыми, например, воздействие повышения температуры на живые организмы [4–7].

Использование фенологических наблюдений в подтверждении или оценке характера климатических изменений предпочтительно, поскольку дает возможность оценить реакцию растений в широком временном диапазоне, а также оценить степень, в которой фенофазы растений реагируют на локальные изменения температуры и осадков [8,9].

Фенологические реакции организмов как ежегодно повторяющиеся циклические репродуктивные процессы растений вырабатываются в результате длительного приспособления организма к внешним условиям и генетически детерминированы. Ритмичность развития растений отличается большей лабильностью по сравнению с морфологическими признаками. Изменения по признаку ритма развития, как и по химическим признакам, обычно предшествуют изменениям по морфологическим признакам. Фенологические наблюдения позволяют установить взаимообусловленный ритм

развития растений и среды и проявить адаптационный потенциал. Целью исследований было провести статистически значимую оценку фенологических реакций многолетних лекарственных растений в условиях юга Томской области, скоординированной с показателями среднесуточных и среднемесячных температур.

Материал и методы

Исследования проводились на экосистемной дендрологической территории Сибирского ботанического сада ТГУ, расположенной на Западно-Сибирской равнине в среднем течении реки Оби, юге Томской области.

Объекты исследований: *Althaea officinalis* L. (алтей лекарственный), многолетнее травянистое растение семейства Malvaceae, и *Tanacetum vulgare* L. (пижма обыкновенная), многолетнее травянистое растение семейства Asteraceae. Для анализа температурных изменений использовались данные Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – мирового центра данных с использованием массива данных по станции «Томск» [10] и данные интернет-портала Gismeteo [11–13]. Оценивались изменения среднемесячной температуры и количества осадков по десятилетиям, для месяцев апрель–октябрь установлен характер корреляции между среднесуточными температурами и сроками наступления фенофаз.

Изучение ритма сезонного развития проводили по общепринятой методике [14,15], методом наземных фенологических наблюдений регистрировали наступление основных фенологических фаз в период с 1972 по 2022 г. Фиксировали начало наступления фенофаз: вегетации, бутонизации, цветения, плодоношения. Методика наблюдения была неизменна в течение всего периода наблюдений. Наблюдения проводили в течение пятидесяти лет на интродуцированных особях, вступивших в период генеративного развития в 1972 г., после вступления особей в постгенеративный период развития и прекращении генеративной функции, наблюдения проводили на репродукциях исходных особей, сформировавшихся в условиях юга Томской области.

Полученные данные сроков фенофаз двух исследованных видов были проверены на нормальность распределения. Нормальность распределения данных проверялась отдельно для каждой фенофазы каждого вида изученных растений с использованием критерия Шапиро–Уилка. Корреляционный анализ с рассчитанным коэффициентом корреляции Пирсона ($p < 0,05$) применяли для выявления связи между среднесуточными температурами и сроками наступления фенофаз. Для возможности прогнозировать сроки изменения фенофаз от среднесуточных температур нами был использован регрессионный анализ с расчетом коэффициентов детерминации. Обработка полученных данных проводилась с использованием пакета программ Statistica-12 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA). Все графики и рисунки построены с использованием пакета программ MS Excel 2016.

Результаты исследования и обсуждение

По мнению разных авторов, растительные организмы неоднозначно реагируют на изменения климата, у некоторых видов повышение среднегодовой температуры вызывает сдвиг фенологических фаз, однако реакции не всегда однозначны и часто очень видоспецифичны [16]. Цель проведенного исследования – оценить реакцию лекарственных растений, находящихся в условиях интродукционного эксперимента и имеющих разные степени адаптации в течение длительного временного промежутка.

При анализе результатов данных метеорологического мониторинга среднемесячных температур [10], условно разбитых по десятилетиям, установлены достоверно значимые увеличения средних температур весенних и осенних месяцев: апреля – от 1,3 до 4,5 °С к последнему десятилетию, августа – от 14,6 до 16,4 °С, октября – от 0,4 до 2 °С. В остальных случаях не обнаружено четкой тенденции к увеличению среднемесячных температур по десятилетиям. При анализе изменения количества осадков по десятилетиям отмечены наиболее резкие изменения в летние месяцы, статистически значимой тенденции к увеличению или уменьшению количества осадков по десятилетиям не установлено (рис. 1).

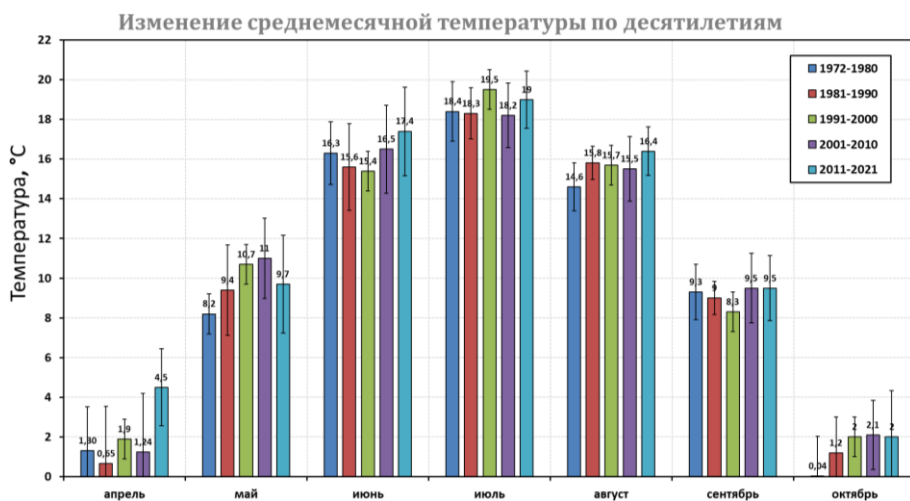


Рис. 1. Изменения среднемесячной температуры по периодам, условно десятилетиям, на юге Томской области

[Fig. 1. Changes in the average monthly temperature by periods, conditionally decades, in the south of Tomsk region]

При анализе многолетних реакций растений на климатические изменения выбраны виды, имеющие различный адаптационный потенциал в условиях Томской области. *Tanacetum vulgare* L. относится к феноритмотипу длительно вегетирующих весенне-летнезеленых многолетников с весенним сроком пробуждения и периодом зимнего покоя, в Томской области представлен часто и характеризуется как устойчивый вид [17, 18].

При анализе сроков наступления фенологических событий *T. vulgare* в условиях юга Томской области в течение пятидесяти лет установлены средние сроки наступления основных фенофаз (табл. 1). Вид проходит полный цикл сезонного развития, все фазы успешно реализуются. Показатели среднего квадратического отклонения некоторые авторы рассматривают как показатель пластичности или консервативности вида [19, 20]. Используя показатель среднего квадратического отклонения, сделана попытка установить связь между пластичностью изучаемых видов и их фенологическими реакциями на климатические изменения. Период с 1972 по 1981 и с 2012 по 2022 г. характеризовались наибольшими колебаниями показателя σ по всем фазам фенологического развития. Однако за всю историю наблюдений наибольшие изменения сроков наступления фенофаз отмечены для фазы цветения: минус 7 дней за 10 лет в первое десятилетие и минус 5 дней за 10 лет в последнее десятилетие. Сроки наступления фазы бутонизации также сдвинулись на 5 дней за первое десятилетие.

Таблица 1 [Table 1]

**Сроки наступления фенологических фаз *Tanacetum vulgare* L.
в условиях юга Томской области с 1972 по 2022 г.
[The timing of the onset of the phenological phases of *Tanacetum vulgare* L.
in the conditions of the south of the Tomsk region, 1972-2022]**

Период [Period]	Фаза развития [phase of phenological development]											
	Начало вегетации [Vegetation phase]			Бутонизация [Budding phase]			Цветение [Flowering phase]			Плодоношение [Fruiting phase]		
	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ
1972–2022	07.05			05.07			24.07			25.08		
1972–1981	06.05	15,6	–1	30.06	12,6	–5	31.07	18,5	7	28.08	34,3	3
1982–1991	08.05	5,0	1	08.07	6,0	3	27.07	8,7	3	25.08	7,7	0
1992–2001	07.05	7,5	0	07.05	6,6	2	24.07	5,7	0	24.08	7,1	–1
2002–2011	06.05	8,1	–1	04.07	5,5	–1	20.07	7,7	–4	25.08	8,1	0
2012–2022	08.05	8,9	1	04.07	9,1	–1	19.07	13,2	–5	22.08	14,5	–3

Примечание. σ – среднее квадратическое отклонение; δ – отклонение от средней многолетней даты наступления фенологического события.

[Note. σ – the mean square deviation; δ – is the deviation from the average long-term date of occurrence of a phenological event].

Средние сроки наступления вегетации в условиях юга Томской области приходятся на начало мая и связаны с устойчивым повышением температуры воздуха выше 0 °С, бутонизации – на начало июля, цветение наступает в конце июля, плодоношение отмечено в конце августа (рис. 2, А).

A. officinalis естественно не произрастает на территории Томской области, в Западной Сибири встречается в степных районах, интродуцируется во многих ботанических садах Сибири, в Томской области, характеризуется как слабоустойчивый вид [18]. Предположительно вид должен испытывать больший адаптационный стресс, чем *T. vulgare*.

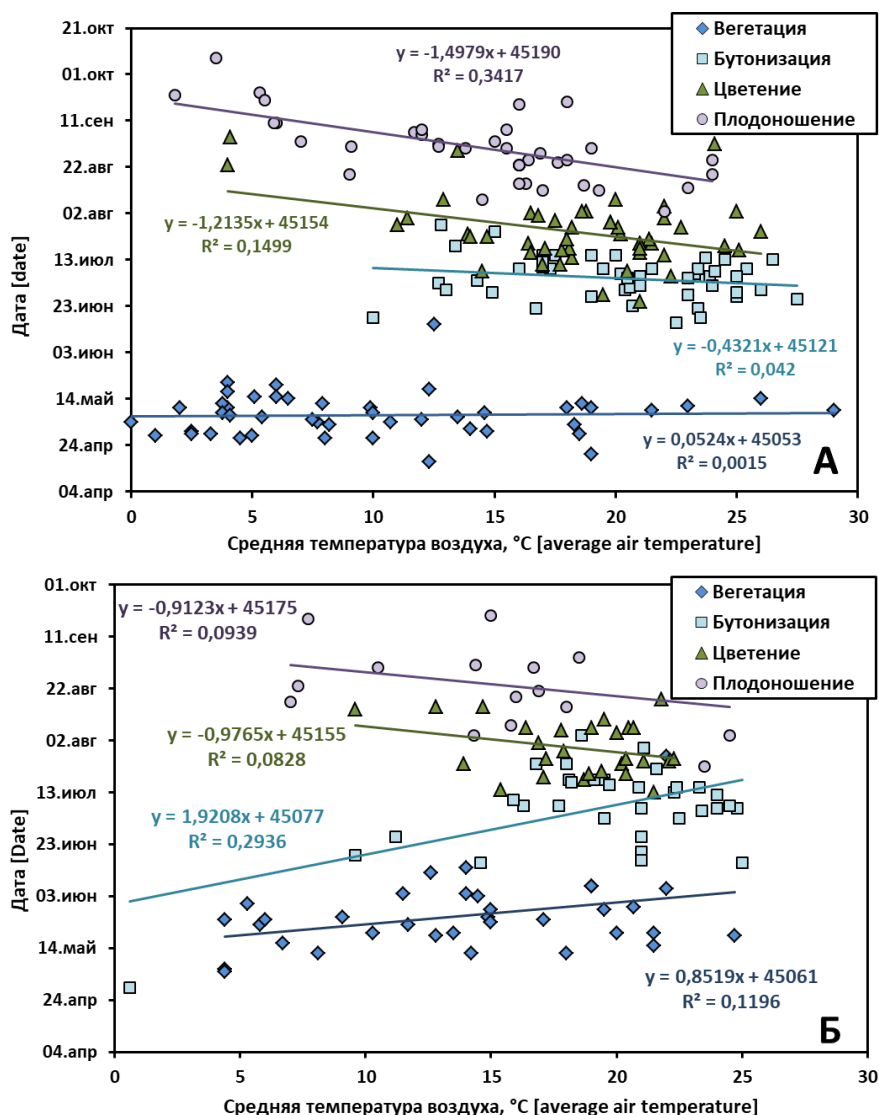


Рис. 2. Зависимость сроков наступления фенологических событий от температуры: *Tanacetum vulgare* L. (А) и *Althaea officinalis* L. (Б)
[Fig. 2. Dependence of the timing of phenological events on the temperature of *Tanacetum vulgare* L. (A) и *Althaea officinalis* L. (B)]

A. officinalis в условиях юга Томской области проходит полный цикл развития, однако не всегда удается успешно завершить процесс плодоношения, семена не всегда успевают созреть, этим можно объяснить высокие значения среднего квадратического отклонения и отклонения от средней многолетней даты наступления фенологического события. Все фазы развития отмечались значительными колебаниями, в наибольшей степени фазы плодоношения и бутонизации (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Сроки наступления фенологических фаз *Althaea officinalis* L.
в условиях юга Томской области с 1972 по 2022 г.
[The timing of the onset of the phenological phases of *Althaea officinalis* L.
in the conditions of the south of the Tomsk region, 1972–2022]**

Период [Period]	Фаза развития [phase of phenological development]											
	Начало вегетации [Vegetation phase]			Бутонизация [Budding phase]			Цветение [Flowering phase]			Плодоношение [Fruiting phase]		
	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ	Начало фазы [Beginning of the phase]	σ	δ
1972–2022	24.5			3.7			28.7			23.8		
1972–1980	20.5	8,9	–4	15.6	21,7	–13	28.7	4,8	0	12.8	13,4	–11
1981–1990	25.5	5,8	1	4.7	17,2	1	23.7	14,0	–5	1.9	24,7	9
1991–2000	21.5	8,5	–3	17.7	9,6	14	3.8	7,5	6	12.8	86,1	–15
2001–2010	23.5	6,4	–1	7.7	8,7	4	2.8	13,7	5	25.8	19,6	2
2011–2022	29.5	9,3	5	29.6	10,8	–4	24.7	8,4	–4	2.9	11,8	10

Примечание. σ – среднее квадратическое отклонение; δ – отклонение от средней много-
летней даты наступления фенологического события

[Note. σ – the mean square deviation; δ – is the deviation from the average long-term date of occurrence of
a phenological event].

Весеннее отрастание в условиях Томской области для *A. officinalis* L. наступает в конце мая и связано с устойчивым переходом температур через 5 °С, бутонизация начинается в конце июня – начале–середине июля, цветение отмечено в конце июля – начале августа, конце августа – начало сентября (рис. 2, Б). Следует отметить, что данные о сроках наступления фаз созревания семян в первые 4 десятилетия разрознены, однако в последнее десятилетие удается ежегодно фиксировать начало и конец фазы созревания семян, что говорит о перестройке ритмов роста и развития *A. officinalis* L. в условиях юга Томской области. Наиболее консервативным признаком по показателю σ выглядит фаза вегетации в течение всех анализируемых периодов, наибольшие колебания отмечены для фазы плодоношения в десятилетия 1981–1990 и 1991–2000 гг. За всю историю наблюдений наибольшие изменения сроков наступления фаз отмечены для бутонизации минус 13 дней за первое десятилетие и плюс 14 дней за период 1991–2000 гг. и фазы плодоношения минус 11 дней за первое десятилетие и минус 15 дней за период 1991–2000 гг.

Для двух видов отмечены значительные колебания сроков наступления фенологических событий именно в первые десятилетия начала интродукционного эксперимента. Это, скорее всего, связано с откликом генетического аппарата растений на изменения условий произрастания, что особенно активно проходило в первые 2 десятилетия.

Регрессионный анализ влияния среднесуточной температуры на наступление фенофаз *T. vulgare* демонстрирует статистически значимое ($R^2 = 0,15$

при $p = 0,0059$) более раннее наступление сроков цветения при увеличении среднесуточной температуры, что подтверждается отрицательной корреляции между признаками ($r = -0,53$ при $p < 0,05$). Закономерно с этим можно прогнозировать более ранние сроки плодоношения ($R^2 = 0,34$ при $p = 0,00002$) при увеличении среднесуточных температур, что также подтверждается корреляционным анализом ($r = -0,73$ при $p < 0,05$). (см. рис 2, А). При этом статистически значимой связи сроков фаз вегетации и бутонизации с изменением температуры не выявлено.

Для *A. Officinalis*, наоборот, установлена отрицательная корреляция между признаками среднесуточной температуры и началом фазы вегетации ($r = -0,56$ при $p < 0,05$) и бутонизации ($r = -0,61$, при $p < 0,05$). При этом не было выявлено влияния среднесуточной температуры на фазы цветения и плодоношения (см. рис. 2, Б). Полученные данные свидетельствуют о том, что для вида, адаптированного к условиям Томской области, среднесуточные температуры имеют меньшее значение в начале вегетационного сезона и больше влияют на фазы цветения и плодоношения. Напротив, для вида, находящегося в состоянии интродукционного стресса и проходящего процесс адаптации к условиям культивирования, среднесуточные температуры начала вегетационного сезона в значительной степени обуславливают сроки наступления вегетации и бутонизации.

Заключение

Установленные особенности ритма роста и развития проявили разницу между реакциями вида, адаптированного к природно-климатическим условиям региона культивирования (*T. vulgare*), и вида слабоустойчивого к условиям региона. В первом случае среднесуточные температуры имели значение для фаз цветения и плодоношения, во втором случае – среднесуточные температуры начала вегетационного сезона (*A. officinalis*). Для двух видов отмечены значительные колебания сроков наступления фенологических событий именно в первые десятилетия начала интродукционного эксперимента. При анализе среднемесячных температур за период 1972–2022 гг. установлены достоверно значимые увеличения средних температур весенних и осенних месяцев.

Список источников

1. Некратова А.Н., Зиннер Н.С., Шукина А.В. Лекарственные растения Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2023. 200 с.
2. Свиридова Т.П., Зиннер Н.С. Интродукция флавоноидосодержащих лекарственных растений в Сибирском ботаническом саду // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 305. С. 211–214.
3. Зиннер Н.С. Опыт интродукции лекарственных растений в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета // Материалы IV Всероссийской научно-практической конференции, Сургут, 11–12 ноября, 2021. С. 12–14.
4. Kirpotin S.N., Callaghan Terry V., Peregon A.M., Babenko A.S., Berman D.I., Bulakhova N.A., Byzaakay A.A., Chernykh T.M., Chursin V., Interesova E.A., Gureev S.P., Kerchev I.A., Kharuk V.I., Khovaly A.O., Kolpashchikov L.A., Krivets S.A., Kvasnikova Z.N., Kuz-

- hevskaja I.V., Merzlyakov O.E., Nekhoroshev O.G., Popkov V.K., Pyak A.I., Valevich T.O., Volkov I.V., Volkova I.I. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // *Ambio*. 2021. № 50. P. 1926–1952. doi: 10.1007/s13280-021-01570-6
5. Anisimov O., Zimov S. Thawing permafrost and methane emission in Siberia: Synthesis of observations, reanalysis, and predictive modelling // *Ambio*. 2021. № 50. P. 2050–2059. doi: 10.1007/s13280-020-01392-y
 6. Callaghan T.V., Shaduyko O., Kirpotin S., Gordov E. Siberian environmental change: Synthesis of recent studies and opportunities for networking // *Ambio*. 2021. № 50. P. 2104–2127. doi: 10.1007/s13280-021-01626-7
 7. Core Writing Team, Lee H., Romero J. eds. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // 58 the session of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Interlaken, (19 March 2023). Geneva : IPCC, 2023. P. 1–34. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001
 8. Harrington C.A., Dang Q.-L., Man R., Inoue S., Tedla B. Editorial: Changing seasons: how is global warming affecting forest phenology? // *Frontiers in forest and global*. 2023. № 6. doi: 10.3389/ffgc.2023/1257096
 9. Ford K.R., Harrington C.A., Bansal S., Gould P.G., St. Clair J.B. Will changes in phenology track climate change? A study of growth initiation timing in coast Douglas-fir // *Global Change Biology*. 2016. № 22. P. 3712–3723. doi: 10.1111/gcb.13328
 10. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (ТТТТ) : свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 13.09.2023).
 11. Дневник погоды в Томске // Gismeteo: прогноз погоды. URL: <https://www.gismeteo.ru/diary/4652/> (дата обращения: 13.09.2023).
 12. Геоинформационная система «Метеоизмерения онлайн» // Thermo.karelia.ru. URL: http://thermo.karelia.ru/weather/w_history.php?town=tom&month=5&year=1972 (дата обращения: 13.09.2023).
 13. Климатический мониторинг в Томске // Погода и климат. URL: <http://www.pogodai.klimat.ru/monitor.php?id=29430&month=5&year=2006> (дата обращения: 13.09.2023).
 14. Бейдеман Н.И. Изучение фенологии растений // *Полевая геоботаника*. 1960. Т. 2. С. 333–336.
 15. Методика исследований при интродукции лекарственных и эфиромасличных растений. М. : ФГБНУ ВИЛАР, 2022. 64 с.
 16. Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Жмылев П.Ю. Фенологическая реакция лесных растений на потепление климата: рано- и поздноцветущие виды // *Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2011. № 2. С 5–15.
 17. Шмидт В.М. Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР : атлас / ред. В.М. Шмидт. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 208 с.
 18. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск : Гео, 2017. 495 с.
 19. Корсакова С.П. Реакция многолетних эфиромасличных культур на изменение климата в условиях южного берега Крыма // *Сборник научных трудов ГНБС*. 2018. Т. 146. С. 61–71.
 20. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Эфиромасличные растения в условиях меняющегося климата. Симферополь : Ариал, 2019. 180 с.

References

1. Nekratova AN, Zinner NS, Chshukina AV. Lekarstvennye rasteniya Tomskoy oblasti [Medicinal plants of the Tomsk region]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2023. 200 p. In Russian

2. Sviridova TP, Zinner NS. Introdykciya flavonoidosoderzhachshih lekarstvennyh rasteniy v Sibirskom botanicheskom sady [Introduction of flavonoid-containing medicinal plants in the Siberian Botanical Garden]. *Tomsk State University Journal*. 2007;305:211-214. In Russian
3. Zinner NS. Opyt introdykcii lekarstvennyh rasteniy v Sibirskom botanicheskom sady Tomskogo gosydarstvennogo universiteta [Experience in introducing medicinal plants in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University]. Materials of the IV All-Russian Scientific and Practical Conference, Surgut, November 11-12, 2021. Surgut, 2021. PP. 12-14. In Russian
4. Kirpotin SN, Callaghan Terry V, Peregon AM, Babenko AS, Berman DI, Bulakhova NA, Byzaakay AA, Chernykh TM, Chursin V, Interesova EA, Gureev SP, Kerchev IA, Kharuk VI, Khovalyg AO, Kolpashchikov LA, Krivets SA, Kvasnikova ZN, Kuzhevskaya IV, Merzlyakov OE, Nekhoroshev OG, Popkov VK, Pyak AI, Valevich TO, Volkov IV, Volkova II. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia. *Ambio*. 2021;50:1926-1952. doi: 10.1007/s13280-021-01570-6
5. Anisimov O, Zimov S. Thawing permafrost and methane emission in Siberia: Synthesis of observations, reanalysis, and predictive modelling. *Ambio*. 2021;50:2050-2059. doi: 10.1007/s13280-020-01392-y
6. Callaghan TV, Shaduyko O, Kirpotin S, Gordov E. Siberian environmental change: Synthesis of recent studies and opportunities for networking. *Ambio*. 2021;50:2104-2127. doi: 10.1007/s13280-021-01626-7
7. Core Writing Team, Lee H, Romero J. eds. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: IPCC. Proc. of the 58th Session of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Interlaken. 2023:1-34. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001
8. Harrington CA, Dang QL, Man R, Inoue S, Tedla B. Editorial: Changing seasons: how is global warming affecting forest phenology? *Frontiers in forest and global*. 2023;6. doi: 10.3389/ffgc.2023/1257096
9. Ford KR, Harrington CA, Bansal S, Gould PG, St Clair JB. Will changes in phenology track climate change? A study of growth initiation timing in coast Douglas-fir. *Global Change Biology*. 2016;22:3712-3723. doi: 10.1111/gcb.13328
10. Bulygina ON, Razuvaev VN, Alexandrova TM. Opisanie massiva dannyh sutochnoy temperatury vozduha i kolichestva osadkov na meteorologicheskikh stantsiyah Rossii i byvshego SSSR (TTTR). Svidetel'stvo o gosudarstvennoj registracii bazy dannyh N 2014620942 [Description of the array of data on daily air temperature and precipitation at meteorological stations in Russia and the former USSR (TTTR). Certificate of state registration of database N 2014620942]. Available at: <http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных> (accessed: 13.09.2023).
11. Dnevnik pogody v Tomske [Weather diary in Tomsk] In: Gismeteo: weather forecast. Available at: <https://www.gismeteo.ru/diary/4652/> (accessed: 13.09.2023).
12. Geoinformacionnaya sistema Meteo izmereniya onlajn [Geoinformation system Meteo measurements online] In: Thermo.karelia.ru. Available at: http://thermo.karelia.ru/weather/w_history.php?town=tom&month=5&year=1972 (accessed: 13.09.2023).
13. Klimaticheskij monitoring v Tomske [Climate monitoring in Tomsk] In: Weather and climate. Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29430&month=5&year=2006> (accessed: 13.09.2023).
14. Beideman NI. Izuchenie fenologii rastenij [The study of plant phenology]. 1960;2:333-336. In Russian
15. Tsitsilin AN. Metodika introdykcii lekarstvennyh i efirnomaslichnyh rastenij (opyt VILAR) [Methodology for introducing medicinal and ether-oil plants (VILAR experience)] In: Introdykciya, sohranenie i ispol'zovanie biologicheskogo raznoobraziya flory: Materialy mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii, posvyashchennoj 90-letiyu Central'nogo botanicheskogo sada Nacional'noj akademii nauk Belarusi [Introduction, preservation and

- use of biological diversity of flora: Materials of the international scientific conference dedicated to the 90th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, 28 June, 2022)] Minsk: 2022. P. 64. In Russian
16. Zhmyleva AP, Karpukhina EA, Zhmylev PY. Fenologicheskaya reakciya lesnykh rastenij na poteplenie klimata: rano i pozdnocvetushchie vidy [Phenological reaction of forest plants to climate warming: early and late flowering species]. *Ecology and life safety*. 2011;2:5-15. In Russian
 17. Schmidt VM. Arealny lekarstvennykh i rodstvennykh im rastenij SSSR (Atlas) [Areas of medicinal and related plants of the USSR (Atlas)] Leningrad: Publ. House of Leningrad University; 1983. 208 p. In Russian
 18. Introdukciya rastenij prirodnoj flory Sibiri [Introduction of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV. Novosibirsk: Academic publishing house Geo; 2017. 495 p. In Russian
 19. Korsakova SP. Reakciya mnogoletnih efiromaslichnykh kul'tur na izmenenie klimata v usloviyah yuzhnogo berega Kryma [The reaction of perennial ether-oil crops to climate change in the conditions of the southern coast of Crimea]. *Collection of scientific works of the State Budgetary Service*. 2018;146:61-71. In Russian
 20. Plugatar YV, Korsakova SP. Efiromaslichnye rasteniya v usloviyah menyayushchegosya klimata [Essential oil plants in a changing climate]. Simferopol: Limited Liability Company Publishing House Printing House Arial; 2019. 180 p. In Russian

Информация об авторах:

Зиннер Надежда Сергеевна – канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада, доцент кафедры сельскохозяйственной биологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0363-0684>

E-mail: zinner@inbox.ru

Некратова Анна Николаевна – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории лекарственных растений Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3087-6313>

E-mail: aqulegia@gmail.com

Тюлькевич Кристина Викторовна – студент Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-4531-0339>

E-mail: kristinatulkevic6@gmail.com

Буглова Любовь Викторовна – канд. биол. наук, старший научный сотрудник Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9978-1569>

E-mail: astro11@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nadegda S. Zinner – Cand. Sci. (Biol.) Senior Researcher of the Laboratory Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Associate Professor, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0363-0684>

E-mail: zinner@inbox.ru

Anna N. Nekratova – Cand. Sci. (Biol.) Researcher of the Laboratory medial plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3087-6313>

E-mail: aqulegia@gmail.com

Kristina V. Tyulkevich – student, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-4531-0339>

E-mail: kristinatulkevic6@gmail.com

Liubov V. Buglova – Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9978-1569>

E-mail: astro11@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.09.2023;
одобрена после рецензирования 19.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 20.09.2023;
approved after reviewing 19.12.2023; accepted for publication 22.12.2023.*

Научная статья

УДК 571.24

doi: 10.17223/19988591/64/10

Оценка кратковременного влияния наночастиц подводной сварки на двухстворчатого моллюска *Arca boucardi*

Константин Юрьевич Кириченко¹, Константин Сергеевич Пикула²,
Владимир Викторович Чайка³, Анна Алимовна Анисимова⁴,
Владимир Александрович Черноусов⁵, Сергей Георгиевич Паршин⁶,
Александр Иванович Агошков⁷, Александр Валентинович Гридасов⁸,
Юлия Сергеевна Паршина⁹, Антон Васильевич Погодаев¹⁰,
Кирилл Сергеевич Голохваст¹¹

^{1, 3, 5, 11} Сибирский федеральный исследовательский центр агrobiотехнологий Российской академии наук, Краснообск, Россия

^{2, 4, 7, 8, 10} Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

^{6, 9} Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

¹¹ Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

¹ kirichenko@sfscs.ru

² pikula_ks@dvfu.ru

³ chayka@sfscs.ru

⁴ anisimova.aa@dvfu.ru

⁵ chernousov@sfscs.ru

⁶ parshin@spbstu.ru

⁷ agoshkov.ai@dvfu.ru

⁸ gridasov.av@dvfu.ru

⁹ st068842@student.spbu.ru

¹⁰ pogodaev.av@dvfu.ru

¹¹ golokhvast@sfscs.ru

Аннотация. При стыковке подводных газопроводов и подводном строительстве широко используется подводная сварка. В состав многих порошковых проволок для подводной сварки и резки входят вредные и опасные соединения, которые могут оказывать негативное воздействие на морскую флору и фауну. Данная работа посвящена первой попытке определить уровень негативного воздействия частиц подводной сварки на морского моллюска *Arca boucardi*, обитающего в Японском море, при кратковременном культивировании.

Ключевые слова: токсичность для водных организмов, морской еж, подводная сварка

Источник финансирования: работа выполнена при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 22-24-01169.

Благодарности: Авторы благодарны сотрудникам ЦКП ДВФУ и ЦКП ДВГИ за предоставленное научное оборудование и выражают признательность специалистам СибНХБ – филиала ФГБУН ГПНТБ за помощь при работе с литературой.

Для цитирования: Кириченко К.Ю., Пикула К.С., Чайка В.В., Анисимова А.А., Черноусов В.А., Паршин С.Г., Агошков А.И., Гридасов А.В., Паршина Ю.С., Погодаев А.В., Голохваст К.С. Оценка кратковременного влияния наночастиц подводной сварки на двухстворчатого моллюска *Arca boucardi* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 191–204. doi: 10.17223/19988591/64/10

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/10

Evaluation of the short-term effect of underwater welding nanoparticles on the *Arca boucardi* bivalve mollusk

Konstantin Yu. Kirichenko¹, Konstantin S. Pikula², Vladimir V. Chaika³, Anna A. Anisimova⁴, Vladimir A. Chernousov⁵, Sergey G. Parshin⁶, Alexander I. Agoshkov⁷, Alexander V. Gridasov⁸, Yulia S. Parshina⁹, Anton V. Pogodaev¹⁰, Kirill S. Golokhvast¹¹

^{1, 3, 5, 11} Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies,
Russian Academy of Sciences, r.p. Krasnoobsk, Russian Federation

^{2, 4, 7, 8, 10} Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

^{6, 9} Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russian Federation

¹¹ National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ kirichenko@sfsca.ru

² pikula_ks@dvfu.ru

³ chayka@sfsca.ru

⁴ anisimova.aa@dvfu.ru

⁵ chernousov@sfsca.ru

⁶ parshin@spbstu.ru

⁷ agoshkov.ai@dvfu.ru

⁸ gridasov.av@dvfu.ru

⁹ st068842@student.spbu.ru

¹⁰ pogodaev.av@dvfu.ru

¹¹ golokhvast@sfsca.ru

Summary. Underwater welding is widely used in the docking of underwater gas pipelines and underwater construction. Many powder wires for underwater welding and cutting include harmful and dangerous compounds that can have a negative impact on marine flora and fauna. This work is devoted to the first attempt to determine the level of negative impact of underwater welding particles on the *Arca boucardi* marine mollusk living in the Sea of Japan during short-term cultivation.

The article contains 4 Figures, 4 Tables and 13 References.

Keywords: aquatic toxicity, sea urchin, underwater welding

Fundings: The work was carried out with the financial support of the RGNF within the framework of scientific project No. 22-24-01169.

Благодарности: The authors are grateful to the staff of the FEFU Center for Shared Use and the DVGI Center for Shared Use for the provided scientific equipment and express their gratitude to the specialists of the SibNSKhB, a branch of the Federal State Budgetary Institution of Scientific Research, State Public Library for Science and Technology, for their assistance in working with the literature.

For citation: Kirichenko KY, Pikula KS, Chaika VV, Anisimova AA, Chernousov VA, Parshin SG, Agoshkov AI, Gridasov AV, Parshina YS, Pogodaev AV, Golokhvast KS. Evaluation of the short-term effect of underwater welding nanoparticles on the *Arca boucardi* bivalve mollusk. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:191-204. doi: 10.17223/19988591/64/10

Введение

Динамичный рост численности населения в мире с сопутствующим развитием инфраструктуры городов и промышленных предприятий подталкивает к активному освоению континентального шельфа, в частности добыче нефтепродуктов с морского дна и созданию трубопроводных сетей для их транспортировки [1, 2]. В настоящее время мировая добыча нефти достигла 3 150 млн т, из которых 30% получено со дна Мирового океана [3]. Для выполнения работ по прокладке подводных трубопроводов, строительства прибрежных объектов инфраструктуры ввиду экономической целесообразности с каждым годом все шире используются различные методы подводной сварки и резки металлов, которые являются альтернативой строительства «сухих» доков и дорогостоящих технологических операций по подъему на сушу различных крупногабаритных металлических конструкций. Неотъемлемым атрибутом подводной сварки является формирование твердых частиц, которые попадают в водную среду. Производные компоненты подводной сварки представлены первичными микро- и наночастицами, которые в дальнейшем способны формировать более крупные агрегаты. Наночастицы вызывают обширный интерес в современном научном сообществе и изучаются учеными многих стран мира [4].

В связи с этим очевиден растущий спрос на исследование негативного воздействия твердых частиц подводной сварки на морские экосистемы [5]. Необходимо тщательно и всесторонне изучить характеристики твердых частиц, образующихся при подводной сварке, чтобы можно было своевременно проанализировать их антропогенную нагрузку на морские экосистемы [6] и производить корректную оценку рисков загрязнения морской среды. В последние десятилетия загрязнение окружающей среды стало основной проблемой во всем мире, что вызывает фундаментальную озабоченность экологов, биологов-экологов, экологов и исследователей из других научных областей. Растворение выбрасываемых веществ является основной причиной загрязнения окружающей среды во всех ключевых сферах, включая гидросферу, литосферу и биосферу, среди прочих. Особую озабоченность вызывает широкое распространение различных загрязняющих веществ, включая токсичные соединения тяжелых металлов и других химически опасных веществ [7]. Потенциальные различия в восприимчивости живых организмов к загрязняющим веществам в виде наночастиц делают использование стратегий тестирования на токсичность для различных сообществ полезным для понимания уровня риска наночастиц для водной среды [8].

Данная работа посвящена оценке токсикологического воздействия твердых нано- и микроразмерных частиц подводной сварки на моллюсках *Arca boucardi* [9].

Материалы и методы

Частицы, использованные в эксперименте, были получены в результате сварки и резки металлов в морской воде. Сварка и резка металлов проводились в резервуаре с морской водой объемом 140 л. Пробы были отобраны по истечении 60 с, что соответствует времени сжигания 1 электрода для подводной сварки из экспериментального резервуара. Для этого были использованы пластиковые пробирки ёмкостью 50 мл, вода отбиралась из среднего слоя. Далее емкости маркировались и были доставлены в лабораторию для проведения дальнейших исследований.

Таблица 1 [Table 1]

Образцы сварочных суспензий
[Samples of welding suspensions]

Кодовое обозначение [Code designation]	Расшифровка [Description]	Описание [Description]
WE	Welding Electrode	Ручная электродуговая сварка с применением электродов Arcair size 5/32X14(3,97 x 356 мм) cat.no.:42-984-004. Была отобрана проба после 60 с сварки [Manual arc welding using Arcair electrodes size 5/32X14(3.97 x 356 mm) cat.no.:42-984-004. A sample was taken after 60 seconds of welding]
WW	Welding Wire	Сварка проволокой ППС-АПЛ2 (1,6 мм) пластины стали марки 20 размерами 300x100x80 мм способом прямой полярности с силой тока 180 А и напряжением 32 В. Угол сварки 90±15°, скорость 20 мм в минуту. Была отобрана проба после 60 с сварки [Welding with a PPS-APL 2 (1.6 mm) wire of a steel plate of grade 20, with dimensions of 300x100x80 mm, using a direct polarity method with a current of 180 amperes and a voltage of 32 volts. The welding angle is 90±15°, the speed is 20 mm per minute. A sample was taken after 60 seconds of welding]
CE	Cutting Electrode	Ручная резка с применением электродов Arcair size 5/16X14(8,0 x 356 мм) cat.no.:42-059-007. Была отобрана проба через 60 с после начала сварки [Manual cutting using Arcair electrodes size 5/16X14(8.0 x 356 mm) cat.no.: 42-059-007. A sample was taken 60 seconds after the start of welding]
CW	Cutting Wire	Резка проволокой ППР-АПЛ1 (2.0) пластины стали марки 20 размерами 300x100x80 мм способом прямой полярности с силой тока 280–300 А и напряжением 37 В. Угол сварки 90±15°, скорость 0,18–0,20 м в минуту. Было отобрано две пробы через 60 с от начала резки [Wire cutting of PPR-P1 (2.0) steel plates of grade 20 with dimensions of 300x100x80 mm, using a direct polarity method with a current of 280-300 amperes and a voltage of 37 volts. The welding angle is 90± 15°, the speed is 0.18-0.20 m per minute. Two samples were taken, 60 seconds after the start of cutting]

Всего в эксперименте было взято 45 моллюсков *A. boucardi*, выловленных на глубине 3 м в бухте Парис, о. Русский, залив Петра Великого, Японское море. Отбирались моллюски размерами: длиной $5 \pm 0,5$ см; высотой $2,5 \pm 0,2$ см. Моллюски акклиматизировались в течение недели в аквариуме объёмом 200 л с аэрацией при температуре 10 ± 2 °С. После акклиматизации моллюски были разделены на 8 экспериментальных групп и группу «контроль» ($n=5$ в каждой группе):

1-я экспериментальная группа WE-1 с добавлением частиц и образованием концентрации 1%;

2-я экспериментальная группа WE-10 с добавлением частиц и образованием концентрации 10%;

3-я экспериментальная группа WW-1 с добавлением частиц и образованием концентрации 1%;

4-я экспериментальная группа WW-10 с добавлением частиц и образованием концентрации 10%;

5-я экспериментальная группа CE-1 с добавлением частиц и образованием концентрации 1%;

6-я экспериментальная группа CE-10 с добавлением частиц и образованием концентрации 10%;

7-я экспериментальная группа CW-1 с добавлением частиц и образованием концентрации 1%;

8-я экспериментальная группа CW-10 с добавлением частиц и образованием концентрации 10%.

Контрольную группу поместили в морскую воду, набранную в бухте Парис, о. Русский, залив Петра Великого.

Каждая экспериментальная группа была помещена в аквариум объёмом 10 л с аэрацией с добавлением морской воды, содержащий нано- и микрочастицы, образованные при подводной сварке и резке металлов.

Проточная цитометрия

Проточный цитометр CytoFLEX (Beckman Coulter, США) с программным пакетом CytExpert v.2.5 использовали для регистрации гемоцитов моллюска *A. boucardi* и оценки мембранного потенциала клеток.

Для анализа проточной цитометрии образцы гемолимфы отбирались из заднего аддуктора в 0,3 М раствор искусственной морской воды, не содержащий кальция и магния (CMFSS), pH 7,7. Образцы гемолимфы отбирали в раствор CMFSS (предварительно набранный в шприц) при соотношении объёмов 700 мкл гемолимфы на 300 мкл CMFSS. После отбора гемолимфы она дважды отмывалась CMFSS путем центрифугирования (5 мин при 800 g). Между процедурами образцы находились на льду. После этого образцы гемолимфы окрашивались.

Измерения проводились после 48 ч экспозиции моллюсков со сварочными суспензиями. Все измерения проводились в пяти повторностях. Для каждой повторности использовался биологический материал разных

животных. В каждой повторности измерение проводилось со скоростью 100 мкл/мин до накопления 10 000 зарегистрированных событий, идентифицированных как живые клетки гемоцитов.

Мертвые клетки гемоцитов исключали из выборки при регистрации позитивной реакции на окрашивание йодидом пропидия (PI). Мембранный потенциал клеток оценивали с помощью липофильного положительно заряженного флуоресцентного красителя 3,3'-дигексилоксакарбодиазанин йодида (DiOC_6), который способен связываться с мембранами и другими гидрофобными отрицательно заряженными клеточными структурами. Если потенциал мембраны клетки уменьшается и клетки становятся более электроотрицательными по сравнению с контролем, тогда будет поглощено больше красителя, что указывает на гиперполяризацию. Если мембранный потенциал увеличивается и клетка становится менее электроотрицательной по сравнению с контрольной группой, краситель будет удален из клетки и, таким образом, укажет на деполяризацию. Данная методика нашла широкое применение в исследованиях по оценке токсичности [10, 11].

Использованные флуоресцентные красители и параметры их регистрации представлены в табл. 2. Во всех случаях источником возбуждения служил синий лазер (488 нм) проточного цитометра CytoFLEX. Источник возбуждения и каналы эмиссии выбирались в соответствии с максимальной эмиссией используемых флуоресцентных красителей, предоставленной производителем (Molecular Probes, США). Оптимизация используемых концентраций красителей и продолжительности окрашивания была проведена ранее.

Таблица 2 [Table 2]

Условия оценки цитологических параметров
[Conditions for evaluation of cytological parameters]

Оцениваемый параметр [Estimated parameter]	Флуоресцентный краситель [Fluorescent dye]	Концентрация красителя [Dye concentration]	Длительность окрашивания [Duration of staining]	Канал эмиссии проточного цитометра [The emission channel of the flow cytometer]
Жизнеспособность клеток [Cell viability]	PI	15 мкМ	20 мин	610
Мембранный потенциал [Membrane potential]	DiOC_6	1 мкМ	15 мин	525

PI, Propidium iodide; DiOC_6 , 3,3'-dihexyloxacarbocyanine iodide.

Статистическая обработка. Статистическая обработка выполнена в программном комплексе GraphPad Prism 8.0.2 (GraphPad Software, США). Статистическая достоверность определена с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с применением множественного сравнительного теста Даннета. Значение $p \leq 0,05$ рассматривалось как статистически достоверное.

Гистология

Для гистологического исследования забирались следующие ткани и внутренние органы: жабры, пищеварительная железа.

Для гистологического исследования образцы органов фиксировали в 10% нейтральном забуференном растворе формалина. Гистологическая обработка тканей проводилась по стандартной методике в спирте с восходящим градиентом концентрации. После обезвоживания ткани внутренних органов заливались в парафиновые блоки. Срезы (толщиной 3 мкм) готовились на санном микротоме MC-1 (Диаэм, Россия). Срезы окрашивались обзорными красителями гематоксилин-эозином. Морфологический анализ микроскопических препаратов проводили с помощью системы Axio Imager Z2 для фотосъемки – Axio Cam 3 и программы компьютерной морфометрии Axio Vision 4.2 (Carl Zeiss, Германия) [12].

Гистопатологические изменения в органах фиксировались визуально. Морфометрический анализ включал измерение длины, ширины и площади клеток и их ядер. Статистический анализ включал определение средних значений исследуемых параметров и их стандартных ошибок и достоверности различий на уровне значимости $p < 0,05$ с использованием критерия Стьюдента.

Результаты исследования и обсуждения

Проточная цитометрия

Рисунок 1 показывает, что при сравнении средней интенсивности флуоресценции красителя DiOC₆, связавшегося с мембранами гемоцитов, наиболее выраженную деполяризацию вызвало воздействие образца WE, полученного методом ручной электродуговой сварки с применением электродов Arcair size 5/32X14.

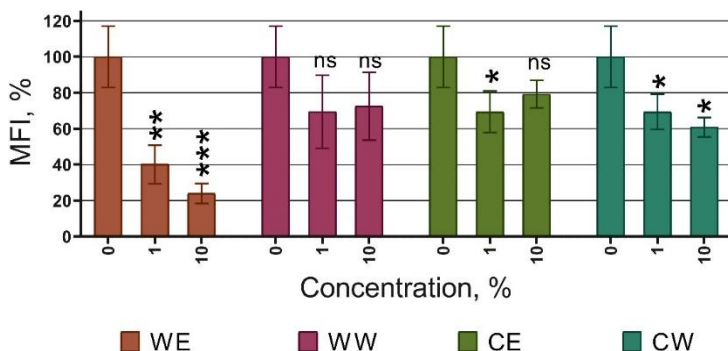


Рис. 1. Общее изменение поляризации мембран гемоцитов *A. boucardi* после 48 ч воздействия сварочных суспензий
 [Fig. 1. General change in polarization of *A. boucardi* hemocyte membranes after 48 hours of exposure to welding suspensions]

Образец WW, полученный при использовании сварки проволокой ППС-АПЛ2, при воздействии на моллюсков *A. boucardi* в концентрации 1 и 10% от исходной суспензии не вызвал значительного снижения средней интенсивности флуоресценции красителя DiOC₆ в сравнении с контролем.

Образец CW, полученный методом ручной резки с применением электродов Argair size 5/16X14, вызвал дозозависимое уменьшение средней интенсивности флуоресценции красителя DiOC₆.

Образец CE вызвал снижение поляризации мембран гемоцитов только при наименьшей использованной концентрации (1%) и не имел статистически достоверного воздействия на мембранный потенциал клеток при концентрации 10%.

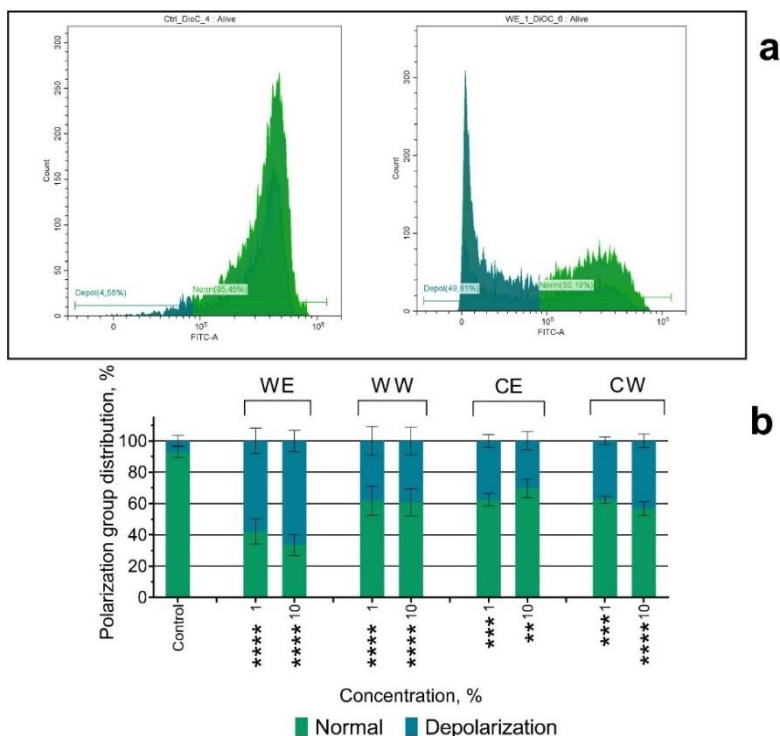


Рис. 2. Изменение соотношения клеток гемоцитов *A. boucardi* с нормальной и сниженной поляризацией мембран после 48 часов воздействия сварочных суспензий: *a* – уровень поляризации гемоцитов контрольной (слева) и экспериментальной (справа) групп (зеленым показана нормальная поляризация, синим – клетки со сниженной поляризацией мембран); *b* – соотношение доли клеток с нормальной и сниженной поляризацией
 * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; **** $p < 0,0001$

[Fig. 2. Change in the ratio of *A. boucardi* hemocyte cells with normal and reduced membrane polarization after 48 hours of exposure to welding suspensions: *a* – the level of polarization of hemocytes of the control (left) and experimental (right) groups (green shows normal polarization, blue – cells with reduced membrane polarization); *b* – the ratio of the proportion of cells with normal and reduced polarization
 * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; **** $p < 0.0001$]

Рисунок 2 показывает наивысшую долю клеток со сниженной поляризацией мембран гемоцитов *A. boucardi* при воздействии образца WE, что соответствует данным рис. 1. Однако метод сравнения, показанный на рис. 2,

выявил, что все образцы снижали поляризацию мембран у некоторой части гемоцитов. При этом величины данного снижения между концентрациями 1 и 10% практически не отличались внутри каждого образца.

По уровню снижения поляризации мембран гемоцитов *A. boucardi* исследованные образцы можно расположить в следующем порядке (от наибольшего воздействия к наименьшему): WE > CW > WW > CE.

Гистология

При визуальном изучении окрашенных гистологических срезов во всех экспериментальных группах нами не было обнаружено достоверных признаков патологических изменений исследуемых внутренних органов. Ткань жабр моллюска *A. boucardi* во всех исследуемых группах имеет нормальное гистологическое строение (рис. 3).

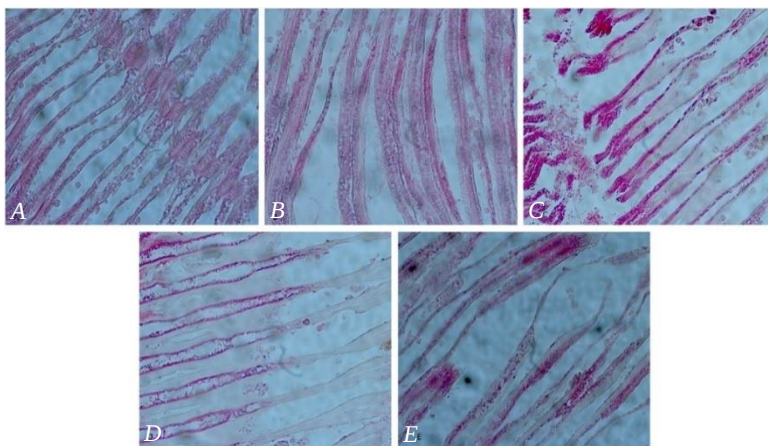


Рис. 3. Ткани жабр *A. boucardi* после 48 часов воздействия сварочных суспензий: А – контроль; В – WE-10; С – WW-10; D – CE-10; E – CW-10 (гематоксилин-эозин x200)
[Fig. 3. *A. boucardi* gill tissues after 48 hours of exposure to welding suspensions: A) control; B) WE-10; C) WW-10; D) CE-10; E) CW-10 (hematoxylin-eosin x200)]

В ткани жабр в экспериментальных группах нормального гистологического строения признаков гипертрофии, дистрофии, атрофии и некроза не обнаружено. В ткани пищеварительной железы в экспериментальных группах также нормального гистологического строения признаков патологических изменений не обнаружено (рис. 4).

Проведен морфометрический анализ клеток эпителия жабр и эпителия пищеварительной железы. Измерялись длина, ширина и площадь ядер и клеток. Было измерено по 100 клеток у каждого моллюска в контрольной и экспериментальных группах. После этого полученные данные были подвергнуты статистической обработке.

При анализе полученных данных мы не обнаружили достоверных изменений размеров ядер и клеток эпителия жабр в экспериментальных группах по сравнению с контрольной группой (табл. 3).

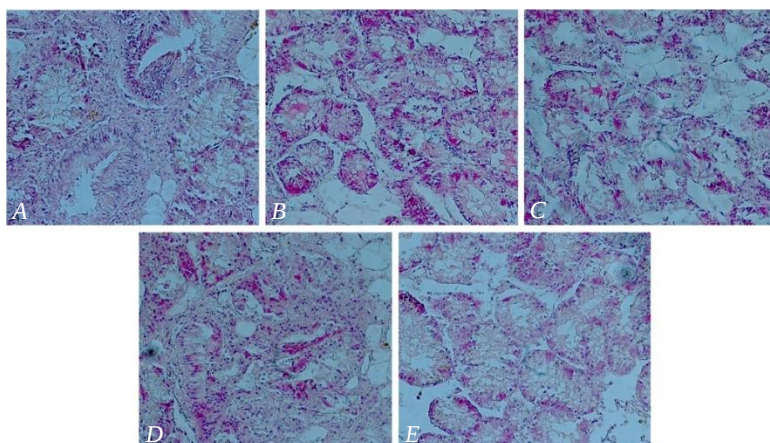


Рис. 4. Пищеварительная железа *A. boucardi* после 48 часов воздействия сварочных суспензий: А – контроль; В – WE-10; С – WW-10; D – CE-10; E – CW-10 (гематоксилин-эозин x200)

[Fig. 4. Digestive gland of *A. boucardi* after 48 hours of exposure to welding suspensions: A) control; B) WE-10; C) WW-10; D) CE-10; E) CW-10 (hematoxylin-eosin x200)]

Таблица 3 [Table 3]

Морфометрические параметры эпителия жаберных клеток *A. boucardi* в контрольной и экспериментальных группах
[Morphometric parameters of the epithelium of *A. boucardi* gill cells in the control and experimental groups]

Группа [Group]	Длина ядра, мкм [Nucleus Length, μm]	Ширина ядра, мкм [Nucleus Width, μm]	Площадь ядра, мкм ² [Nucleus Area, μm^2]	Длина клетки, мкм [Cell Length, μm]	Ширина клетки, мкм [Cell Width, μm]	Площадь клетки, мкм ² [Cell Area, μm^2]
Контроль [Control]	6,07 $\pm$ 1,11	5,41 $\pm$ 0,86	19,03 $\pm$ 3,46	12,04 $\pm$ 0,89	9,18 $\pm$ 1,06	76,71 $\pm$ 10,01
WE-1	5,91 $\pm$ 0,95	4,91 $\pm$ 0,69	18,23 $\pm$ 3,57	11,26 $\pm$ 0,91	8,58 $\pm$ 0,95	67,51 $\pm$ 8,92
WE-10	5,59 $\pm$ 0,84	4,16 $\pm$ 0,84	16,03 $\pm$ 3,88	11,86 $\pm$ 0,83	8,83 $\pm$ 1,28	75,84 $\pm$ 11,19
WW-1	5,48 $\pm$ 0,79	4,54 $\pm$ 0,74	15,32 $\pm$ 3,45	12,17 $\pm$ 1,06	9,02 $\pm$ 1,12	76,91 $\pm$ 9,83
WW-10	6,01 $\pm$ 0,93	5,17 $\pm$ 0,86	17,13 $\pm$ 3,41	11,84 $\pm$ 0,79	10,81 $\pm$ 0,96	80,17 $\pm$ 11,61
CE-1	5,80 $\pm$ 0,85	4,86 $\pm$ 0,79	16,22 $\pm$ 3,37	10,66 $\pm$ 0,80	8,98 $\pm$ 0,95	67,87 $\pm$ 9,95
CE-10	5,39 $\pm$ 0,91	4,57 $\pm$ 0,74	15,63 $\pm$ 2,98	12,15 $\pm$ 1,01	8,83 $\pm$ 1,31	73,85 $\pm$ 11,32
CW-1	5,37 $\pm$ 0,89	4,74 $\pm$ 0,75	15,39 $\pm$ 3,55	11,87 $\pm$ 0,85	8,52 $\pm$ 1,36	75,91 $\pm$ 9,71
CW-10	5,87 $\pm$ 0,83	5,34 $\pm$ 0,71	17,08 $\pm$ 3,71	12,51 $\pm$ 1,12	10,21 $\pm$ 1,07	68,44 $\pm$ 10,23

Примечание. $p < 0,05$.

Морфометрический анализ клеток эпителия пищеварительной железы также не выявил достоверных отличий размеров ядер и клеток в сравнении с контролем (табл. 4).

При анализе литературы мы не нашли публикаций о влиянии на гидробионтов нано- и микрочастиц, образующихся в результате подводной сварки. Это свидетельствует о том, что данное направление практически не изучено. Однако ранее мы провели похожий эксперимент по оценке кратковременного воздействия в течение 48 ч многостенными углеродными нанотрубками (МУНТ) (12–14 нм, концентрация МУНТ в морской воде 100 мг/л)

на двустворчатых моллюсках *Modiolus modiolus*. Конечно, химический состав МУНТ значительно отличается от нано- и микрочастиц, образующихся в результате подводной сварки, но у них тоже есть примеси металлов. В кишечнике, пищеварительной железе и жабрах агрегаты МУНТ вызывают гистопатологические изменения эпителия (эрозии, некроз, тенденция к усилению вакуолизации клеток) и набухание соединительной ткани. В жаберном эпителии через 48 ч наблюдаются признаки, морфологически соответствующие апоптозу [13]. Наличие патологических изменений в эксперименте МУНТ и отсутствие их в данном эксперименте мы связываем с тем, что МУНТ имеют меньший размер и легче проходят через защитные барьеры.

Таблица 4 [Table 4]

Морфометрические параметры клеток *A. boucardi* пищеварительной железы в контрольной и экспериментальных группах
[Morphometric parameters of *A. boucardi* cells of the digestive gland in the control and experimental groups]

Группа [Group]	Длина ядра, мкм [Nucleus Length, μm]	Ширина ядра, мкм [Nucleus Width, μm]	Площадь ядра, мкм ² [Nucleus Area, μm^2]	Длина клетки, мкм [Cell Length, μm]	Ширина клетки, мкм [Cell Width, μm]	Площадь клетки, мкм ² [Cell Area, μm^2]
Контроль [Control]	5,75±0,85	5,11±0,81	16,98±3,91	14,28±2,54	9,24±2,01	78,35±15,69
WE-1	5,84±0,76	5,08±0,67	15,56±3,63	13,88±2,34	10,27±1,92	78,53±14,17
WE-10	5,49±0,69	4,77±0,56	15,67±3,15	13,23±1,82	9,47±1,29	76,97±14,32
WW-1	4,98±0,80	4,50±0,58	15,36±3,25	12,98±2,58	9,41±1,71	83,07±15,97
WW-10	6,06±0,64	5,01±0,69	17,18±4,21	15,68±3,14	9,34±2,18	77,36±14,39
CE-1	5,63±0,68	4,57±0,57	15,75±3,16	13,43±1,92	9,67±1,49	76,23±13,02
CE-10	5,94±0,73	4,98±0,70	16,16±4,03	13,78±2,14	10,28±1,53	78,07±13,17
CW-1	5,97±0,60	4,20±0,58	15,17±3,35	14,08±2,08	9,50±1,81	75,97±14,48
CW-10	5,74±0,79	4,88±0,71	15,96±3,43	13,68±1,94	10,06±1,67	82,13±16,01

Примечание. $p < 0,05$.

Отсутствие тканевой реакции *A. boucardi* на частицы, полученные в результате подводной сварки, наиболее вероятно, связано с кратковременностью воздействия, для выявления реакции потребуется проведение эксперимента с увеличением времени воздействия на живые тест-объекты.

Заключение

Согласно полученным в результате нашего исследования данным, микро- и наночастицы, образующиеся в результате подводной сварки, даже при кратковременном воздействии в течение 48 ч, оказывают токсическое воздействие на организм *A. boucardi*. Это проявилось в виде снижения поляризации мембран гемоцитов *A. boucardi* в экспериментальных группах. По степени воздействия образцы расположились в следующем порядке: Welding Electrode > Cutting Wire > Welding Wire > Cutting Electrode.

Разная степень воздействия, наиболее вероятно, обусловлена различным химическим составом электродов и проволоки, используемых в эксперименте. Мы не наблюдали дозозависимого эффекта при воздействии исследуемых образцов в разных концентрациях. Возможно, это связано с кратко-

срочностью воздействия производными частицами подводной сварки на живые тест-объекты. С этим мы также связываем отсутствие патологических изменений в жабрах и пищеварительной железе *A. boucardi*. Необходимы дальнейшие исследования в этой области, проведение не только острых, но и хронических токсикологических экспериментов для оценки физиологических эффектов и опасности для окружающей среды частиц, образующихся при подводной сварке.

Список источников

1. Madatov N.M. Welding and Cutting of Metals under Water. Moscow // International Journal of Machine Engineering. 1975. P. 4–9.
2. Hedberg Y.S. et al. Welding fume nanoparticles from solid and flux-cored wires: Solubility, toxicity, and role of fluorides // Journal of Hazardous Materials. 2021. Vol. 413. Art. 125273.
3. Развитие электронной сварки. Перспективы // ООО «СпецЭлектрод». 2023. 09.11. URL: https://www.spetselectrode.ru/download/Razvitie_podvodmoy_svarki/1.htm (дата обращения: 09.11.2023).
4. Kirichenko K.Y., Pikula K.S., Zakharenko A.M., Gridasov A.V., Parshin S.G., Medvedev S.A., Vakhniuk I.A., Golokhvast K.S. Ecotoxicological assessment of underwater welding impact during the construction of marine pipelines // International Journal of Taylor & Francis Group. 2021. P. 222–230.
5. Pikula K. et al. The Impact of Metal-Based Nanoparticles Produced by Different Types of Underwater Welding on Marine Microalgae // Toxics. 2023. № 2. P. 105.
6. Лохов А.С., Кравчишина М.Д., Ключиткин А.А., Коченкова А.И. Измерение характеристик взвешенных частиц Баренцева моря IN SITU с помощью лазерного дифрактометра LISST-deep // Океанология. 2020. № 60 (5). С. 747–776.
7. Bilal M. et al. Biosorption: an interplay between marine algae and potentially toxic elements – a review // Marine drugs. 2018. № 2. P. 65.
8. Wu F., Harper B.J., Harper S.L. Comparative dissolution, uptake, and toxicity of zinc oxide particles in individual aquatic species and mixed populations // Environ. Toxicol. Chem. 2019. Vol. 38. P. 591–602.
9. Жирмунский А.В. Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976. 364 с.
10. Sabnis R.W., Deligeorgiev T.G., Jachak M.N., Dalvi T.S. DiOC(6)(3): A useful dye for staining the endoplasmic reticulum // Biotech. Histochem. 1997. Vol. 72. P. 253–258.
11. Grégori G., Denis M., Lefèvre D., Beker B. A flow cytometric approach to assess phytoplankton respiration // Advanced Flow. Cytometry: Applications in Biological Research. Springer : Dordrecht, 2003. P. 99–106.
12. Коржевский Д.Э., Гиляров А.В. Основы гистологической техники. СПб.: СпецЛит, 2010. 95 с.
13. Anisimova A.A., Chaika V.V., Kuznetsov V.L., Golokhvast K.S. Study of the Influence of Multiwalled Carbon Nanotubes (12–14 nm) on the Main Target Tissues of the mollusk *Modiolus modiolus* (Bivalvia) // Nanotechnologies in Russia. 2015. Vol. 10, № 3–4. P. 278–287.

References

1. Madatov N. M. Welding and Cutting of Metals under Water. Moscow // International Journal of Machine Engineering. 1975, pp. 4–9, 1975.
2. Hedberg Y. S. et al. Welding fume nanoparticles from solid and flux-cored wires: Solubility, toxicity, and role of fluorides // Journal of Hazardous Materials. 2021. 413. p. 125273.
3. Development of electronic welding. The prospects. [Electronic resource] // LLC "Spetsel-ektrod" / 2023 Date of update: 11/19/2023 URL: https://www.spetsselectrode.ru/download/Razvitie_podvodmoy_svarki/1.htm (date of access: 11/19/2023).
4. Kirichenko K.Y., Pikula K.S., Zakharenko A.M., Gridasov A.V., Parshin S.G., Medvedev S.A., Vakhniuk I.A., Golokhvast K.S. Ecotoxicological assessment of underwater welding

- impact during the construction of marine pipelines // International Journal of Taylor & Francis Group. 2021. pp. 222-230.
5. Pikula K. et al. The Impact of Metal-Based Nanoparticles Produced by Different Types of Underwater Welding on Marine Microalgae //Toxics. – 2023.11. №. 2. p. 105.
 6. A. S. Lokhov, M. D. Kravchishina, A. A. Klyuvitkin, A. I. Kochenkova Measurement of the characteristics of suspended particles of the Barents Sea in SITU using a LISST-deep laser diffractometer // Oceanology. 2020. No. 60(5). pp. 747-776.
 7. Bilal M. et al. Biosorption: an interplay between marine algae and potentially toxic elements—a review // Marine drugs. 2018. №. 2. p. 65.
 8. Wu, F.; Harper, B.J.; Harper, S.L. Comparative dissolution, uptake, and toxicity of zinc oxide particles in individual aquatic species and mixed populations. Environ. Toxicol. Chem. 2019, 38, pp. 591-602.
 9. Zhirmunsky A.V. Animals and plants of Peter the Great Bay. Leningrad: Nauka, 1976. 364 p.
 10. Sabnis, R.W.; Deligeorgiev, T.G.; Jachak, M.N.; Dalvi, T.S. DiOC(6)(3): A useful dye for staining the endoplasmic reticulum. Biotech. Histochem. 1997, 72, pp. 253–258.
 11. Grégori, G.; Denis, M.; Lefèvre, D.; Beker, B. A flow cytometric approach to assess phytoplankton respiration. In Advanced Flow. Cytometry: Applications in Biological Research; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2003; pp. 99–106
 12. Korzhevsky D. E. Gilyarov A.V. Fundamentals of histological technique. Special Edition 2010.
 13. Anisimova A.A., Chaika V.V., Kuznetsov V.L., Golokhvast K.S. Study of the Influence of Multiwalled Carbon Nanotubes (12–14 nm) on the Main Target Tissues of the mollusk *Modiolus modiolus* (Bivalvia) // Nanotechnologies in Russia, 2015. Vol. 10, № 3-4. P. 278–287.

Информация об авторах:

Кириченко Константин Юрьевич – в.н.с. Сибирского федерального исследовательского центра агробиотехнологий Российской академии наук (Краснообск, Россия).

E-mail: kirichenko@sfsca.ru

Пикула Константин Сергеевич – научный сотрудник НОЦ нанотехнологий Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия).

E-mail: pikula_ks@dvfu.ru

Чайка Владимир Викторович – д-р биол. наук, в.н.с. Сибирского федерального исследовательского центра агробиотехнологий Российской академии наук (Краснообск, Россия).

E-mail: чайка@sfsca.ru

Анисимова Анна Алимовна – канд. биол. наук, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: anisimova.aa@dvfu.ru

Черноусов Владимир Александрович – м.н.с. Сибирского федерального исследовательского центра агробиотехнологий Российской академии наук (Краснообск, Россия).

E-mail: chernousov@sfsca.ru

Паршин Сергей Георгиевич – проф. Высшей школы физики и технологий материалов Санкт-Петербургского политехнического университета (Санкт Петербург, Россия).

E-mail: parshin@spbstu.ru

Агошков Александр Иванович – д-р техн. наук, проф., проф. Инженерной школы Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия).

E-mail: agoshkov.ai@dvfu.ru

Гридазов Александр Валентинович – канд. техн. наук, заведующий кафедрой сварочного производства Инженерной школы Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия).

E-mail: gridasov.av@dvfu.ru

Паршина Юлия Сергеевна – студент биологического факультета Санкт-Петербургского политехнического университета (Санкт Петербург, Россия).

E-mail: st068842@student.spbu.ru

Погодаев Антон Васильевич – ст. преподаватель Департамента промышленной безопасности Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия).

E-mail: pogodaev.av@dvfu.ru

Голохваст Кирилл Сергеевич – член-корр. РАО, профессор РАН, д-р биол. наук, г.н.с. Сибирского федерального исследовательского центра агробιοтехнологий Российской академии наук (Краснообск, Россия); с.н.с. лаборатории исследования и применения сверхкритических флюидных технологий в агропищевых биотехнологиях Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: golokhvast@sfscs.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Konstantin Yu. Kirichenko, Leading Researcher at the Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Russian Federation).

E-mail: kirichenko@sfscs.ru

Konstantin S. Pikula, Researcher at the REC of Nanotechnology of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: pikula_ks@dvfu.ru

Vladimir V. Chaika, Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher at the Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Russian Federation).

E-mail: chayka@sfscs.ru

Anna A. Anisimova, Candidate of Biological Sciences, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: anisimova.aa@dvfu.ru

Vladimir A. Chernousov, Junior Researcher at the Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Russian Federation).

E-mail: chernousov@sfscs.ru

Sergey G. Parshin, Professor, Higher School of Physics and Technology of Materials St. Petersburg Polytechnic University (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: parshin@spbstu.ru

Alexander I. Agoshkov, doctor of Technical Sciences, Professor, Professor of the Engineering School of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: agoshkov.ai@dvfu.ru

Alexander V. Gridasov, Candidate of Technical Sciences, Director of the Department of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: gridasov.av@dvfu.ru

Yulia S. Parshina, Saint Petersburg Polytechnic University (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: st068842@student.spbu.ru

Anton V. Pogodaev, Senior Lecturer at the Department of Industrial Safety of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: pogodaev.av@dvfu.ru

Kirill S. Golokhvast, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Professor of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher of the Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Russian Federation); Senior Researcher, Laboratory for research and application of supercritical fluid technologies in agri-food biotechnologies, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 22.11.2023;
одобрена после рецензирования 10.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 22.11.2023;
approved after reviewing 10.12.2023; accepted for publication 22.12.2023.*